



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO

POSTGRADO EN CIENCIAS FORESTALES

PARÁMETROS GENÉTICOS E INTERACCIÓN GENOTIPO X AMBIENTE EN ENSAYOS DE PROGENIES DE *Pinus pseudostrobus* LIND.

ROMINA DONAJÍ RÍOS GONZÁLEZ

T E S I S
PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, ESTADO DE MÉXICO, MÉXICO

2023



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

La presente tesis titulada: **Parámetros genéticos e interacción genotipo x ambiente en ensayos de progenies de *Pinus pseudostrobus* Lind.**, realizada por la estudiante: **Romina Donají Ríos González**, bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRA EN CIENCIAS
CIENCIAS FORESTALES

CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERO

DR. JAVIER LÓPEZ UPTON

ASESOR

DR. J. JESÚS VARGAS HERNÁNDEZ

ASESOR

DR. MARIO VALERIO VELASCO GARCÍA

Montecillo, Texcoco, Estado de México, México, septiembre de 2023

PARÁMETROS GENÉTICOS E INTERACCIÓN GENOTIPO X AMBIENTE EN ENSAYOS DE PROGENIES DE *Pinus pseudostrabus* LIND.

Romina Donají Ríos González, M.C.
Colegio de Postgraduados, 2023

RESUMEN

Pinus pseudostrabus Lindl. es un árbol de rápido crecimiento con una gran variabilidad, lo que permite seleccionar árboles de mejor desarrollo como progenitores para reforestación. Los árboles en un nuevo ambiente pueden tener mala adaptación, *e.g.* el crecimiento superior de las ramas laterales, lo que provoca sinuosidad del fuste o bifurcaciones. El objetivo fue determinar el control genético en el crecimiento del brote terminal y ramas laterales en la progenie de 59 familias de polinización libre de *P. pseudostrabus* en dos ensayos de tres años de edad. En el sitio menos limitativo el crecimiento en altura de los árboles fue superior y con mayores dimensiones del brote central y de la rama más larga del último ciclo de crecimiento, aunque el ángulo de rama fue un poco más agudo. Se encontró amplia variación entre las familias evaluadas. Al inicio de la época de crecimiento el brote central apenas superó el crecimiento de las ramas laterales, aunque varias familias tuvieron ramas más largas que el eje central. A fines del verano el brote central recuperó liderazgo y, en la mayoría de los casos, superó a las ramas laterales, lo que se mantuvo al final de la época de crecimiento, pero se detectaron árboles que tuvieron ramas laterales de mayor dimensión que el brote central (5.6-8.7%, por sitio). El control genético fue mayor en el sitio más favorable. La heredabilidad estimada fue alta para la altura total de las plantas a los tres años de edad, pero resultó relativamente baja en el crecimiento de los brotes medidos entre las diferentes fechas; la h^2_i del índice de liderazgo apical (relación brote central/rama lateral) al final de la época de crecimiento fue mayor que en otras fechas y permite mejorar el liderazgo del brote central, aunque con ganancias modestas. La alta correlación genética entre la altura final y los componentes de crecimiento del brote central y ramas laterales permite mejorar las últimas características seleccionando los árboles más altos. Se detectó alta interacción genotipo ambiente en todas las variables; con base en la altura total, cinco familias resultaron inestables, su eliminación reduce notablemente el IGA en las variables. Unas familias son superiores en un sitio, pero de superioridad intermedia en el otro, factor a considerar en el uso extensivo de las mejores familias por sitios.

Palabras clave: adaptación, brote terminal, control genético, crecimiento, liderazgo.

**GENETIC PARAMETERS AND GENOTYPE X ENVIRONMENT INTERACTION IN
PROGENY TESTS OF *Pinus pseudostrobus* LIND.**

**Romina Donají Ríos González, M.C.
Colegio de Postgraduados, 2023**

ABSTRACT

Pinus pseudostrobus Lindl. is a fast-growing tree with great variability, which allows the selection of better-developed trees as parents for commercial plantations and restoration of moderately degraded areas. Trees in a new environment may be maladapted, such as overgrowth of lateral branