



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCION DE ENSEÑANZA E INVESTIGACION EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO

POSTGRADO FORESTAL

Parámetros genéticos e interacción genotipo x ambiente en el crecimiento de progenies reintroducidas y nativas de *Pinus patula*

PROCORO GÓMEZ MARTÍNEZ

T E S I S

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL

PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, EDO. DE MÉXICO

2013

La presente tesis, titulada: "**Parámetros genéticos e interacción genotipo x ambiente en el crecimiento de progenies reintroducidas y nativas de *Pinus patula*.**" realizada por el alumno: **Procoro Gómez Martínez**, 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

Dr. Javier López Upton

ASESOR

Dr. J. Jesús Vargas Hernández

ASESOR

Dr. Carlos Ramírez Herrera

ASESOR

Dr. Nicolás Gutiérrez Rangel

Montecillo, Texcoco, Estado de México, Abril 2013

RESUMEN GENERAL
PARÁMETROS GENÉTICOS E INTERACCIÓN GENOTIPO X AMBIENTE EN EL
CRECIMIENTO DE PROGENIES REINTRODUCIDAS Y NATIVAS DE *Pinus patula*
Procoro Gómez Martínez, M.C.
Colegio de Postgraduados, 2013

Pinus patula Schiede ex Schltdl. et. Cham., es una especie nativa de México ampliamente utilizada en plantaciones comerciales en diferentes regiones del mundo; la especie ha sido mejorada en el extranjero, y es necesario evaluar el material al ser reintroducido a su país de origen. Se comparó el crecimiento de 36 familias de medios hermanos seleccionadas en Colombia y Sudáfrica, reintroducidas en México (grupo R) y 36 familias de medios hermanos escogidas fenotípicamente en rodales naturales (grupo N), en dos sitios con ambientes contrastantes: Aquixtla, Puebla, a 2,930 m (S₁) y Acaxochitlán, Hidalgo, a 2,260 m (S₂). Se midió el diámetro normal, la altura total y el volumen del fuste a los siete y ocho años de edad, y la conformación del árbol y el número de verticilos a los ocho años. El crecimiento promedio de los árboles fue 25% mayor en S₂. El grupo N fue superior en todas las variables en el S₂ (e.g., 41.8 vs. 29.9 dm³ en volumen del fuste). En S₁ no se encontraron diferencias en volumen del fuste entre los grupos (24.2 vs. 22.1 dm³). Las heredabilidades individuales (h²_i) de las características fueron ligeramente superiores en S₂ (de 0.21 a 0.32 en S₂ vs. 0.16 a 0.24 en S₁), pero la heredabilidad de las medias de familia (h²_f) fue similar en ambos sitios. Las familias del grupo R tuvieron mayores valores de h²_i en S₁; pero en S₂ los valores fueron similares en ambos grupos. Las correlaciones genéticas entre las características de crecimiento fueron altas y con una estructura similar entre sitios y grupos de familias (r_g >0.71 en la mayoría de los casos); en ambos grupos, los árboles de mayor altura tuvieron mejor conformación y más verticilos, aunque las correlaciones fueron mayores en el grupo R. Los resultados indicaron que las familias reintroducidas no presentaron mayor crecimiento que las familias nativas, pero en ambos grupos existe una variación genética similar, con individuos y familias sobresalientes.

En el análisis conjunto la h²_i de las características resultó baja, con valores altos de la varianza de sitio x familias (σ²_{sxf}). El efecto de la interacción genotipo ambiente (IGA) fue más importante en el grupo N que en el grupo R, lo que se reflejó en un mayor control genético y mayor valor de correlación genética tipo B (r_B) para las características del crecimiento en el grupo R. Al excluir del análisis a las ocho familias más inestables en volumen del fuste a los 8 años, los valores de σ²_{sxf} y la relación σ²_{sxf}/σ²_f disminuyeron notablemente y aumentó el valor de h²_i y de r_B en todas las características de crecimiento en los dos grupos de familias. La selección masal o familiar con base en los datos del análisis conjunto ocasionaría una pérdida de la ganancia genética potencial de 3 y 14.8 % en volumen a los 8 años, respectivamente, debido al efecto de la IGA; sin embargo, al excluir del análisis a las familias más inestables, la pérdida en ganancia genética potencial en esta característica se reduce a 0.3 y 1.4 %, respectivamente.

Palabras Clave: análisis de estabilidad, correlación genética tipo B, crecimiento, ganancia genética, heredabilidad, IGA, parámetros genéticos, *Pinus patula*, progenies, reintroducción.

GENERAL SUMMARY
PARAMETERS GENETIC AND INTERACTION GENOTYPE X ENVIRONMENT
ON THE GROWTH OF PROGENY REINTRODUCED AND NATIVE *Pinus patula*

Procoro Gómez Martínez, M.C.
Colegio de Postgraduados, 2013

Pinus patula Schiede ex Schltdl. et. Cham. is a native species from Mexico broadly used in forest plantations throughout the world. Even though the species has been genetically improved in several countries, introduction of improved germplasm to other regions, including the native range of the species, requires further evaluation before using it extensively in operational plantations. In this work, growth of 36 open-pollinated families selected in Colombia and South Africa (R group), and of 36 open-pollinated families phenotypically selected in natural stands of the species (N group), is compared at two test sites with contrasting environments [Aquixtla, Puebla, at 2,930 m (S_1) and Acaxochitlán, Hidalgo, at 2,260 m (S_2)]. Diameter at breast height (DBH), height, and stem volume at ages 7 and 8 years, and stem straightness and number of whorls at age 8 years were measured in both test sites. Mean growth of trees was 25 % higher at S_2 ; mean of N group was superior to that of R group for all growth traits at S_2 (e.g., 41.8 vs. 29.9 dm³ in stem volume at age 8), but no differences in stem volume were found between family groups at S_1 (24.2 vs. 22.1 dm³ at age 8). Individual-tree heritability (h^2_i) of traits was slightly higher at S_2 (0.21 to 0.32 at S_2 vs. 0.16 to 0.24 at S_1), but family-means heritability (h^2_f) was similar at both sites. Families of R group had higher h^2_i values at S_1 , but they were about the same for both groups at S_2 . Genetic correlations between growth traits were strong and with a similar genetic structure for both family groups at both sites ($r_g > 0.71$ in most cases); trees with higher growth had higher stem straightness and more whorls in both groups, but r_g values were higher for R families. Results show that reintroduced families (R group) did not have superior growth than the native ones (N group), but there is substantial genetic variation in both groups, which can be used for family or individual-tree selection approaches to further improve these populations.

In the pooled analysis, h^2_i of traits was low, with high values for the site x family variance component (σ^2_{sxf}). Effect of genotype by environment interaction (GEI) was more important in the N than in the R group, which was reflected in a higher genetic control and higher genetic correlation type-B (r_B) values for growth traits in the R group. After excluding from the analysis the eight most unstable families for stem volume at 8 years of age, the values of σ^2_{sxf} , and the $\sigma^2_{sxf}/\sigma^2_f$ ratio were notably reduced and values of h^2_i and r_B increased for all growth traits in both family groups (R and N). Mass or family selection based on the pooled analysis would cause a loss in potential genetic gain in stem volume at 8 years of age of 3.0 and 14.8, respectively, due to the effect of GEI. However, exclusion of the most unstable families from the analysis would reduce the loss in potential genetic gain for this trait to 0.3 and 1.4 %, respectively.

Key words: Adaptation, ecovalence, genetic stability, genetic gain, genetic parameters, growth rate, GEI, heritability, *Pinus patula*, progeny test, type-B genetic correlation, reintroduction.

AGRADECIMIENTOS

A Dios, por ser en quien yo creo y al tener una creencia la vitalidad es seguir.

Al Colegio de Postgraduados, al ser la institución que me ha brindado la oportunidad de realizar mis estudios, en particular al Posgrado Forestal y a todos quienes forman parte de él.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por ser la fuente de subsidio para mi sustento brindándome una beca durante el periodo de maestría y poder así concluirlo.

Al Dr. Javier López Upton, por ser parte de mi formación profesional facilitándome todo su apoyo para realizar el presente trabajo con su asesoría, revisión y toma de decisiones, al igual que sus comentarios y dedicación constante, ética y su amistad brinda.

Al Dr. J. Jesús Vargas Hernández, brindándome su asesoría y enseñanza contribuyendo en mi formación profesional, su dedicación y espacio para revisar, orientar y dar solución a las incógnitas y su amistad brindada.

Al Dr. Carlos Ramírez Herrera, un aportador más en mi formación con sus enseñanzas profesionales y apoyo brindado en la revisión y culminación de esta tesis, y su amistad brinda.

Al Dr. Nicolás Gutiérrez Rangel, por brindarme su apoyo y dedicación en la revisión de este trabajo, encausado en una buena preparación y proceso de investigación.

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

A todos los profesores investigadores del Posgrado Forestal y personal secretarial, al igual que a los de otros programas quienes de forma directa o indirecta fueron partícipes y contribuyentes durante mi preparación profesional, enseñanzas y su grata amistad.

A los compañeros de generación y amigos del Colegio, con quienes compartimos diferentes momentos de amistad y ayuda, por eso y por todo lo anterior mil gracias a todos.

DEDICATORIAS

A mis padres:

Ma. Antonia y J. Alejandro, por haberme dado la vida y todo lo necesario, los quiero y respeto.

A Fili:

A ti hermano por ser una gran persona y ejemplo, fortaleciendo el amor fraternal que no une.

A mis hermanas.

Mari y Toñita por el gran cariño y amor que nos une, formando parte de mí, doy gracias a
Dios.

A Lizbet, Iris Aleen e Isaac.

Por ser parte fundamental en mi vida e inspiración continua.

A mi familia en general.

Por ser y formar parte esencial en mi vida en todo y cada momento, a quienes se nos
adelantaron están presentes en los recuerdos (†).

A todos aquellos amigos (as) y compañeros (as) que me ha apoyado, por todo, mil gracias.

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN GENERAL	i
GENERAL SUMMARY	ii
AGRADECIMIENTOS	iii
DEDICATORIAS	iv
ÍNDICE DE CUADROS	vii
ÍNDICE DE FIGURAS	ix
CAPÍTULO I	
INTRODUCCIÓN GENERAL	1
1.1. Distribución y conocimiento sobre aspectos en el mejoramiento genético de <i>Pinus patula Schiede ex Schltdl. et Cham</i>	1
1.2. LITERATURA CITADA	6
CAPÍTULO II	
VARIACIÓN Y CONTROL GENÉTICO DEL CRECIMIENTO EN FAMILIAS REINTRODUCIDAS Y NATIVAS DE <i>Pinus patula</i> EN DOS SITIOS DE EVALUACIÓN.....	10
2.1. RESUMEN	10
2.2. SUMMARY.....	11
2.3. INTRODUCCIÓN	12
2.4. MATERIALES Y MÉTODOS	14
2.4.1. Establecimiento del ensayo y material utilizado	14
2.4.2. Variables evaluadas.....	14
2.4.3. Análisis de datos y estimación de parámetros genéticos.....	15
2.5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	17
2.5.1. Diferencias entre sitios y entre grupos de familias.....	17
2.5.2. Variación y control genético de las características evaluadas.....	19
2.5.3. Correlaciones genéticas entre características	22
2.5.4. Implicaciones para el mejoramiento genético	24
2.6. CONCLUSIONES	25
2.7. LITERATURA CITADA	26

CAPÍTULO III

INTERACCIÓN GENOTIPO X AMBIENTE EN UN ENSAYO DE PROGENIES DE *Pinus patula* Y SUS IMPLICACIONES EN LA RESPUESTA A LA SELECCIÓN29

3.1. RESUMEN	29
3.2. SUMMARY	30
3.3. INTRODUCCIÓN	31
3.4. MATERIALES Y MÉTODOS	33
3.4.1. Variables evaluadas, análisis de datos y estimación de parámetros genéticos	33
3.4.2. Estimación de la interacción genotipo x ambiente (IGA)	34
3.5 RESULTADOS Y DISCUSIÓN	37
3.5.1 Control genético e interacción genotipo x ambiente	37
3.5.2. Correlaciones genéticas <i>Tipo B</i>	38
3.5.3. Parámetros de estabilidad y nivel de interacción de las familias	41
3.5.4. Impacto de la exclusión de las familias más interactivas	44
3.5.5 Implicaciones para el mejoramiento genético	47
3.6. CONCLUSIONES	50
3.7. LITERATURA CITADA	51

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 2.1. Valores medios por sitio y por grupo de familias R y N (en el análisis conjunto) y por grupo de familias en cada sitio (en el análisis separado) para las características de crecimiento, conformación y número de verticilos en un ensayo de progenie de <i>Pinus patula</i>	18
Cuadro 2.2. Heredabilidad individual (h^2_i) y de medias de familia (h^2_f), y coeficiente de variación genética aditiva (CVGa) por sitio (S_1 y S_2), para las características de crecimiento evaluadas a los siete y ocho años de edad, en un ensayo de progenie de <i>Pinus patula</i>.....	20
Cuadro 2.3. Heredabilidades individuales (h^2_i) y coeficiente de variación genética aditiva (CVGa) por grupo de familias (R y N) en cada sitio de evaluación (S_1 y S_2) para las características de crecimiento evaluadas a los siete y ocho años en un ensayo de <i>Pinus patula</i>.....	22
Cuadro 2.4. Correlaciones genéticas entre las características de crecimiento para los grupos de familias R (derecha de la diagonal) y N (izquierda de la diagonal) en los sitios S_1 y S_2 en un ensayo de progenie de <i>Pinus patula</i>.....	23
Cuadro 3.1. Varianza de familia (σ^2_f), de sitio x familia (σ^2_{sxf}), relación $\sigma^2_{sxf}/\sigma^2_f$ y heredabilidad individual (h^2_i) en el análisis conjunto y por grupos de familias (R y N) para las variables de crecimiento a los 7 y 8 años de edad, en un ensayo de <i>Pinus patula</i>.....	37
Cuadro 3.2. Valor de la correlación genética Tipo B (r_B) en el análisis conjunto y por grupos de familias (R y N) para las características de crecimiento a los 7 y 8 años de edad, en un ensayo de progenie de <i>Pinus patula</i> en dos ambientes.....	39
Cuadro 3.3. Coeficiente de correlación (r) entre los parámetros de estabilidad en cada una de las características de crecimiento con IGA significativa en un ensayo de progenie de <i>Pinus patula</i> en dos ambientes.....	42

Cuadro 3.4. Coeficiente de correlación (r) entre los valores de jerarquización de las familias para diferentes características de crecimiento a los 7 y 8 años de edad, con base en la ecovalencia (W_i), en un ensayo de progenie de *Pinus patula* en dos sitios de evaluación.....43

Cuadro 3.5. Valores de $\sigma^2_{\text{ssf}} / \sigma^2_{\text{f}}$, h_{2i} y correlación tipo B (r_B) para diferentes características de crecimiento en el análisis conjunto y por grupos de familias (R y N), después de excluir del análisis 8 familias más interactivas para la característica de volumen del fuste a los 8 años en un ensayo de progenie de *Pinus patula* en dos ambientes diferentes.46

Cuadro 3.6. Estimación de pérdidas del potencial de ganancia genética (%) en selección masal (C_I) y selección familiar (C_F) para las características de crecimiento debidas a la IGA al incluir en el análisis las 68 familias del ensayo y al excluir las 4 y 8 familias más interactivas en volumen del fuste a los 8 años de edad con base en sus valores de ecovalencia (W_i).....47

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 3.1. Relación entre la contribución relativa a la varianza de IGA (ecovalencia, W_i en %) y el valor promedio de la familia en las características de diámetro normal (DN), altura (ALT) y volumen del fuste (VOL) a los 7 y 8 años de edad en un ensayo de progenie de *Pinus patula* en dos sitios de evaluación. En la figura se identifican las familias que tienen una contribución relativa a la varianza de la IGA igual o mayor de 4 % en la característica respectiva.....44

Figura 3.2. Cambios en el valor de la correlación Tipo B (r_B) al eliminar de manera progresiva las familias más interactivas para el volumen del fuste a los 8 años de edad en un ensayo de progenie de *Pinus patula* en dos sitios contrastantes.....45

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1. Distribución y conocimiento sobre aspectos en el mejoramiento genético de *Pinus patula* Schiede ex Schltdl. et Cham.

Alrededor del 40% de todas las especies y variedades del género *Pinus* del mundo se encuentran en México (Farjon, *et al.*, 1997). Existe una diversidad de especies y una amplia variación dentro de éstas, por efecto de migraciones repetidas y posterior especiación local geológica y climática en las diversas cadenas montañosas (Axelrod y Cota, 1993; Farjon, 1996; Liston *et al.*, 1999; Perry, 1991) *Pinus patula* Schiede ex Schltdl. et Cham. Cham. es una especie de las más importantes del género *Pinus* en México (Farjon, 2001); esta especie tiene una distribución latitudinal que va de 16° a 24° N y longitudinal de 85° a 100° O, a lo largo de la Sierra Madre Oriental y parte este del Eje Neovolcánico Transversal, en los estados de Tamaulipas, Querétaro, Hidalgo, Edo. de México, Veracruz, Puebla, Tlaxcala y Oaxaca (Martínez, 1948; Perry, 1991; Farjon, 1996).

Pinus patula es endémico de México, con amplia variabilidad fenotípica y genética en diversas características de interés económico y con alto potencial productivo (Farjon, 2001); tiene altas tasas de crecimiento a corto plazo, excelente calidad de madera para fines comerciales diversificados y un manejo silvícola relativamente fácil (Dvorak *et al.*, 2000; Velázquez *et al.*, 2004). Por sus ventajas es uno de los árboles forestales más cultivados en el país y en el extranjero, en particular en Sudáfrica y Zimbabwe y otros países de varios continentes, que la usan en plantaciones comerciales, incluyendo su país de origen (Sáenz *et al.*, 1994; Wright *et al.*, 1995; Ishengoma *et al.*, 1995; Dvorak *et al.*, 2000; Valencia y Vargas, 2001).

En años recientes se inició un programa de mejoramiento genético de *Pinus patula* en la Sierra Norte del estado de Puebla, el cual incluyó la selección de procedencias y familias, con la finalidad de producir semilla genéticamente mejorada. La mejora genética consiste en obtener individuos con características cualitativas y cuantitativas, proceso que se ha desarrollado en varias empresas forestales de otros países, con el propósito de generar individuos con mejor crecimiento que los materiales silvestres con los que iniciaron plantaciones de *Pinus patula* (Sáenz *et al.*, 1994; Dvorak *et al.*, 2000; CAMCORE, 2007).

La identificación y selección de árboles superiores con base en su apariencia externa (fenotipo), producto de factores ambientales y el genotipo es el inicio y la base fundamental de un programa de mejoramiento genético forestal (White *et al.*, 2007). La calidad y rigurosidad con que se realiza la selección de estos árboles, influye en la ganancia genética que se alcanzará para un carácter determinado (Zobel y Talbert, 1988). Se ha reportado que solo este proceso, en su primera generación produce una ganancia genética mayor al 15% en los caracteres de crecimiento en altura y diámetro del fuste, y hasta un 35% en volumen por unidad de área (Cornelius, 1994; Balcorta y Vargas, 2004; Cruz, 2005). Sin embargo, aun cuando se logre una selección adecuada del material, poco se avanzará en el trabajo de mejoramiento si no existe una alta variabilidad genética, para el o los caracteres de interés (Zobel y Talbert, 1988; Murillo *et al.*, 2001). Por ello, el proceso de selección debe combinarse con la evaluación de la progenie, para determinar la calidad genética de las plantas que estos árboles producen. Además en las pruebas de progenie, también se obtiene la información necesaria para definir la estrategia más adecuada a seguir en las etapas posteriores del programa de mejoramiento genético forestal (White *et al.*, 2007).

Las pruebas de progenie son de gran valor en los programas de mejoramiento genético forestal (White *et al.*, 2007). Estas constituyen la base para llevar a cabo una selección genética

efectiva de los mejores progenitores, al calificarlos a través de la medición de la progenie en los ensayos, y contribuyen a hacer más eficiente el proceso de mejora genética (White *et al.*, 2007). Los ensayos de progenie son importantes en la toma de decisiones para seleccionar los progenitores de la siguiente generación de mejora, con base en la estimación de parámetros genéticos (Zobel y Talbert, 1988), tales como la heredabilidad, correlaciones genéticas e interacción genotipo x ambiente (GxA) (Quijada, 1980; Clausen, 1990; Wright, *et al.*, 2007).

Con base en la magnitud de los parámetros genéticos se puede inferir el grado de control genético de una característica, y predecir la ganancia genética en programas de mejora mediante la selección y cruce de los mejores genotipos (Cotterill y Zed 1980; Espinel y Aragonés, 1997). La heredabilidad es uno de los parámetros más importantes y usados en genética cuantitativa (Giannini y Raddi, 1992), la cual expresa la proporción de la variación en la población que es atribuible a diferencias genéticas entre individuos (Falconer y Mockay, 1996), y depende del coeficiente de parentesco y de la correlación intra-clase (White *et al.*, 2007). El cálculo de ésta permite observar la variabilidad genética entre diferentes grupos de familias o árboles, cuando se conoce el parentesco entre individuos (Montgomery, 1992; Rodríguez y López, 2002).

La interacción GxA se refiere al comportamiento diferencial de los genotipos en diferentes ambientes en el que habiten (Carson *et al.*, 2000; White *et al.*, 2007). Esto es, progenie sobresaliente en un ambiente, aunque, en un ambiente diferente podría no serlo, lo que genera repercusiones en la adaptabilidad y productividad de estos genotipos al establecerlos en distintos sitios (Quijada, 1980; Zobel y Talbert, 1988; Falconer y Mackay, 1996). Cuando existe una fuerte interacción GxA se afecta negativamente los valores estimados de heredabilidad y de correlaciones genéticas (Lambeth *et al.*, 1994; McKeand *et al.*, 1997; Pswarayi *et al.*, 1997).

La correlación genética Tipo B (r_B), es uno de los métodos más utilizados para estimar la interacción GxA con valores de cero a uno, mediante la determinación de la correlación existente entre características en individuos del mismo grupo genético (familia o clon) que crecen en dos sitios (Dickerson, 1962). Los valores de r_B cercanos a uno indican que el comportamiento de una característica es relativamente similar en ambientes diferentes, por lo que la interacción GxA casi nula (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 (Shelbourne, 1972; White *et al.*, 2007).

Pinus patula, se utiliza actualmente en plantaciones comerciales establecidas con germoplasma mejorado en algunos países de África y América del Sur (Dvorak *et al.*, 2000). En México se realizan aprovechamientos directamente del bosque natural (Sáenz *et al.*, 1994); sin embargo, recientemente se han iniciado programas de mejoramiento genético, mediante la selección de progenitores y el establecimiento de ensayos de progenies (Rebolledo, *et al.*, 1999; Valencia y Vargas, 2001; Salaya *et al.*, 2012). En Sudáfrica y Colombia, hace más de dos décadas la cooperativa CAMCORE (Programa Internacional para el Mejoramiento Genético y Conservación de Especies Forestales) inició con el establecimiento de ensayos de progenie de individuos selectos de *P. patula* (Dvorak *et al.*, 2000; CAMCORE, 2007).

La reintroducción de materiales mejorados es útil para evaluar y probar el desempeño de una especie en su hábitat natural, después que ha sido mejorado fuera de este. CAMCORE ha mejorado germoplasma para aumentar la productividad de los bosques bajo aprovechamiento de *P. patula*. Para ello es necesario evaluar el germoplasma de los individuos selectos y comparar el desarrollo de la progenie con la de mejorados. Con base en evaluaciones a edades tempranas se pueden eliminar las familias constituidas por los individuos inferiores, para dejar en pie las

familias de individuos con características superiores y convertir el ensayo de progenie en un huerto semillero.

Con base en lo anterior, en este trabajo se fijaron como objetivos: a) evaluar las diferencias en el crecimiento de los árboles mediante un ensayo de progenie con familias mejoradas y no mejoradas de *Pinus patula* Schiede ex Schltdl. et. Cham., establecidas en dos sitios diferentes; b) comparar los parámetros genéticos a edades tempranas en esta población, separada en dos grupos con diferente nivel de selección a edades tempranas; c) estimar la interacción GxA con base en las características de crecimiento a edad temprana por medio de correlaciones tipo B (r_B) y d) identificar las familias que más contribuyen a la interacción GxA y el efecto de su remoción en los parámetros genéticos de la población mediante un análisis comparativo con métodos de estabilidad.

1.2. LITERATURA CITADA

- Axelrod, D. I. and J. Cota. 1993. A further contribution to closed-cone pine (*Oocarpae*) history. *American Journal of Botany* 80:743-751.
- Balcorta M., H.C. y J.J. Vargas H. 2004. Variación fenotípica y selección de árboles en una plantación de melina (*Gmelina arborea* Linn., Roxb.) de tres años de edad. *Revista Chapingo, Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 10(1):13-19.
- CAMCORE (Programa Internacional para el Mejoramiento Genético y Conservación de Especies Forestales). 2007. Boletín de noticias CAMCORE para México y Centroamérica. Vol. 1 No. 2. Raleigh. 6 p.
- Carson, S.D., J.D. Hayes, L.D. Gea and 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. 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. y A. Plancarte B. (Eds.). Centro de Genética Forestal, A.C. Chapingo, México. pp: 67-77.
- Cornelius, J. 1994. The effectiveness of plus-tree selection for yield. *Forest Ecology and Management* 67:23-34.
- Cotterill, P.P. and P.G Zed. 1980. Estimates of genetic parameters for growth and form traits in four *Pinus radiata* D. Don progeny test in South Australia. *Australian Forest Research*.10:155-167.
- Cruz, C.D. 2005. *Princípios de Genética Quantitativa*. Universidade Federal de Vicosa. Editora UFV. Vicosa, Minas Gerais, Brasil. 394 p.
- Dickerson, G.E. 1962. Implications of genetic-environmental interaction in animal breeding. *Animal Production* 4:47-63.
- Dvorak, W.S., G.R. Hodge, J.E. Kietzka, F. Malan, L.F. Osorio and T.K Stanger. 2000. *Pinus patula*. *In: The CAMCORE Cooperative. Conservation and Testing of Tropical & Subtropical Forest Tree Species*. College of Natural Resources, NCSU, Raleigh, NC, USA. pp:149-173.

- Espinel, S. and A. Aragonés. 1997. Genetic parameters for *Pinus radiata* D.Don. in Basque Country, Northern Spain. *New Zealand Journal of Forestry Science* 27(3): 272-279.
- Falconer, D.S. and T.F.C. Mackay. 1996. *Introduction to Quantitative Genetics*. Addison Wesley Longman Limited, Edinburgh. 484 p.
- Farjon, A. 1996. Biodiversity of *Pinus* (Pinaceae) in Mexico: speciation and palaeo-endemism. *Botanical Journal of the Linnean Society* 121:365-380.
- Farjon, A. 2001. *World checklist and bibliography of conifers*. Royal Botanic Gardens, Kew, UK. 309 p.
- Farjon, A., J.A. Pérez de la Rosa, and B.T. Styles. 1997. *Field Guide to the Pines of Mexico and Central America: Spanish Ed.* Royal Botanic Gardens, Kew, UK. 147 p.
- Giannini, R. and S. Raddi. 1992. Clonal selection in *Cupressus sempervirens*: estimates of genetic parameters in juvenil growth. *Canadian Journal of Forest Research*.22:76-81.
- Ishengoma, R.C., P.R. Gillah and S. Iddi. 1995. Basic density, tracheid length and strength properties of juvenile and mature wood of *Pinus patula* grown in Tanzania. *South African Forestry Journal* 172:19-23.
- Lambeth, C., M. Endo and J. Wright. 1994. Genetic analysis of 16 clonal trials of *Eucalyptus grandis* and comparisons with seedling checks. *Forest Science* 40(3):397-411.
- Liston, A., W.A. Robinson, D. Piñero D. y E.R. Álvarez-Buylla. 1999. Phylogenetics of *Pinus* (Pinaceae) based on nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacer region secuencias. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 11: 95-109.
- Martínez, M. 1948. *Los Pinos Mexicanos*. 2ª ed. México. Ed. Botas. 368 p.
- McKeand, S.E, R.P. Crook and 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.
- Montgomery, D. 1992. *Diseño y Análisis de Experimentos*. México: Grupo Editorial Iberoamericana. pp: 467-509.

- Murillo, O., G. Obando, Y. Badilla and E. Araya. 2001. Estrategia de mejoramiento genético para el programa de conservación y mejoramiento genético de especies forestales del ITCR/FUNDECOR, Costa Rica. *Revista Forestal Latinoamericana* 16 (30):273-285.
- Perry, J.P. 2009. *The Pines of Mexico and Central America*. Timber Press, Oregon. 231 p.
- Pswarayi, I.Z., R.D. Barnes, J.S. Birks and P.J. Kanowski. 1997. Genotype-environment interaction in a population of *Pinus elliottii* Engelm. var. *elliottii*. *Silvae Genetica* 46(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.
- Rebolledo C., V., L. del C. Mendizábal H. y J. Alba L. 1999. Evaluación de familias comunes de *Pinus patula* Schl. et Cham. en dos ensayos de progenie. *Foresta Veracruzana* 1: 19-24.
- Rodriguez, G.H. and C.R. López. 2002. Variación genética de progenies de *Pinus caribaea* var. *hondurensis* Barret y Golfari. *Quebracho* 9:19-32.
- Sáenz R., C., H. Nienstaedt and J.J. Vargas H. 1994. Performance of *Pinus patula* genotypes selected in South Africa and growing in their native Mexican environment. *Silvae Genetica*. 43:73-81.
- Salaya-Domínguez, J.M., J. López-Upton y J.J. Vargas-Hernández. 2012. Variación genética y ambiental en dos ensayos de progenies de *Pinus patula*. *Agrociencia* 46:519-534.
- 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.
- Valencia M., S. y J.J. Vargas H. 2001. Correlaciones genéticas y selección simultánea del crecimiento y densidad de la madera de *Pinus patula*. *Agrociencia* 35: 109-119.
- Velázquez M., A., G. Ángeles Pérez, T. Llanderal O., A.R. Román J., y V. Reyes H. 2004. Monografía de *Pinus patula*. SEMARNAT/CONAFOR. Colegio de Postgraduados. Zapopan, Jal. 425 p.

White, T.L., T.W. Adams and D.B. Neale. 2007. Forest Genetics. CAB International, Oxford. 682 p.

Wright, J.A, L.F. Osorio and W.S. Dvorak. 1995. Recent developments in a tree improvement program with *Pinus patula* in Colombia. Forest Ecology and Management. 72:229-234.

Zobel, B.J. y J. Talbert. 1988. Técnicas de Mejoramiento Genético de Árboles Forestales. Limusa, México, D.F. 545 p.

CAPÍTULO II

VARIACIÓN Y CONTROL GENÉTICO DEL CRECIMIENTO EN FAMILIAS

REINTRODUCIDAS Y NATIVAS DE *Pinus patula* EN DOS SITIOS DE EVALUACIÓN

2.1. RESUMEN

Pinus patula Schiede ex Schlttdl. et. Cham., es una especie nativa de México ampliamente utilizada en plantaciones comerciales en diferentes regiones del mundo; la especie ha sido mejorada en el extranjero, pero es necesario evaluar el material al ser reintroducido a su país de origen. En este trabajo se compara el crecimiento de 36 familias seleccionadas en Colombia y Sudáfrica, reintroducidas en México (grupo R) y 36 familias seleccionadas fenotípicamente en rodales naturales (grupo N), en dos sitios con ambientes contrastantes: Aquixtla, Puebla, a 2,930 m (S_1) y Acaxochitlán, Hidalgo, a 2,260 m (S_2). Se midió el diámetro normal, la altura total y el volumen del fuste a los siete y ocho años de edad, y la conformación del árbol y el número de verticilos a los ocho años. El crecimiento promedio de los árboles fue mayor en S_2 . El grupo N fue superior en un 25 % más en todas las variables en S_2 (41.8 vs. 29.9 dm³ en volumen del fuste). En S_1 no se encontraron diferencias en volumen del fuste entre los grupos (24.2 vs. 22.1 dm³). Las heredabilidades individuales (h^2_i) de las características fueron ligeramente superiores en S_2 (de 0.21 a 0.32 en S_2 vs. 0.16 a 0.24 en S_1), pero la heredabilidad de las medias de familia (h^2_f) fue similar en ambos sitios. Las familias del grupo R tuvieron mayores valores de h^2_i en S_1 , pero en S_2 los valores fueron similares en ambos grupos. Las correlaciones genéticas entre las características de crecimiento fueron altas y con una estructura similar entre sitios y grupos de familias ($r_g > 0.71$ en la mayoría de los casos); en los dos grupos, los árboles de mayor altura tuvieron mejor conformación y más verticilos, aunque las correlaciones fueron mayores en el grupo R. Los resultados indicaron que las familias reintroducidas no presentaron mayor crecimiento que las familias nativas, pero en ambos grupos existe una variación genética similar, con individuos y familias sobresalientes.

Palabras Clave: crecimiento, *Pinus patula*, parámetros genéticos, progenies, reintroducción.

2.2. SUMMARY

VARIATION AND GENETIC CONTROL OF GROWTH TRAITS IN REINTRODUCED AND NATIVE FAMILIES OF *Pinus patula* IN TWO TEST SITES

Pinus patula Schiede ex Schldl. et. Cham. is a native species from Mexico broadly used in forest plantations throughout the world. Even though the species has been genetically improved in several countries, introduction of improved germplasm to other regions, including the native range of the species, requires further evaluation before using it extensively in operational plantations. In this work, growth of 36 open-pollinated families selected in Colombia and South Africa (R group), and of 36 open-pollinated families phenotypically selected in natural stands of the species (N group), is compared at two test sites with contrasting environments [Aquixtla, Puebla, at 2,930 m (S₁) and Acaxochitlán, Hidalgo, at 2,260 m (S₂)]. Diameter at breast height (DBH), height, and stem volume at ages 7 and 8 years, and stem straightness and number of whorls at age 8 years were measured in both test sites. Mean growth of trees was 25 % higher at S₂; mean of N group was superior to that of R group for all growth traits at S₂ (41.8 vs. 29.9 dm³ in stem volume at age 8), but no differences in stem volume were found between family groups at S₁ (24.2 vs. 22.1 dm³ at age 8). Individual-tree heritability (h^2_i) of traits was slightly higher at S₂ (0.21 to 0.32 at S₂ vs. 0.16 to 0.24 at S₁), but family-means heritability (h^2_f) was similar at both sites. Families of R group had higher h^2_i values at S₁, but they were about the same for both groups at S₂. Genetic correlations between growth traits were strong and with a similar genetic structure for both family groups at both sites ($r_g > 0.71$ in most cases); trees with higher growth had higher stem straightness and more whorls in both groups, but r_g values were higher for R families. Results show that reintroduced families (R group) did not have superior growth than the native ones (N group), but there is substantial genetic variation in both groups, which can be used for family or individual-tree selection approaches to further improve these populations.

Key words: Adaptation, genetic parameters, growth rate, *Pinus patula*, progeny test, reintroduction.

2.3. INTRODUCCIÓN

Pinus patula Schiede ex Schltdl. et. Cham., es una especie forestal nativa de México con importancia económica en la región oriental del país por su velocidad de crecimiento, calidad de madera y manejo fácil, por lo que ha sido utilizada en programas de plantaciones dentro y fuera del país (Dvorak *et al.*, 2000; Velázquez *et al.*, 2004). Existen programas de mejoramiento genético de esta especie en Sudáfrica, Zimbabwe, Australia, Nueva Zelanda y Colombia (Wormald, 1975; Wright *et al.*, 1995). En México los programas de mejoramiento de *P. patula* para aumentar la productividad y la calidad de la madera se encuentran en sus primeras etapas (Sáenz *et al.*, 1994; Tolome y Alba, 2004; Salaya *et al.*, 2012).

La mejora genética se inicia con la selección de árboles superiores de acuerdo con su apariencia externa (fenotipo), producto de factores ambientales y del genotipo (White *et al.*, 2007). Posteriormente se identifican las progenies con mayor adaptación, productividad y plasticidad ante cambios ambientales, para hacer cruzas entre ellas. De este modo se han generado individuos superiores a las poblaciones silvestres iniciales (Dvorak *et al.*, 2000; CAMCORE, 2007). Para la evaluación de los individuos es esencial establecer ensayos de progenies en varias localidades para conocer el comportamiento diferencial entre los descendientes de distintos árboles (White *et al.*, 2007). La evaluación de los progenitores se puede realizar en edades tempranas para seleccionar los genotipos sobresalientes con base en características cuantificables con el propósito de mejorarlas en una edad posterior (King y Burdon, 1991; Vargas y Adams, 1992; Wu, 2002).

Cuando una población se mejora en alguna característica fuera de su ambiente natural es necesario evaluarla antes de su uso extensivo, porque la selección en un ambiente diferente

podría modificar características de importancia adaptativa o económica (Sáenz *et al.*, 1994). Al comparar el crecimiento de dos grupos de familias, uno reintroducido (seleccionado en Sudáfrica y Colombia) y otro derivado de árboles seleccionados en rodales naturales se encontró que el volumen promedio a seis años de la progenie de las familias reintroducidas fue superior en uno de los sitios, pero en el otro sucedió lo contrario (Salaya *et al.*, 2012).

La Cooperativa CAMCORE realiza la selección definitiva de los árboles superiores en los ensayos de progenie con *P. patula* a la edad de ocho años (Dvorak *et al.*, 2000). En el presente estudio se propuso evaluar la altura, el diámetro normal y el volumen del fuste a los siete y ocho años de edad de la progenie de cada familia en el ensayo; además, se calificó la conformación del tronco y el número de verticilos a los ocho años, para elegir a los individuos superiores de las familias sobresalientes y establecer un huerto semillero. Los objetivos del estudio fueron: 1) evaluar el crecimiento de árboles de *Pinus patula* en un ensayo de progenie con familias reintroducidas y nativas, establecidas en dos sitios diferentes, y 2) estimar y comparar los parámetros genéticos de los dos grupos de familias con distinto nivel de selección, a los siete y ocho años de edad.

2.4. MATERIALES Y MÉTODOS

2.4.1. Establecimiento del ensayo y material utilizado

En agosto de 2004 se estableció el ensayo de progenie en dos sitios con ambientes contrastantes, con un espaciamiento entre árboles de 2.5 x 2.5 m. El primero está ubicado en el municipio de Aquixtla, Puebla (S₁), entre los 19° 43' 11.9" LN y 97° 59' 21.3" LO, a 2,930 m, en terreno de uso forestal con suelo moderadamente profundo, de textura franco-arenosa y fertilidad media, en un bosque de *Abies religiosa* [HBK] Schltdl. & Cham. y *P. patula*. El segundo sitio se localiza en Acaxochitlán, Hidalgo (S₂), entre los 20° 09' 52" LN y 98° 13' 31" LO, a 2,260 m, en terreno de uso agrícola dentro de un bosque de *P. patula*, *P. teocote* Schltdl. & Cham. y *Quercus* sp. con suelo de fertilidad media, profundo y de textura limo-arcillosa, sin horizonte orgánico. En ambos sitios se utilizó un diseño experimental de bloques completos al azar con 17 y 6 repeticiones para el S₁ y el S₂, respectivamente, con parcelas de un árbol por familia.

En la prueba se incluyeron dos grupos de 36 familias de polinización libre (Salaya *et al.*, 2012); uno seleccionado fuera de México y reintroducido (grupo R), y otro de árboles seleccionados en rodales naturales (grupo nativo, N). El grupo R proviene de Colombia (18 familias) y de Sudáfrica (18 familias), de dos compañías miembros de CAMCORE. Los árboles del grupo N fueron seleccionados en rodales naturales en los estados de Hidalgo, Puebla y Veracruz. En el ensayo se usó un arreglo en parcelas divididas, con los grupos R y N en las parcelas grandes y las familias en las chicas.

2.4.2. Variables evaluadas

En febrero de 2011 y 2012 (a siete y ocho años de edad desde la siembra de la semilla) se midió el diámetro normal a 1.3 m de altura (DN7, DN8) con un vernier digital, y la altura total

del árbol (ALT7, ALT8) con un estadal graduado. Se calculó el volumen del fuste con corteza (VOL7, VOL8) mediante la ecuación para árboles jóvenes de *P. patula* (Carrillo *et al.*, 2004):

$$V = e^{-9.768843} (DN^2 \times ALT)^{0.945122} \quad \text{Ecuación (2.1)}$$

donde, V es volumen (dm³), y e la función exponencial.

En 2012 se evaluó también la conformación del fuste (CONFOR) con una escala del 1 al 4: (1 = árbol con fuste recto, verticilos bien distribuidos y uniformes; 4= árbol con fuste sinuoso), y el número de verticilos bien formados (VERT) tomados de forma ascendente.

2.4.3. Análisis de datos y estimación de parámetros genéticos

Se hicieron análisis de varianza en conjunto (ambos sitios) y separados por sitio con el procedimiento MIXED de SAS (SAS Institute, 2002). Se consideró el efecto de familias anidado en los grupos (R y N). Para el análisis en conjunto se utilizó el siguiente modelo lineal:

$$Y_{ijkl} = \mu + S_i + \beta_{j(i)} + G_k + SG_{ik} + \beta_{G_{j(i)k}} + F_{l(k)} + SF_{il(k)} + e_{ijkl} \quad \text{Ecuación (2.2)}$$

donde, Y_{ijkl} es el valor observado en el individuo de la l-ésima familia, dentro del k-ésimo grupo de origen, en el j-ésimo bloque anidado en el i-ésimo sitio, μ es la media poblacional, S_i es el efecto fijo del i-ésimo sitio, $\beta_{j(i)}$ es el efecto aleatorio de bloque anidado en sitio $\sim NID(0, \sigma^2_{b(s)})$; G_k es el efecto fijo del k-ésimo grupo; SG_{ik} es el efecto fijo de la interacción sitio por grupo de origen; $\beta_{G_{j(i)k}}$ es el efecto aleatorio de la interacción bloque por grupo $\sim NID(0, \sigma^2_{bg})$; $F_{l(k)}$ es el efecto aleatorio de la l-ésima familia anidada en grupo $\sim NID(0, \sigma^2_{f(g)})$; $SF_{il(k)}$ es el efecto aleatorio de la interacción sitio por familia dentro de grupo de origen $\sim NID(0, \sigma^2_{sfg})$; y e_{ijkl} es el error asociado a dichos efectos $\sim NID(0, \sigma^2_e)$; $i =$ Aquixtla y Acaxochitlán; $j = 1, 2, \dots, 17$ ó 6 bloques; $k = R$ y N ; y $l = 1, 2, \dots, 36$ familias por grupo de origen.

Para el análisis de cada sitio se utilizó el mismo modelo general, eliminando los términos donde aparece el efecto de sitios:

$$Y_{jkl} = \mu + \beta_j + G_k + \beta G_{jk} + F_{l(k)} + \epsilon_{jkl} \quad \text{Ecuación (2.3)}$$

Con el fin de comparar los valores de los parámetros genéticos para cada grupo de familias (R y N) se hicieron análisis de varianza por grupo, con un modelo reducido al eliminar el efecto de G_k de las ecuaciones (2) y (3). Debido a la heterogeneidad de varianzas entre sitios y bloques, las variables se estandarizaron dividiendo cada observación entre la raíz cuadrada de su respectiva varianza total para cada combinación sitio-bloque (Hodge *et al.*, 1996).

En especies forestales la correlación intraclase de hermanos obtenidos por polinización libre usualmente es mayor de $\frac{1}{4}$ (Squillace, 1974), lo que crea la sobreestimación de la varianza aditiva (σ^2_A) y, por tanto, de la heredabilidad (Namkoong, 1966). Por lo anterior, en el cálculo de σ^2_A se empleó un coeficiente de determinación genética de 3, esto es una correlación genética entre hermanos de 0.33 en estas familias. La heredabilidad en sentido estricto a nivel individual (h^2_i) y de medias de familia (h^2_f) se estimó con las ecuaciones descritas por Falconer y Mackay (1996), el error estándar de la heredabilidad individual ($EE(h^2_i)$) con la metodología de Dickerson (1969), y el coeficiente de variación genética aditiva (CV_{ga}) como:

$$CV_{ga} = [\sigma^2_{ga}]^{1/2} / X \quad (100) \quad \text{Ecuación (2.4)}$$

donde, σ^2_{ga} es varianza genética aditiva, y X es la media general.

Se calcularon las correlaciones genéticas entre todas las variables a la misma edad y entre las dos edades por sitio y por grupo de origen con la ecuación descrita por Falconer y Mackay (1996) y la covarianza de familias con el procedimiento descrito por White y Hodge (1989). El error estándar de las correlaciones genéticas ($EE(rg)$) se estimó de acuerdo al procedimiento descrito por Falconer y Mackay (1996).

2.5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

2.5.1. Diferencias entre sitios y entre grupos de familias

El análisis conjunto indicó diferencias significativas entre sitios en las variables evaluadas a los siete y ocho años de edad; los mayores valores promedio se registraron en Acaxochitlán S₂ (Cuadro 2.1), lo que puede deberse a la menor altitud, mayor temperatura y heladas menos frecuentes, que favorecen un desarrollo superior en los árboles de *P. patula* en este sitio. Esta especie se adapta mejor entre los 1,900 y 2,400 msnm (Vela, 1980). La precipitación anual y la temperatura media estimadas con el procedimiento descrito por Crookston (2008) fueron 811 mm y 14.2 °C en S₂, mientras que en S₁ los valores promedio fueron 747 mm y 11°C. A los siete años, los árboles en S₂ tuvieron el doble del volumen (24.6 vs. 12.0 dm³) y a los ocho años fueron 50 % mayor (35.9 vs. 23.3 dm³) que en S₁, debido a un mayor crecimiento en altura y diámetro de los árboles (Cuadro 2.1). En S₂ también se observó un mayor número de verticilos y una mejor conformación del tronco. Las diferencias entre sitios en el crecimiento de los árboles se redujeron con el tiempo, lo que puede estar asociado al mayor cierre de copas y competencia en S₂, por el mayor tamaño de los árboles.

En el análisis conjunto también se encontraron diferencias en el crecimiento de los árboles entre los grupos R y N ($p < 0.05$) en la mayoría de las variables evaluadas. A nivel de grupos, los resultados difieren de los encontrados en el mismo ensayo a los cinco años de edad, cuando sólo hubo diferencias en el volumen del fuste (Salaya *et al.*, 2012). Las diferencias entre los grupos de familias aumentaron con la edad; la altura y el volumen a los ocho años fueron 8.8 y 15.6 % mayores en el grupo N. A los ocho años de edad también se encontró un mayor número de

verticilos en el grupo N (15.1 vs. 14.5), aunque no hubo diferencias en la longitud de los entrenudos (45 vs. 43 cm), ni en la conformación del tronco entre los grupos (Cuadro 2.1).

Cuadro 2.1. Valores medios por sitio y por grupo de familias R y N (en el análisis conjunto) y por grupo de familias en cada sitio (en el análisis separado) para las características de crecimiento, conformación y número de verticilos en un ensayo de progenie de *Pinus patula*

Variable [†]	Análisis conjunto				Análisis por sitio			
	Sitios		Grupos		S ₁		S ₂	
	S ₁	S ₂	R	N	R	N	R	N
DN7 (cm)	7.2b [‡]	9.1a	7.9a	8.3a	7.4a	7.0a	8.5b	9.6a
ALT7 (m)	4.8b	6.1a	5.2b	5.7a	4.9a	4.8a	5.6b	6.6a
VOL7 (dm ³)	12.0b	24.6a	16.6b	19.9a	12.5a	11.3a	20.7b	28.4a
DN8 (cm)	9.2b	10.3a	9.5b	10.0a	9.4a	9.0a	9.6b	10.9a
ALT8 (m)	6.0b	7.1a	6.2b	6.8a	6.0a	6.0a	6.5b	7.7a
VOL8 (dm ³)	23.3b	35.9a	27.1b	32.1a	24.2a	22.1a	29.9b	41.8a
CONFOR	2.5a	1.8b	2.2a	2.1a	2.5a	2.6a	1.9a	1.7b
VERT	12.9a	16.6a	14.5b	15.1a	12.9a	13.0a	16.1b	17.1a

[†]Diámetro normal, altura, volumen de fuste, conformación y número de verticilos.

[‡]Valores promedio entre sitios o entre grupos seguidos de una misma letra no son diferentes con p=0.05.

Debido a la interacción grupos x sitio encontrada en el análisis conjunto, se analizó el comportamiento de los grupos en cada sitio por separado. En S₁ no se detectaron diferencias significativas entre grupos en las variables evaluadas; sin embargo, en S₂ el grupo N superó estadísticamente al grupo R en todas las variables. En la evaluación realizada en el mismo ensayo, a los cinco y seis años de edad de los árboles, se encontraron diferencias significativas entre grupos de familias para altura, diámetro y volumen; el grupo R tuvo árboles de mayor

tamaño que el grupo N en S₁ (Salaya *et al.*, 2012), pero dos años después, a los siete y ocho años de edad, ya no se encontraron diferencias en ninguna de las variables. En S₂ el grupo N tuvo mayor crecimiento y mejor conformación del fuste que el grupo R; el volumen a los siete y ocho años, respectivamente, fue 27 y 41 % mayor en el grupo N, en contraste con lo observado dos años antes, cuando la diferencia era de 5 y 12 %, respectivamente (Salaya *et al.*, 2012).

En los dos sitios se confirmó la superioridad del material nativo con respecto al reintroducido, al aumentar la edad de los árboles. Estos resultados indican que los árboles mejorados crecieron rápido al inicio, pero su tasa de crecimiento se redujo con la edad. Este hecho puede representar un riesgo al reintroducir material seleccionado en un ambiente diferente y el tomar decisiones apresuradas, aunque cabe destacar que en cada grupo existen familias e individuos sobresalientes en los dos sitios de evaluación.

2.5.2. Variación y control genético de las características evaluadas

En ambos sitios y grupos se encontró una amplia variación genética en el crecimiento de los árboles entre las familias, con individuos sobresalientes, útiles en la selección de progenitores para la siguiente generación. Por ejemplo, a los ocho años de edad hay diferencias de hasta 87 veces en el volumen de los árboles en S₁ y de 225 veces en S₂. A la misma edad, el volumen promedio entre familias varió hasta 3.5 veces (38.8 vs. 11.1 dm³) en S₁ y seis veces (68.0 vs. 11.3 dm³) en S₂. Por grupos de familias, las reintroducidas variaron de 11 a 37 dm³ y de a 67 dm³, mientras que las nativas variaron de 14 a 39 dm³ y de 24 a 68 dm³ en S₁ y S₂, respectivamente.

El control genético (h^2_i) de las características evaluadas varió de 0.16 (para ALT8 y VERT) a 0.24 (para DN8) en S₁, mientras que en S₂ los valores fueron mayores (0.21 para ALT8 y VERT a 0.32 para ALT7) (Cuadro 2.2). Para CONFOR se estimó una h^2_i de 0.00 en S₂, debida a

una variabilidad reducida en ese sitio para esa variable, ya que la mayoría de los árboles están bien conformados (82.5% de los árboles con valores de 1 y 2). Los valores de h^2_i estimados para las variables de crecimiento a los siete y ocho años en S₁ fueron mayores que los reportados por Salaya *et al.* (2012) dos años antes, pero en S₂ ocurrió lo contrario.

Cuadro 2.2. Heredabilidad individual (h^2_i) y de medias de familia (h^2_f), y coeficiente de variación genética aditiva (CVGa) por sitio (S₁ y S₂), para las características de crecimiento evaluadas a los siete y ocho años de edad, en un ensayo de progenie de *Pinus patula*.

Característica	h^2_i		h^2_f		CVGa (%)	
	S ₁	S ₂	S ₁	S ₂	S ₁	S ₂
DN7	0.22 (0.04) [†]	0.25 (0.03)	0.27	0.23	11.29	15.37
ALT7	0.18 (0.01)	0.32 (0.01)	0.24	0.28	7.36	14.15
VOL7	0.17 (0.10)	0.28 (0.06)	0.23	0.26	22.34	33.99
DN8	0.24 (0.04)	0.23 (0.03)	0.29	0.22	12.04	15.02
ALT8	0.16 (0.01)	0.21 (0.01)	0.22	0.20	6.82	11.52
VOL8	0.20 (0.06)	0.26 (0.04)	0.26	0.24	24.42	32.50
CONFOR	0.19 (0.13)	----	0.25	----	11.46	----
VERT	0.16 (0.36)	0.21 (0.24)	0.22	0.21	6.00	9.41

[†]Error estándar de h^2_i entre paréntesis.

En un ensayo de *P. patula* de seis años de edad en Zacualpan, Veracruz, se reportó una h^2_i de 0.09, 0.14 y 0.15 para DN, ALT y VOL, respectivamente (Valencia *et al.*, 1995). La heredabilidad se considera alta cuando el valor es mayor de 0.5, media cuando varía de 0.2 a 0.5, y baja cuando es menor de 0.2 (Stanfield, 1971).

Los valores de h^2_f de las variables de crecimiento aumentaron con la edad en S₁, pero no en S₂, con relación a las reportadas por Salaya *et al.* (2012). Los valores de h^2_f dependen del número

promedio de individuos por familia y de la supervivencia en los ensayos; a mayor número de individuos, mayor h^2_f (White *et al.*, 2007). Esto explica que en S_2 se encuentren menores valores de h^2_f ya que en ese sitio hay un menor número de repeticiones que en S_1 .

Los valores encontrados en el presente estudio fueron menores que los obtenidos en Zacualpan, Veracruz (Valencia *et al.*, 1995) y en Kenya (Kariuki, 1988) en ensayos similares con *Pinus patula*. En otro ensayo con *P. patula* en Colombia, se obtuvieron valores de 0.31 y 0.71 para h^2_i y de 0.59 y 0.84 para h^2_f en altura y volumen, a los siete años de edad, respectivamente (Ladrach y Lambeth, 1991), aunque en dicho estudio se utilizó un coeficiente de relación genética de cuatro en familias de polinización libre.

Las diferencias entre los grupos de familias en el grado de control genético de las características también variaron en función del sitio de evaluación. En S_1 , el grupo R presentó mayores valores de h^2_i que el grupo N en las características de crecimiento, pero en S_2 ocurrió lo contrario, especialmente en el volumen del fuste a los ocho años de edad (Cuadro 2.3). Esto señala un desarrollo diferencial de los árboles en los dos grupos de familias al crecer en ambientes diferentes.

De la misma manera, el coeficiente de variación genética (CVGa) fue mayor para el grupo R en casi todas las variables en S_1 , pero no en S_2 (Cuadro 2.3). Un mayor valor de CVGa se asocia a un mayor potencial de ganancia genética por selección (Vencovsky, 1987) y dado que hay familias sobresalientes en el grupo R, éstas pueden utilizarse en un programa de mejora.

Cuadro 2.3. Heredabilidades individuales (h^2_i) y coeficiente de variación genética aditiva (CVGa) por grupo de familias (R y N) en cada sitio de evaluación (S_1 y S_2) para las características de crecimiento evaluadas a los siete y ocho años en un ensayo de *Pinus patula*.

Variable	S_1				S_2			
	h^2_i		CVGa		h^2_i		CVGa	
	R	N	R	N	R	N	R	N
DN7	0.28 (0.05) [†]	0.13 (0.04)	13.10	8.77	0.20 (0.03)	0.31 (0.04)	15.46	15.11
ALT7	0.28 (0.01)	0.08 (0.01)	9.51	4.77	0.37 (0.01)	0.27 (0.01)	16.90	11.85
VOL7	0.21 (0.11)	0.12 (0.10)	25.38	17.89	0.21 (0.05)	0.35 (0.07)	35.82	32.02
DN8	0.29 (0.04)	0.20 (0.04)	14.04	10.30	0.17 (0.02)	0.29 (0.03)	14.40	15.21
ALT8	0.25 (0.01)	0.07 (0.00)	9.10	4.06	0.27 (0.01)	0.15 (0.00)	14.47	8.96
VOL8	0.21 (0.06)	0.18 (0.06)	26.69	21.68	0.18 (0.03)	0.32 (0.04)	32.39	31.40
CONFOR	0.20 (1.16)	0.18 (1.10)	11.89	10.98	---	---	---	---
VERT	0.19 (0.38)	0.13 (0.34)	6.86	5.08	0.25 (0.27)	0.19 (0.21)	10.00	8.97

[†]Error estándar entre paréntesis.

2.5.3. Correlaciones genéticas entre características

Las correlaciones genéticas (r_g) estimadas entre las características de crecimiento (DN, ALT, y VOL) fueron altas, en su mayoría con valores cercanos a 1, con valores similares entre los dos grupos de familias (R y N) en ambos sitios (Cuadro 2.4). Sin embargo, en S_1 las correlaciones que involucran a las variables CONFOR o VERT con el resto de las variables de crecimiento difieren entre los grupos R y N, al igual que las que involucran a la variable VERT en S_2 (Cuadro 2.4). En ambos casos, el grupo R mostró r_g más altas (i.e., con mayor valor absoluto) que el grupo N entre las características de crecimiento, la conformación del fuste y el número de verticilos. Esto indica que en el grupo R hay una r_g más elevada entre la velocidad de crecimiento, la rectitud del fuste y el número de verticilos formados, que en el grupo N,

posiblemente como resultado de la selección previa realizada en este grupo de familias. Además, en el grupo N, las correlaciones entre las características de crecimiento y el número de verticilos en S₁ fueron menores que en S₂, lo cual indica que en este grupo de familias existe una mayor plasticidad en respuesta a las condiciones ambientales del sitio de evaluación. Debido a la reducida variación genética encontrada para CONFOR en S₂, no fue posible estimar su correlación con las otras variables.

Cuadro 2.4. Correlaciones genéticas entre las características de crecimiento para los grupos de familias R (derecha de la diagonal) y N (izquierda de la diagonal) en los sitios S₁ y S₂ en un ensayo de progenie de *Pinus patula*.

Sitio	Variable	DN7	ALT7	VOL7	DN8	ALT8	VOL8	CONFOR	VERT
S ₁	DN7		0.93	0.99	1.00	1.00	1.00	-0.69	1.00
	ALT7	0.71		0.97	0.97	0.96	1.00	-0.74	0.98
	VOL7	0.98	0.86		1.00	0.94	1.00	-0.60	0.94
	DN8	1.00	0.87	1.00	Grupo N	1.00	1.00	-0.66	0.98
	ALT8	0.91	1.00	1.00	1.00		0.96	-0.79	1.00
	VOL8	0.98	0.91	1.00	1.00	1.00	Grupo R	-0.62	0.94
	CONFOR	-0.09	-0.99	-0.38	-0.12	-0.71	-0.32		-0.97
	VERT	---	0.39	0.16	0.04	0.26	0.08	-1.00	
S ₂	DN7		0.89	1.00	1.00	1.00	1.00	---	1.00
	ALT7	1.00		1.00	0.95	1.00	0.97	---	0.76
	VOL7	1.00	1.00	Grupo N	1.00	-1.00	1.00	---	1.00
	DN8	1.00	1.00	1.00		1.00	1.00	---	1.00
	ALT8	1.00	1.00	1.00	1.00		1.00	---	0.93
	VOL8	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00	Grupo R	---	1.00
	CONFOR	---	---	---	---	---	---		---
	VERT	0.68	0.55	0.61	0.62	0.62	0.56	-0.97	

2.5.4. Implicaciones para el mejoramiento genético

La evaluación de los materiales en dos ambientes contrastantes permitió observar un comportamiento diferente de los grupos de familias reintroducidas (R) y nativas (N). Las diferencias en supervivencia de los árboles, la heterogeneidad del ambiente y el manejo relativamente diferente en los dos sitios contribuyeron a esto. También influyó el origen geográfico de cada grupo de familias (Salaya *et al.*, 2012). El ambiente de menor elevación (2,260 msnm del S₂, en Acaxochitlán, Hidalgo) resultó más favorable para el desarrollo de *P. patula*, lo cual se reflejó en un mayor crecimiento con relación al sitio de mayor elevación (2,930 msnm del S₁, en Aquixtla, Puebla). Debido al ciclo de mejoramiento previo, se esperaría que el grupo de familias reintroducidas (R) resultaran más productivas, estables, homogéneas (i.e., con mayor control genético) y con una estructura genética que refleje una relación positiva alta entre las características de crecimiento, rectitud del fuste y número de verticilos. Aunque algunas de estas expectativas se cumplieron, el grupo de familias nativas (N) las superó en productividad promedio y en el control genético en S₂. Lo anterior pudo deberse a que las familias del grupo R fueron seleccionadas en condiciones ambientales distintas a las de los sitios de evaluación en este estudio. En consecuencia, en ambos grupos fue posible identificar familias e individuos sobresalientes para seleccionar a la edad de ocho años, como lo hacen en forma rutinaria los miembros de CAMCORE (Dvorak *et al.*, 2000), para su uso como fuentes de germoplasma en plantaciones comerciales.

2.6. CONCLUSIONES

Se encontraron diferencias significativas entre sitios para todas las variables en ambas edades. Los mayores valores se registraron en S_2 (2,260 m), con casi el doble de volumen del fuste a los 7 años y 50 % más a los ocho años de edad, con mayor número de verticilos y una mejor conformación de los árboles que en S_1 . Por otro lado, las familias nativas tuvieron mayor crecimiento promedio y mayor número de verticilos que las reintroducidas, pero con una rectitud del tronco similar. En el análisis por sitio, los dos grupos de familias tuvieron un comportamiento similar en S_1 , pero el grupo de familias nativas fue superior en S_2 . A pesar de que el grupo R presentó mayor control genético y CVGa en las características de crecimiento en S_1 , en S_2 estos valores fueron similares en los dos grupos. En los dos grupos de familias los árboles de mayor tamaño tuvieron mejor conformación y más verticilos, pero las correlaciones genéticas fueron más altas en las familias reintroducidas. Aunque las familias reintroducidas no superaron a las nativas, en ambos grupos existe una variación genética importante, con individuos y familias sobresalientes que pueden ser incorporadas a la población base del programa de mejoramiento genético en la región de evaluación.

2.7. LITERATURA CITADA

- CAMCORE (Programa Internacional para el Mejoramiento Genético y Conservación de Especies Forestales). 2007. Boletín de noticias CAMCORE para México y Centroamérica. Vol. 1 No. 2. Raleigh. 6 p.
- Carrillo A., F., M. Acosta M., G. Tenorio G. y F. Becerra L. 2004. Tabla de volumen para *Pinus patula* Schl. et Cham. en el estado de Hidalgo. Folleto Técnico No. 2. Centro de Investigación Regional del Centro, Campo Experimental Pachuca. INIFAP. 16 p.
- Crookston, N. L. 2008. Custom Data Requests. *In: Current and future climate estimates, plant-climate relationships, and potential impacts of global warming scenarios in western North America and Mexico.* <http://forest.moscowfsl.wsu.edu/climate/customData/>. USDA Forest Service, Moscow Forestry Sciences Laboratory.
- Dickerson, G.E. 1969. Techniques for research in quantitative animal genetics. *In: Techniques and Procedures in Animal Science Research.* American Society of Animal Science. Albany. pp: 36-79.
- Dvorak, W.S., G.R. Hodge, J.E. Kietzka, F. Malan, L.F. Osorio and T.K Stanger. 2000. *Pinus patula.* *In: The CAMCORE Cooperative. Conservation and Testing of Tropical & Subtropical Forest Tree Species.* College of Natural Resources, NCSU, Raleigh, NC, USA. pp:149-173.
- Falconer, D.S. and T.F.C. Mackay. 1996. *Introduction to Quantitative Genetics.* Addison Wesley Longman Limited, Edinburgh. 484 p.
- Hodge, G.R., P.W. Volker, B.M. Potts and J.U. Owen. 1996. A comparison of genetics information from open-pollinated and control-pollinated progeny tests in two eucalypt species. *Theoretical and Applied Genetics* 92: 53-63.

- Kariuki, J.G. 1998. Provenance and family-within-provenance variation in *Pinus patula*, *Pinus patula* subespecie *tecunumanii* and *Pinus oocarpa* planted at Turbo, Kenya. *Forest Ecology and Management* 107: 127-133.
- King, J.N. and R.D. Burdon. 1991. Time trends in inheritance and projected efficiencies of early selection in a large 17-year-old progeny test of *Pinus radiata*. *Canadian Journal of Forest Research* 21: 1200-1207.
- Ladrach, W. E. and C. Lambeth. 1991. Growth and heritability estimates for a seven-year-old open-pollinated *Pinus patula* progeny test in Colombia. *Silvae Genetica* 40: 169-173.
- Namkoong, G. 1966. Inbreeding effects on estimation of genetic additive variance. *Forest Science* 12: 8-13.
- Sáenz R., C., H. Nienstaedt and J.J. Vargas H. 1994. Performance of *Pinus patula* genotypes selected in South Africa and growing in their native Mexican environment. *Silvae Genetica* 43:73-81.
- SAS (Statistical Analysis System) Institute. 2002. SAS/STAT Computer Software. Release 9.00. SAS Institute Inc. Cary.
- Salaya-Domínguez, J.M., J. López-Upton y J.J. Vargas-Hernández. 2012. Variación genética y ambiental en dos ensayos de progenies de *Pinus patula*. *Agrociencia* 46:519-534.
- Squillace, A.E. 1974. Average genetic correlations among offspring from open-pollinated forest trees. *Silvae Genetica* 23:149-156.
- Stanfield, W.D. 1971. *Genética. Teoría y 400 problemas resueltos*. Serie Schaum. McGraw Hill. México. 405 p.
- Tolome R., J. y J. Alba-Landa. 2004. Desarrollo de fuentes parentales de *Pinus patula* Sch. *et* Cham. en un rango altitudinal. *Foresta Veracruzana* 6 (2): 37-40.

- Valencia M., S., C. Ramírez H. y J. J. Vargas H. 1995. Comparación de diferentes métodos de selección en un ensayo de progenie de polinización libre de *Pinus patula*. In: Avances en la producción de semillas forestales en América Latina: memoria del simposio. R. Salazar (ed.). Managua. pp: 63-69.
- Vargas H., J.J. and 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 Pérez, T. Llanderal O., A.R. Román J. y V. Reyes H. 2004. Monografía de *Pinus patula*. SEMARNAT/CONAFOR. Colegio de Postgraduados. Zapopan, Jal. 425 p.
- Vencovsky, R. 1987. Herança quantitativa. In: E. Paterniani (ed.). Melhoramento e Produção do Milho no Brasil. Edição da Fundação Cargill. Instituto de Genética, Esc. Sup. Agricultura Luis de Queiroz, Universidad de São Paulo. Piracicaba. São Paulo. pp: 122-199.
- White, T.L., T.W. Adams and D.B. Neale. 2007. *Forest Genetics*. CAB International, Oxford. 682 p.
- White, T.L. and G.R. Hodge. 1989. *Predicting Breeding Values with Applications in Forest Tree Improvement*. Kluwer Academic Publishers. The Netherlands. 388 p.
- Wormald, P.J. 1975. *Pinus patula*. Tropical Forestry Paper No. 7. Tropical Forestry Institute. Commonwealth Forestry Institute. Oxford, England. 172 p.
- Wright, J.A, L.F. Osorio and W.S. Dvorak. 1995. Recent developments in a tree improvement program with *Pinus patula* in Colombia. *Forest Ecology and Management* 72:229-234.
- Wu, H.X. 2002. Study of early selection in tree breeding 4. Efficiency of marker-aided early selection (MAES). *Silvae Genetica* 51: 261-269.

CAPÍTULO III

INTERACCIÓN GENOTIPO X AMBIENTE EN UN ENSAYO DE PROGENIES DE *Pinus patula* Y SUS IMPLICACIONES EN LA RESPUESTA A LA SELECCIÓN

3.1. RESUMEN

Pinus patula Schiede ex Schltdl. et Cham., es una especie nativa de México que ha sido mejorada en el extranjero, por lo que si se desea reintroducir o utilizar en otras regiones el material mejorado debe evaluarse nuevamente. Con el propósito de comparar el control genético y el efecto de la interacción genotipo x ambiente (IGA) en la respuesta a la selección de características de crecimiento de familias reintroducidas con el de familias nativas de *Pinus patula*, se estableció un ensayo de progenie de 36 familias mejoradas en Colombia y Sudáfrica (grupo R) y 36 familias nativas de árboles seleccionados en rodales naturales de la especie (grupo N) en dos sitios a diferente elevación [2,930 m (S₁) y 2,260 m (S₂)]. Se estimó la heredabilidad (h^2_i) y la IGA [con base en la correlación genética tipo B (r_B)] para altura total, diámetro normal y volumen del fuste a los 7 y 8 años de edad, y para rectitud del fuste y número de verticilos a los 8 años. En el análisis conjunto la h^2_i de las características resultó baja, con valores altos de la varianza de sitio x familias (σ^2_{sxf}). El efecto de la IGA fue más importante en el grupo N que en el grupo R, lo que se reflejó en un mayor control genético y mayor valor de r_B para las características del crecimiento en el grupo R. Al excluir del análisis a las 8 familias más inestables en volumen del fuste a los 8 años, los valores de σ^2_{sxf} y la relación $\sigma^2_{sxf} / \sigma^2_f$ disminuyeron notablemente y aumentó el valor de h^2_i y de r_B en todas las características de crecimiento en los dos grupos de familias. La selección masal o familiar con base en los datos del análisis conjunto ocasionaría una pérdida de la ganancia genética potencial de 3 y 14.8 % en volumen a los 8 años, respectivamente, debido al efecto de la IGA; sin embargo, al excluir del análisis a las familias más inestables, la pérdida en ganancia genética potencial en esta característica se reduce a 0.3 y 1.4 %, respectivamente.

Palabras clave: correlación genética tipo B, ecovalencia, estabilidad genética, ganancia genética, IGA, heredabilidad.

INTERACTION GENOTYPE X ENVIRONMENT ON A TRIAL OF PROGENY OF *Pinus patula* AND ITS IMPLICATIONS IN THE RESPONSE TO THE SELECTION

3.2. SUMMARY

Pinus patula Schiede ex Schltdl. et Cham. is a native species from Mexico that has been genetically improved in other countries, so in order to reintroduce or use this improved material in other regions, it has to be evaluated again. With the purpose of comparing the genetic control and the effect of genetic x environment interaction (GEI) in the response to selection of growth traits in reintroduced families versus native families of *Pinus patula*, a progeny test with 36 open-pollinated families improved in Colombia and South Africa (R group) and 36 open-pollinated families from trees selected in natural stands (N group) was established in two sites at different elevation [2,930 m (S₁) and 2,260 m (S₂)]. Heritability (h^2_i) and GEI [(estimated with the type-B genetic correlation (r_B))] were estimated for height, diameter at breast height, and stem volume at 7 and 8 years of age, and for stem straightness and number of whorls at 8 years. In the pooled analysis, h^2_i of traits was low, with high values for the site x family variance component (σ^2_{sxf}). Effect of GEI was more important in the N than in the R group, which was reflected in a higher genetic control and higher r_B values for growth traits in the R group. After excluding from the analysis the eight most unstable families for stem volume at 8 years of age, the values of σ^2_{sxf} , and the $\sigma^2_{sxf}/\sigma^2_f$ ratio were notably reduced and values of h^2_i and r_B increased for all growth traits in both family groups (R and N). Mass or family selection based on the pooled analysis would cause a loss in potential genetic gain in stem volume at 8 years of age of 3.0 and 14.8, respectively, due to the effect of GEI. However, exclusion of the most unstable families from the analysis would reduce the loss in potential genetic gain for this trait to 0.3 and 1.4 %, respectively.

Key words: type-B genetic correlation, ecovalence, genetic stability, genetic gain, GEI, heritability.

3.3. INTRODUCCIÓN

Pinus patula Schiede ex Schltdl. et. Cham., es una especie forestal nativa de México con importancia económica en la región oriental del país por su velocidad de crecimiento, calidad de madera y fácil manejo. Esta especie tiene importancia regional y mundial en el establecimiento de plantaciones comerciales (Velázquez *et al.*, 2004). Programas de mejoramiento genético para *P. patula* han sido implementados en Sudáfrica, Zimbabwe, Colombia, Australia, y Nueva Zelanda, principalmente (Wright *et al.*, 1995; Dvorak *et al.*, 2000). En México, los programas de mejoramiento genético para la especie están en una etapa inicial, por lo que aún falta la vinculación con programas de plantaciones comerciales a gran escala, dándole la importancia a estos programas de mejora (Sáenz *et al.*, 1994; Tolome y Alba-Landa, 2004; Salaya-Domínguez *et al.*, 2012).

En el extranjero se han establecido programas de mejoramiento genético de *Pinus paula*, a partir de la selección fenotípica de árboles a lo largo de su área de distribución natural en México, y su posterior evaluación en diferentes condiciones ambientales, para identificar a las familias con mayor adaptación y desarrollo en dichos ambientes, con esto se han obtenido individuos con características diferentes de los materiales silvestres originales (Dvorak *et al.*, 2000; CAMCORE, 2007). Sin embargo, la mejora de la tasa de crecimiento y de otras características de valor adaptativo se ha realizado en ambientes exóticos, lo cual puede modificar el patrón estacional de crecimiento de los árboles y afectar su adaptación al ser reintroducidos a su ambiente nativo (Gómez *et al.*, 1998; Salaya-Domínguez *et al.*, 2002).

Para la mejora genética es esencial establecer ensayos de evaluación en varias localidades y observar el comportamiento y desarrollo de las diferentes progenies en cada ambiente particular en que crecen (White *et al.*, 2007). Este proceso permite en la práctica seleccionar a los mejores

genotipos en edades tempranas para mejorar una característica de interés relacionada a una edad posterior (Lambeth, 1980; Lambeth *et al.*, 1983; Wu, 2000; White *et al.*, 2007). Antes de introducir el germoplasma mejorado para su uso extensivo una en región nueva o a su lugar de origen, este debe evaluarse y compararse con germoplasma nativo procedente de una región o ambiente similar, de tal forma que se elijan solo los individuos con las características de crecimiento y adaptación deseadas. Esta evaluación permitirá verificar si el material reintroducido es superior al material silvestre nativo, cuantificar el grado de interacción genotipo x ambiente (IGA), el efecto de esta interacción en diversos parámetros genéticos que afectan las ganancias genéticas, y la posterior producción del germoplasma seleccionado de forma operativa (White *et al.*, 2007; Codesido y Fernández, 2009).

Un método para estimar la magnitud de la IGA es la correlación genética tipo B (r_B) (Yamada, 1962; White *et al.*, 2007), que permite determinar la asociación en la jerarquización de los genotipos en cada sitio de evaluación y su estabilidad al crecer en diferentes ambientes (Burdon, 1977; Pswarayi *et al.*, 1997, Lu *et al.*, 1999). En el presente estudio se propuso estimar las correlaciones tipo B (r_B) para las características de crecimiento evaluadas a los siete y ocho años de edad en un ensayo de progenie de *Pinus patula* establecido en dos sitios con diferente altitud, e identificar las familias con mayor IGA y evaluar los efectos de su inclusión o exclusión en la estimación de los parámetros genéticos y la respuesta a la selección.

3.4. MATERIALES Y MÉTODOS

El ensayo incluyó dos grupos de familias con diferente nivel de selección, cada uno con 36 familias de polinización libre. El primer grupo, llamado reintroducido (R), tiene un ciclo de selección en ensayos de progenie establecidos fuera de México por los miembros de la cooperativa CAMCORE, 18 familias en Colombia y 18 en Sudáfrica. El segundo grupo está constituido por árboles nativos (N) seleccionados de rodales naturales en los estados de Hidalgo, Puebla y Veracruz. La plantación se realizó en agosto de 2004 en dos sitios con diferente altitud, uno en un predio del municipio de Aquixtla, Puebla (S_1) ubicado a 2,930 m y otro en Acaxochitlán, Hidalgo (S_2) a 2,260 m, con temperaturas medias anuales de 11 y 14.2 °C respectivamente, estimadas con el procedimiento de Crookston (2008). En ambos sitios se utilizó un diseño experimental de bloques completos al azar con 17 y 6 repeticiones (S_1 y S_2 , respectivamente), con parcelas de un solo árbol por familia (Salaya-Domínguez *et al.*, 2012). Con base a lo anterior y debido a que con el transcurso de los años, algunas familias perecieron y por tanto ya no tuvieron representatividad en ambos sitios, estas y las que presentaron pocos individuos representativos fueron descartadas para el análisis conjunto.

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

En febrero de 2011 y 2012 (7 y 8 años de edad) se determinó el diámetro del fuste a 1.3 m de altura y la altura total del árbol, con lo cual se estimó el volumen del fuste a las dos edades. En 2012 se evaluó, además, la rectitud del fuste y el número de verticilos en cada árbol. Se efectuó un análisis de varianza conjunto de los datos y otro por separado para cada grupo de familias con el procedimiento MIXED de SAS (SAS Institute, 2002), con el modelo lineal indicado en la (Ecuación 2.2, capítulo II), con el efecto de familias anidado en los grupos de mejora o, en su caso, sin considerar este efecto. Se empleó un coeficiente de determinación genética de 3 para el

cálculo de la varianza genética aditiva para cada característica, y se calculó la heredabilidad en sentido estricto a nivel individual en el análisis conjunto (Falconer y Mackay, 1996) y por grupo de familias.

3.4.2. Estimación de la interacción genotipo x ambiente (IGA)

Para cuantificar la IGA se estimó la correlación genética *Tipo B* (r_B) (Yamada, 1962), tanto a nivel general como por grupos de mejora, con la siguiente ecuación:

$$r_B = \sigma^2_{f(g)} / [\sigma^2_{f(g)} + \sigma^2_{sf(g)}] \quad \text{Ecuación (3.1)}$$

donde $\sigma^2_{f(g)}$ es la varianza de familias y $\sigma^2_{sf(g)}$ es la varianza de la interacción sitio x familias dentro de grupos de mejora.

Por las diferencias de crecimiento de los árboles entre los sitios, previo al análisis los datos se estandarizaron con 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 en la magnitud de la varianza fenotípica (White, 1996; Marco y White, 2002). Se estimaron los componentes de varianza σ^2_f y σ^2_{sf} y la relación $\sigma^2_{sf} / \sigma^2_f$ con el procedimiento MIXED de SAS (Littell *et al.*, 1996).

Para estimar la contribución relativa de cada familia a la IGA y determinar las progenies más inestables se consideraron tres parámetros de estabilidad. En este proceso se incluyeron solo las familias comunes en los dos sitios (en S_1 se eliminaron las familias 31, 44, 46 y 47 y en el S_2 la 14 y 16). También se excluyeron las familias 6, 29 y 82 por tener pocos individuos en ambos sitios, por lo que quedaron 68 familias comunes a ambos sitios para el análisis de estabilidad. Los tres parámetros considerados fueron a) el coeficiente de regresión b_i de la media de cada familia con respecto a la media general de cada sitio (Finlay y Wilkinson, 1963), b) la desviación media

de la posición jerárquica de cada familia entre sitios (S_{4i} , Matheson y Raymond, 1984), y c) la ecovalencia W_i (Wricke, 1962), que estima la aportación relativa de cada familia a la varianza de interacción.

El coeficiente de regresión (b_i) se estimó con base en la siguiente ecuación:

$$b_i = \frac{\sum_j (Y_{ij} - Y_i) \cdot (Y_j - Y_{..})}{\sum_j (Y_j - Y_{..})^2} \quad \text{Ecuación (3.2)}$$

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

La desviación media de la posición jerárquica de cada familia (S_{4i}) se calculó con la fórmula descrita por Matheson y Raymond (1984):

$$S_{4i} = \left(\frac{1}{n} \sum_j (r_{ij} - 1/n \sum_j r_{ij})^2 \right)^{1/2} \quad \text{Ecuación (3.3)}$$

donde r_{ij} es la posición jerárquica de la familia i en el sitio j , y n es el número de sitios. Las familias más interactivas son las que tienen mayores valores de desviación (cambios de posición) en la jerarquización de un sitio a otro (Pswarayi *et al.*, 1997).

La ecovalencia (W_i) se calculó como:

$$W_i = \sum_j (Y_{ij} - Y_i - Y_j + Y_{..})^2 \quad \text{Ecuación (3.4)}$$

donde W_i es la ecovalencia de la familia i , los demás términos se describen en la ecuación 2.

Las familias se ordenaron de mayor a menor, con base en su contribución a la interacción para cada variable por separado, de acuerdo con el valor de los parámetros de estabilidad estimados para cada una de ellas; cuando dos familias tuvieron el mismo valor (como ocurrió en algunos casos con S_{4i}), se les asignó la posición intermedia correspondiente en el orden jerárquico definido. Con los valores de posición jerárquica de las familias para cada variable y parámetro de

estabilidad se realizaron dos análisis de correlación; el primero para estimar el grado de asociación en la posición jerárquica de las familias estimada por los tres parámetros de estabilidad en cada variable por separado y el segundo para estimar la asociación en la posición jerárquica entre las variables con cada método por separado. El método que tuvo los coeficientes de correlación más altos en ambos casos, con referencia al volumen del fuste a los 8 años (por ser la característica de mayor importancia económica), se utilizó para identificar a las familias más interactivas.

Con esa información se evaluó el efecto de eliminar las familias más interactivas (6 y 12 % del número total de familias) en la magnitud de los componentes de varianza σ_f^2 , σ_{sf}^2 y la relación $\sigma_{sf}^2 / \sigma_f^2$, al igual que en la h_i^2 y la r_B , con respecto a los resultados obtenidos al incluir todas las familias. También se estimaron los cambios en la ganancia potencial asociados a la inclusión o exclusión de estas familias del análisis (Matheson y Raymond, 1984). La pérdida de la ganancia potencial por selección masal (C_I), y por selección familiar (C_F) debida a los efectos de IGA, expresada en porcentaje, se calculó con las fórmulas:

$$C_I = 1 - \left[(\sigma_f^2 + \sigma_e^2)^{0.5} / (\sigma_f^2 + \sigma_{sf}^2 + \sigma_e^2)^{0.5} \right] \times 100 \quad \text{Ecuación (3.5)}$$

$$C_F = 1 - \left[(\sigma_f^2 + \sigma_e^2 / bs)^{0.5} / (\sigma_f^2 + \sigma_{sf}^2 / s + \sigma_e^2 / bs)^{0.5} \right] \times 100 \quad \text{Ecuación (3.6)}$$

donde σ_f^2 es el componente de varianza de familia, σ_{sf}^2 es el componente de varianza de la interacción sitio x familia, σ_e^2 es el componente de varianza residual, s es el número de sitios evaluados y b es el número de bloques por sitio. C_I y C_F se calcularon para el conjunto de datos de las 68 familias y después de eliminar gradualmente las familias más interactivas para la característica de volumen del fuste a los 8 años de edad, con base en el procedimiento descrito anteriormente.

3.5 RESULTADOS Y DISCUSIÓN

3.5.1 Control genético e interacción genotipo x ambiente

El control genético estimado en el análisis conjunto fue bajo para todas las características, con heredabilidades (h^2_i) de 0.03 a 0.11 (Cuadro 3.1). La heredabilidad disminuyó al aumentar el valor de la proporción $\sigma^2_{sxf}/\sigma^2_f$ ($r=0.93$), esto refleja el efecto de la magnitud de la IGA en la estimación de los parámetros genéticos y la respuesta potencial a la selección; la varianza sitio x familia varió desde cero para la varianza de familias, indicando el diferente grado de sensibilidad de las variables en cada sitio. Los valores de h^2_i estimados en el análisis conjunto de varios sitios son siempre menores a los estimados a partir de análisis de sitios individuales, por lo que se les denomina heredabilidades insesgadas (White *et al.*, 2007).

Cuadro 3.1. Varianza de familia (σ^2_f), de sitio x familia (σ^2_{sxf}), relación $\sigma^2_{sxf}/\sigma^2_f$ y heredabilidad individual (h^2_i) en el análisis conjunto y por grupos de familias (R y N) para las variables de crecimiento a los 7 y 8 años de edad, en un ensayo de *Pinus patula*.

Variable [†]	Análisis conjunto				Análisis por grupo de familias	
	σ^2_f	σ^2_{sxf}	$\sigma^2_{sxf}/\sigma^2_f$	h^2_i	h^2_i (R)	h^2_i (N)
DN7 (cm)	0.0249	0.0449	1.80	0.08	0.17	0.00
ALT7 (m)	0.0230	0.0395	1.72	0.08	0.17	0.00
VOL7 (dm ³)	0.0227	0.0380	1.67	0.08	0.15	0.00
DN8 (cm)	0.0100	0.0664	6.64	0.03	0.12	0.00
ALT8 (m)	0.0249	0.0256	1.03	0.09	0.20	0.00
VOL8 (dm ³)	0.0113	0.0534	4.73	0.04	0.10	0.00
RECTITUD8	0.0329	0.0000	0.00	0.11	0.16	0.05
VERT8	0.0160	0.0382	2.39	0.05	0.24	0.00

[†] DN=diámetro normal; ALT=altura; VOL=volumen de fuste; VERT=número de verticilos.

En el análisis por separado para las familias nativas se estimó una heredabilidad de 0.00 en todas las variables excepto para rectitud del fuste, con una h^2_i de 0.05; en cambio, en el grupo de familias reintroducidas se estimaron valores moderados de h^2_i , de 0.10 a 0.24 (Cuadro 3.1). Esto indica que el efecto de la IGA fue mayor en el grupo N, ya que la varianza de sitio x familia presentó entre 3.0 a 8.8 % de la varianza fenotípica total, a diferencia del grupo R en donde la varianza de sitio x familia en todos los casos contribuyó con menos del 5.2 % de la varianza fenotípica total de las características de crecimiento; en consecuencia las familias del grupo N fueron más sensibles a las condiciones ambientales de los sitios de evaluación.

3.5.2. Correlaciones genéticas Tipo B

En el análisis conjunto de las familias se estimaron valores de r_B bajos en la mayoría de las variables (0.17 a 0.49), con excepción de la rectitud del fuste (Cuadro 3.2), lo cual indica la presencia de IGA alta (White *et al.*, 2007). Valores de r_B iguales o mayores a 0.67 se consideran como indicadores de una estabilidad genética aceptable, ya que en estos casos la varianza de familias es al menos el doble de la varianza de IGA (Shelbourne, 1972). Por lo anterior, los valores de r_B estimados indicaron un comportamiento inestable de las familias en casi todas las características evaluadas, con excepción de la rectitud del fuste ($r_B=1.0$) en donde hay una alta estabilidad genética de las familias en los dos sitios de evaluación. Salaya *et al.* (2012) reportó la presencia de una IGA elevada en las características de crecimiento a los cinco y seis años de edad en el mismo ensayo de progenies.

El grupo R presentó valores de r_B mayores que los del grupo N en todas las características (Cuadro 3.2), comportamiento similar al observado a los 5 y 6 años de edad en el mismo ensayo (Salaya *et al.*, 2012); en particular, en el grupo R se encontró mayor estabilidad en la altura a los 8 años, en la rectitud del fuste y en el número de verticilos. Lo anterior implica que las familias

del grupo R fueron más estables que las del grupo N en los dos ambientes de plantación, lo cual puede atribuirse a la mejora genética previa en ese grupo. Las familias del grupo N provienen de material silvestre colectado en rodales de diferentes localidades del área de distribución natural de la especie, lo que explica en parte su inestabilidad al cambiar las condiciones del sitio.

Cuadro 3.2. Valor de la correlación genética Tipo B (r_B) en el análisis conjunto y por grupos de familias (R y N) para las características de crecimiento a los 7 y 8 años de edad, en un ensayo de progenie de *Pinus patula* en dos ambientes.

Variable [†]	Análisis conjunto	Análisis por grupo de familias	
	r_B	r_B (R)	r_B (N)
DN7	0.36	0.63	0.00
ALT7	0.37	0.54	0.01
VOL7	0.37	0.70	0.00
DN8	0.13	0.48	0.00
ALT8	0.49	0.78	0.00
VOL8	0.17	0.50	0.00
RECTITUD8	1.00	1.00	0.83
VERT8	0.30	1.00	0.00

[†] DN=diámetro normal; ALT=altura; VOL=volumen de fuste; VERT=número de verticilos.

La determinación de los genotipos superiores para plantaciones comerciales depende del ambiente de establecimiento (Skrøppa, 1984; Pswarayi *et al.*, 1997, Lu *et al.*, 1999). Un denominador común al inicio de los programas de evaluación genética es el comportamiento inestable de los genotipos o familias en los distintos ambientes de prueba, a tal grado que los resultados llegan a discrepar considerablemente de lo esperado, resultando difícil y dudoso el tomar una decisión de los genotipos a seleccionar y con base en qué característica elegirlos (Molina, 1992).

Los mayores valores de IGA se encontraron en las características de diámetro normal y volumen del tronco, tanto en el análisis conjunto como en el grupo R (Cuadro 3.2). De hecho, el diámetro del tronco es una de las características más sensibles a los cambio en la densidad del rodal (Husch *et al.*, 2002), puesto que es afectada por el aumento de la competencia por espacio entre los árboles conforme aumenta la edad (Ignacio *et al.*, 2005); el efecto de la competencia en el crecimiento en diámetro influye de manera indirecta en el crecimiento en volumen del fuste.

Aun cuando en algunas características hay mayor control genético y mayor estabilidad, los valores de r_B cambiaron con la edad y según las condiciones de los sitios de evaluación (Pswarayi *et al.*, 1997; Codesido y Fernández, 2009). En el estudio realizado anteriormente para el mismo ensayo de progenie en *Pinus patula*, los valores de r_B cambiaron con la edad (Salaya *et al.*, 2012); sin embargo la magnitud del cambio fue distinta para cada grupo de familias, pues mientras en las familias del grupo R la estabilidad generalmente aumentó con la edad, sin embargo para el grupo N los valores de r_B se redujeron ligeramente.

Resultados obtenidos en un en un ensayo de *P. patula* en dos sitios cercanos (8 km) pero con una diferencia de 350 m de altitud, evaluado a los cuatro y cinco años de edad en Aquixtla, Puebla, expresaron valores de r_B que fluctuaron de 0.52 a 0.67 para diámetro, 0.76 a 1.00 para altura, 0.46 para volumen y de 0.75 a 0.82 para número de verticilos en ambas edades, estos valores aumentaron con forme a la edad para todas las variables de crecimiento (Morales-González, 2009). El mismo patrón de comportamiento mostro un estudios realizado en *Pinus pinaster* Ait., donde encontraron valores de r_B que variaron y aumentaron conforme a la edad para altura, diámetro normal y volumen (Zas *et al.*, 2004). En *Pinus radiata* D. Don en Galicia también se encontraron valores de r_B que fluctuaron y aumentaron con forme a la edad en

diámetro y volumen del tronco (Codesido y Fernández, 2009), sin embargo fueron mayores que los obtenidos para el presente estudio.

3.5.3. Parámetros de estabilidad y nivel de interacción de las familias

El valor absoluto de la diferencia de los coeficientes de regresión (bi) con respecto al valor ideal de 1.0 varió desde 0.02 a 2.02 para DN7, de 0.06 a 1.91 para ALT7, de 0.0 a 1.80 para VOL7, de 0.22 a 4.56 para DN8, de 0.01 a 2.25 para ALT8, de 0.01 a 2.5 para VOL8 y de 0.01 a 1.61 para VERT. Es importante destacar que en su mayoría los valores oscilaron desde 0.0 hasta cerca de 2.0 en la mayoría de las características, aunque en el caso de DN8 alcanzó valores extremos de hasta 4.5. De igual manera, los valores de S_{4i} para cada característica variaron con respecto a un valor <10 considerado con respecto a la desviación media de la posición de jerarquización en donde varió el número de familias para característica, por lo que para DN7 fueron 29 de 68 familias, para ALT7 son 26, para VOL7 son 30, para DN8 son 24, para ALT8 son 31, para VOL8 son 33 y para VERT son 40 familias, sin embargo al considerar un valor de $S_{4i} >20$ con respecto a la desviación media de la posición varió el número de familias, por lo que de las 68 totales incluidas en el análisis, sólo el 10 y el 20% de ellas presentaron valores de S_{4i} iguales o mayores a 20, lo cual implica que el número de progenies que contribuyen de manera importante a la IGA es relativamente bajo para todas las variables. Estos resultados sugieren que al excluir del análisis un pequeño número de familias inestables se puede reducir sustancialmente la magnitud e impacto de la IGA.

Los valores de ecovalencia oscilaron desde 0.00 hasta 8.06% para la mayoría de las variables de crecimiento y para número de verticilos vario de 0.00 a 14.20 %. Sin embargo, al

igual que en los casos anteriores, el 10 de las familias más interactivas contribuyeron con alrededor del 40 % de la varianza de IGA en todas las características evaluadas.

La correlación entre los valores estimados de los tres parámetros de estabilidad fue relativamente alta ($r \geq 0.59$) en todas las variables. La jerarquización del grado de interacción de las familias con base en b_i y W_i fue prácticamente la misma y la correlación de estos parámetros con S_{4i} varió de 0.59 a 0.83 en las diferentes características consideradas (Cuadro 3.3).

Cuadro 3.3. Coeficiente de correlación (r) entre los parámetros de estabilidad en cada una de las características de crecimiento con IGA significativa en un ensayo de progenie de *Pinus patula* en dos ambientes.

	Característica [†]													
	DN7		ALT7		VOL7		DN8		ALT8		VOL8		VERT8	
	S_{4i}	W_i	S_{4i}	W_i	S_{4i}	W_i	S_{4i}	W_i	S_{4i}	W_i	S_{4i}	W_i	S_{4i}	W_i
b_i	0.78 [‡]	1.00	0.61	1.00	0.59	1.00	0.83	1.00	0.60	1.00	0.67	1.00	0.67	1.00
S_{4i}		0.78		0.62		0.59		0.83		0.60		0.67		0.67

[†]DN=diámetro normal; ALT=altura; VOL=volumen de fuste; VERT=número de verticilos; [‡]los valores de r son significativos con $p < 0.05$ en todos los casos.

La correlación entre los valores de jerarquización de las familias para diferentes características de crecimiento con un mismo parámetro de estabilidad (S_{4i} , b_i o W_i) fueron mayores de 0.50 en la mayoría de los casos (datos no presentados). Por ejemplo, la jerarquización de las familias con base en los valores de W_i para las diferentes características del crecimiento mostró correlaciones mayores de 0.68, excepto cuando la correlación involucró a la variable número de verticilos (Cuadro 3.4); la jerarquización de las familias con base en los valores de W_i para el volumen del fuste a los 8 años tuvo una correlación mayor de 0.75 con las demás variables de crecimiento y de 0.38 con la jerarquización para el número de verticilos

(Cuadro 3.4). A diferencia del estudio de Codesido y Fernández (2009), los criterios de b_i y W_i proporcionaron el mismo resultado al momento de jerarquizar las familias más interactivas. Sin embargo, Skrøppa (1984) indicó que el parámetro b_i no es adecuado cuando se analizan datos de menos de cinco sitios.

Cuadro 3.4. Coeficiente de correlación (r) entre los valores de jerarquización de las familias para diferentes características de crecimiento a los 7 y 8 años de edad, con base en la ecovalencia (W_i), en un ensayo de progenie de *Pinus patula* en dos sitios de evaluación.

Característica [†]	ALT7	VOL7	DN8	ALT8	VOL8	VERT
DN7	0.70	0.82	0.93	0.70	0.83	0.41
ALT7	---	0.78	0.69	0.90	0.79	0.38
VOL7		---	0.78	0.75	0.92	0.32
DN8			---	0.72	0.85	0.37
ALT8				---	0.82	0.39
VOL8					---	0.38

[†]DN=diámetro normal; ALT=altura; VOL=volumen de fuste; VERT=número de verticilos.

El número de progenies que contribuyó de manera significativa a la varianza de IGA fue relativamente bajo en todas las características (Figura 3.1), lo cual sugiere que la exclusión de un número reducido de las familias más inestables reduciría sustancialmente la magnitud de la IGA en este ensayo de progenies; sin embargo, algunas de las familias con mayor potencial de crecimiento promedio (i.e, las familias 43, 20 y 50) también mostraron una interacción relativamente elevada, por lo que su exclusión podría tener un impacto negativo en la ganancia genética potencial (Codesido y Fernández, 2009). Las familias ubicadas en la parte inferior derecha de cada gráfica son las que tuvieron el mejor desempeño promedio en los dos sitios con una alta estabilidad.

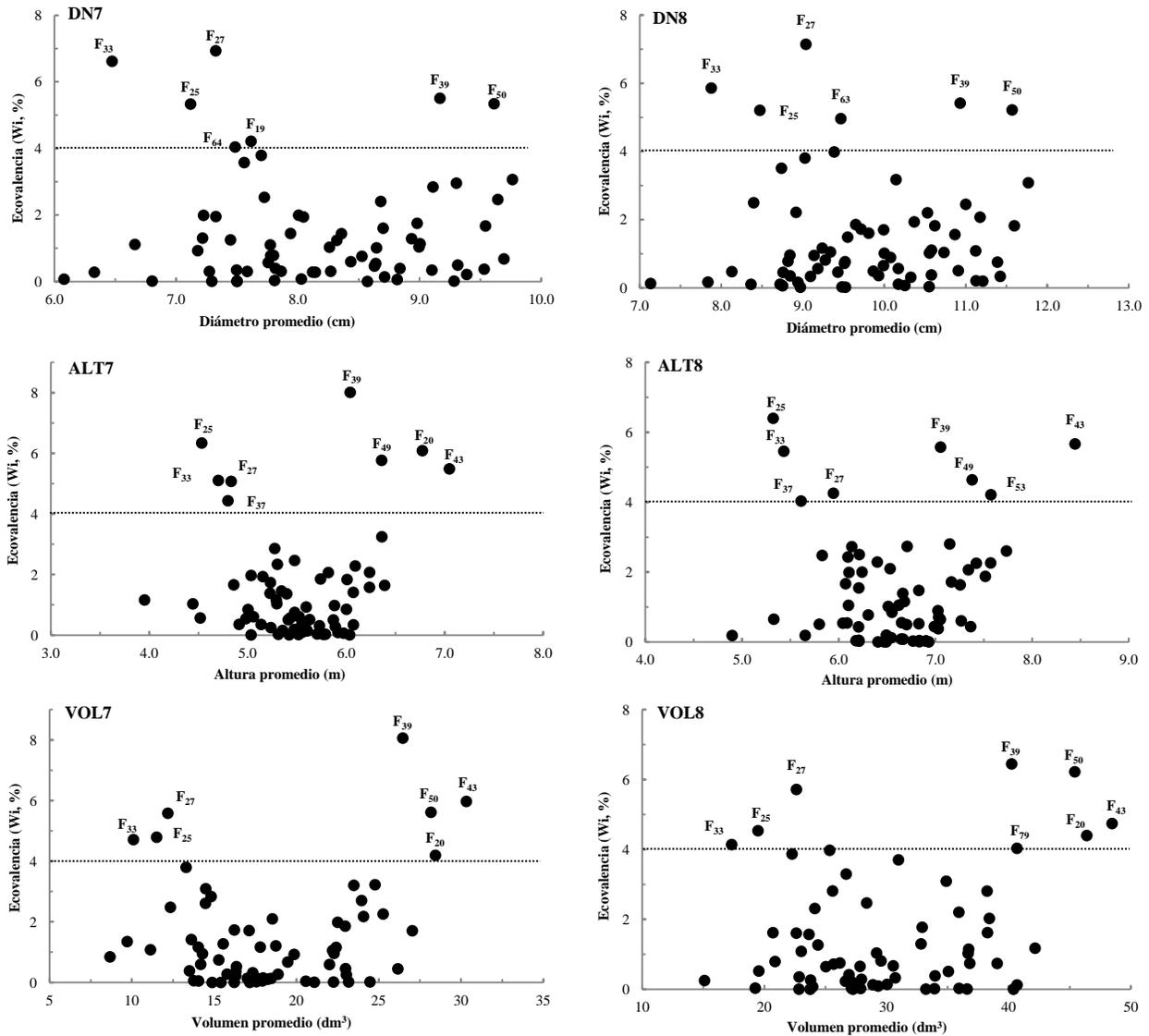


Figura 3.1. Relación entre la contribución relativa a la varianza de IGA (ecovalencia, W_i en %) y el valor promedio de la familia en las características de diámetro normal (DN), altura (ALT) y volumen del fuste (VOL) a los 7 y 8 años de edad en un ensayo de progenie de *Pinus patula* en dos sitios de evaluación. En la figura se identifican las familias que tienen una contribución relativa a la varianza de la IGA igual o mayor de 4 % en la característica respectiva.

3.5.4. Impacto de la exclusión de las familias más interactivas

Al excluir del análisis a las ocho familias más inestables en el volumen del fuste a los 8 años de edad con base en los valores de ecovalencia (W_i), el valor de r_B para esa característica aumenta considerablemente, de 0.17 a 0.87 (Figura 3.2), valor que se considera aceptable de

acuerdo a lo mencionado por Shelbourne (1972). De las ocho familias excluidas, cuatro son del grupo R y cuatro del grupo N, por lo que el valor de r_B aumentó notablemente en los dos grupos de familias para las variables de crecimiento a los 8 años ($r_B \geq 0.98$ en el grupo R y $r_B \geq 0.49$ en el grupo N), aunque en el grupo N no se alcanzaron los valores deseables en todas las características (Cuadro 5).

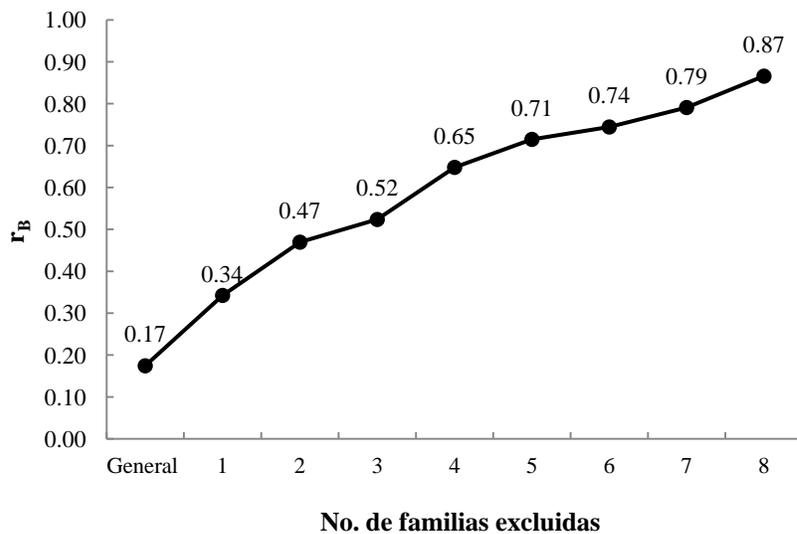


Figura 3.2. Cambios en el valor de la correlación Tipo B (r_B) al eliminar de manera progresiva las familias más interactivas para el volumen del fuste a los 8 años de edad en un ensayo de progenie de *Pinus patula* en dos sitios contrastantes.

La exclusión de las 8 familias más interactivas (12 % del total de familias) para la característica de volumen del fuste a los 8 años de edad tuvo un efecto positivo en los parámetros genéticos de todas las características de crecimiento evaluadas, ya que los valores de σ^2_{sxf} disminuyeron, los de heredabilidad y correlación genética Tipo B (r_B) aumentaron para el análisis conjunto y por grupos de familia (Cuadro 3.5). Codesido y Fernández (2009) mostraron un comportamiento similar en un ensayo de progenie de *Pinus radiata* al eliminar el 8 y 17 % de las familias más interactivas.

Cuadro 3.5. Valores de $\sigma^2_{sxf} / \sigma^2_f$, h^2_i y correlación tipo B (r_B) para diferentes características de crecimiento en el análisis conjunto y por grupos de familias (R y N), después de excluir del análisis 8 familias más interactivas para la característica de volumen del fuste a los 8 años en un ensayo de progenie de *Pinus patula* en dos ambientes diferentes.

Variable [†]	$\sigma^2_{sxf} / \sigma^2_f$	h^2_i			r_B		
	Conjunto	Conjunto	R	N	Conjunto	R	N
DN7	0.21	0.15	0.24	0.05	0.82	1.00	0.39
ALT7	0.10	0.16	0.21	0.09	0.91	0.79	1.00
VOL7	0.08	0.15	0.20	0.07	0.93	1.00	0.57
DN8	0.42	0.12	0.21	0.01	0.70	0.98	0.49
ALT8	0.00	0.13	0.20	0.05	1.00	1.00	0.69
VOL8	0.15	0.12	0.16	0.06	0.87	1.00	0.51
RECTITUD	0.00	0.12	0.20	0.05	1.00	1.00	0.89
VERT	0.00	0.13	0.26	0.00	1.00	1.00	0.60

[†]DN=diámetro normal; ALT=altura; VOL=volumen de fuste; VERT=número de verticilos.

Uno de los efectos de la IGA es reducir el potencial de la respuesta a la selección debido a la reducción de la heredabilidad estimada y de la correlación genética en el desempeño de las familias entre ambientes (White *et al.*, 2007). Sin embargo, la exclusión de algunas familias más interactivas del análisis para reducir la magnitud de la varianza de IGA también podría implicar una cierta pérdida del potencial de ganancia genética, especialmente si las familias excluidas tienen un desempeño promedio elevado. Al incluir en el análisis a todas las familias del ensayo, las pérdidas en la ganancia genética potencial de la selección masal varían de 1.5 a 3.7 % en las diferentes características (Cuadro 3.6), valores que están dentro del margen considerado como aceptable por Matheson y Raymond (1984); sin embargo, la pérdida en ganancia genética potencial para la selección familiar al incluir todas las familias varía de 7.0 a 17.6 % (Cuadro 3.6), valores que están por arriba del nivel de aceptación de 5 % (Matheson y Raymond, 1984).

Al excluir del análisis a las familias más interactivas, las pérdidas en la ganancia genética potencial se reducen de manera considerable, a valores de 0 a 0.5 % de pérdida en la selección masal y de 0 a 3.7 % en la selección familiar (Cuadro 3.6). En el caso particular del volumen a los 8 años de edad, la característica de mayor importancia económica, la pérdida de ganancia genética potencial en la selección familiar se reduce de 14.8 % a 1.4 % al excluir a las 8 familias más interactivas (Cuadro 3.6).

Cuadro 3.6. Estimación de pérdidas del potencial de ganancia genética (%) en selección masal (C_I) y selección familiar (C_F) para las características de crecimiento debidas a la IGA al incluir en el análisis las 68 familias del ensayo y al excluir las 4 y 8 familias más interactivas en volumen del fuste a los 8 años de edad con base en sus valores de ecovalencia (W_i).

Familias incluidas	DN7		ALT7		VOL7		DN8		ALT8		VOL8		VERT	
	C_I	C_F												
68	2.5	11.0	2.4	8.0	2.2	9.9	3.7	17.6	1.5	7.0	3.0	14.8	2.1	10.2
64	1.6	6.1	2.6	9.4	5.2	4.6	1.2	9.2	1.2	4.5	1.8	8.0	1.7	0.0
60	0.5	2.2	0.3	1.1	0.2	0.8	0.2	3.7	0.0	0.0	0.3	1.4	0.0	0.0

† DN=diámetro normal; ALT=altura; VOL=volumen de fuste; VERT=número de verticilos.

3.5.5 Implicaciones para el mejoramiento genético

A pesar de las diferencias ambientales de 3 °C de la temperatura media anual (11.4 vs. 14.2 °C, y de 2 °C en la temperatura media invernal del mes de enero), y de 670 m de diferencia en elevación, los resultados indicaron que en esta población se puede hacer selección basada en el mejor desempeño promedio sin que se tengan pérdidas importantes de ganancia potencial (Johnson, 1992; Johnson y Burdon,1990), excepto en el caso de que se utilice la selección familiar; en este caso, las pérdidas van desde 0 % en rectitud del fuste debido a la nula IGA para esta característica, hasta 17.6 % para diámetro normal. Sin embargo, estas pérdidas en ganancia

potencial se pueden reducir de manera sustancial si se excluyen del análisis a las familias con mayor contribución a la varianza de la IGA. En el caso del volumen del fuste a los 8 años las pérdidas de 3 y 14.8 % debidas a la IGA se redujo hasta 0.3 y 1.4 % si se excluyen las 8 familias más inestables en el ensayo de progenies.

La determinación de las familias inestables con los parámetros de estabilidad W_i o b_i con base en el volumen a los 8 años de edad, indicaron que excluyendo pocas familias (12%) consideradas como altamente interactivas, puede causar una reducción importante en las pérdidas de ganancia genética potencial si se desea mantener una sola zona de mejoramiento (White *et al.*, 2007). Esta opción implica menores gastos al mantener sólo un grupo de mejora y el uso indiscriminado de la semilla procedente de estos ensayos para la región de estudio. Por otro lado, también es posible mantener familias con un nivel moderado o alto de interacción para una característica particular, pero con un rendimiento promedio superior en ambos sitios, como es el caso de las familias 39, 49 y 50 (que ocupan las posiciones 8, 20 y 3 en el promedio general).

Otra opción es establecer una población de mejoramiento para cada ambiente evaluado, convertir cada ensayo en un huerto semillero y seleccionar las mejores familias para su respectivo ambiente; por ejemplo, familias como la 17, 19, 27 y 63 (posiciones 1, 5, 7 y 6, respectivamente) serían usadas en cruza para producción de germoplasma apto a zonas de mayor elevación (similares a Aquixtla, Pue.); de la misma manera, las familias 39, 49 y 50 (posiciones 4, 10 y 2, respectivamente) serían utilizadas de manera preferencial en zonas de menor elevación, similares a Acaxochitlán, Hgo.

Por otro lado, el grupo de familias reintroducidas representó un grupo con mayor estabilidad y control genético. Al eliminar el mismo número de familias inestables (4) en cada

grupo mejoró notablemente la heredabilidad conjunta y se redujo prácticamente al mínimo la IGA. Debido al ciclo de mejoramiento previo, se esperaba que el grupo de familias reintroducidas (R) resultaran más estables y homogéneas (*i.e.*, con mayor control genético), lo que en este caso pudo comprobarse, reflejando otro beneficio de la mejora genética en árboles forestales.

3.6. CONCLUSIONES

La heredabilidad (h^2_i) de las características evaluadas en el análisis conjunto resultaron bajas, con valores altos de la varianza de sitio x familias y con una interacción genotipo ambiente (IGA) alta. El efecto de la IGA fue más importante en grupo de familias nativas, con un control genético moderado y valores de r_B mayores para el grupo de familias reintroducidas.

De los tres parámetros de estabilidad utilizados para detectar a las familias más inestables, W_i o bi aportaron resultados similares entre sí y mejores que S_{4i} . Con base en el volumen a los 8 años y la exclusión de las ocho familias más inestables, el valor de σ^2_{sxf} , y la relación $\sigma^2_{sxf} / \sigma^2_f$, disminuyeron en todas las variables, aumentando la h^2_i general y los valores de la correlación genética tipo B (r_B), en los dos grupos de familias, aunque los valores fueron mayores en el grupo de familias reintroducidas.

Debido a la presencia de IGA la selección masal o familiar con base en los datos del análisis conjunto para establecer un huerto semillero ocasionaría una pérdida de la ganancia genética potencial en productividad de entre 3 y 15 % en función de la característica de interés y el método de selección utilizado. Sin embargo, al excluir del análisis a las familias más inestables, la pérdida en ganancia genética potencial se reduce de manera importante.

3.7. LITERATURA CITADA

- 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.
- CAMCORE (Programa Internacional para el Mejoramiento Genético y Conservación de Especies Forestales). 2007. Boletín de noticias CAMCORE para México y Centroamérica. Vol. 1 No. 2. Raleigh. 6 p.
- Codesido, V. and J. Fernández L. 2009. Implication of genotype x site interaction on *Pinus radiata* breeding in Galicia. *New Forests* 37:17–34.
- Crookston, N. L. 2008. Custom Data Requests. *In: Current and future climate estimates, plant-climate relationships, and potential impacts of global warming scenarios in western North America and Mexico.* <http://forest.moscowfsl.wsu.edu/climate/customData/>. USDA Forest Service, Moscow Forestry Sciences Laboratory.
- Dvorak, W. S., G. R. Hodge, J. E. Kietzka, F. Malan, L. F. Osorio and T. K Stanger. 2000. *Pinus patula.* *In: The CAMCORE Cooperative. Conservation and Testing of Tropical & Subtropical Forest Tree Species.* College of Natural Resources, NCSU, Raleigh, NC, USA. pp: 149-173.
- Falconer, D. S. and T. F. C. Mackay. 1996. *Introduction to Quantitative Genetics.* Addison Wesley Longman Limited, Edinburgh. 484 p.
- Finlay, K.W. and G. N. Wilkinson. 1963. The analysis of adaptation in a plant breeding programme. *Australian Journal of Agricultural Science* 14:742–745.
- Gómez C., M., J. J. Vargas Hernández, J. Jasso M., A. Velázquez M. y C. Rodríguez F. 1998. Patrón de crecimiento anual del brote terminal en árboles jóvenes de *Pinus patula.* *Agrociencia* 32:357-364.

- Hodge, G. R., P. W. Volker, B. M. Potts, and J. U. Owen. 1996. A comparison of genetics information from open-pollinated and control-pollinated progeny tests in two eucalypt species. *Theoretical and Applied Genetics* 92: 53-63.
- Husch, B., T. W. Beers and J. A. Kershaw. 2002. *Forest Mensuration*. 4rd Ed. John Wiley and Sons. 456 p.
- Ignacio, S. E., J. J. Vargas H., J. López U. y 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, I. G. 1992. Family-site interactions in radiata pine families in New South Wales, Australia. *Silvae Genetica* 41:55–62.
- Johnson, G. R. and R. D. Burdon. 1990. Family-site interaction in *Pinus radiata*: implications for progeny testing strategy and regionalised breeding in New Zealand. *Silvae Genetica* 39:55–62.
- Lambeth CC, van Buijtenen JP, Duke SD (1983) Early selection is effective in 20 year old genetic tests of loblolly pine. *Silvae Genet* 32:210–215
- Lambeth, C C. 1980. Juvenile-mature correlations in pinaceae and implications for early selection. *Forest Science* 26:571–580
- Littell, R. C., G. A. Milliken, W. W. Stroup and R. D. Wolfinger. 1996. *SAS System for Mixed Models*. SAS, Cary. NC. 633 p.
- Lu, P. X., T. L. White and D. A. Huber. 1999. Estimating type b genetic correlations with unbalanced data and heterogeneous variances for half-sib experiments. *Forest Science* 45:562-572.
- Matheson, A. C. and C. A. Raymond. 1984. The impact of genotype x environment interactions on Australian *Pinus radiata* breeding programs. *Australian Forest Research* 14: 11–25.

- Marco, M. A. and T. L. White. 2002. Genetic parameter estimates and genetic gains for *Eucalyptus grandis* and *E. dunnii* in Argentina. *Forest Genetics* 9(3):205-215.
- 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.
- Morales-González, E. 2012. Parámetros genéticos e interacción genotipo x ambiente en características de crecimiento en un ensayo de progenie de *Pinus patula* Schiede ex Schltdl. et Cham. Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Méx. 60 p.
- Pswarayi, I. Z., R. D. Barnes, J. S. Birks and P. J. Kanowski. 1997. Genotype-environment interaction in a population of *Pinus elliottii* Engelm. var. *elliottii*. *Silvae Genetica* 46:35-40.
- Sáenz R., C., H. Nienstaedt and J. J. Vargas H. 1994. Performance of *Pinus patula* genotypes selected in South Africa and growing in their native Mexican environment. *Silvae Genetica* 43:73-81.
- SAS (Statistical Analysis System) Institute. 2002. SAS/STAT Computer Software. Release 9.00. SAS Institute Inc. Cary.
- Salaya-Domínguez, J. M., J. López-Upton y J. J. Vargas-Hernández. 2012. Variación genética y ambiental en dos ensayos de progenies de *Pinus patula*. *Agrociencia* 46:519-534.
- Shelbourne CJA. 1972. Genotype-environment interactions: its study and its implications in forest tree improvement. Proceedings of IUFRO genetics- SABRAO joint symposia, Tokio, B-1:1-28
- Skrøppa, T. 1984. A critical evaluation of methods available to estimate the genotype x environment interaction. *Studia Forestalia Suecica* 166:3-14.
- Tolome R., J. y J. Alba-Landa. 2004 .Desarrollo de fuentes parentales de *Pinus patula* Sch. et Cham. en un rango altitudinal. *Foresta Veracruzana* 6: 37-40

- Velázquez M., A., G. Ángeles Pérez, T. Llanderal O., A. R. Román J. y V. Reyes H. 2004. Monografía de *Pinus patula*. SEMARNAT/CONAFOR. Colegio de Postgraduados. Zapopan, Jal. 425 p.
- Wricke, G. 1962. Über eine methode zur erfassung der ökologischen streubreite in feldversuchen. Zeitung für Pflanzenzüchtung 47: 92–96.
- White, T. L. 1996. Genetic parameter estimates and breeding value predictions: issues and implications in tree improvement programs. S. M. Dieters, A. C. Matheson, D. G. Nikles, C. E Harwood and S. M. Walker, Caloundra, Queensland, Australia. Tree Improvement for Sustainable Tropical Forestry. Proc. QFRI-IUFRO. pp: 110-117.
- White, T. L., T. W. Adams and D. B. Neale. 2007. Forest Genetics. CAB International, Oxford. 682 p.
- Wright, J. A., L .F. Osorio and W. S. Dvorak. 1995. Recent developments in a tree improvement program with *Pinus patula* in Colombia. Forest Ecology and Management 72:229-234.
- Wu, H.X., F. C. Yeh, R. P. Pharis N. K. Dhir and B. P. Dancik. 2000. Study of early selection in tree breeding. 3. A case study using early information to enhance selection efficiency in late trait in lodgepole pine (*Pinus contorta* spp. *latifolia*). Silvae Genetica 49:152–158.
- 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.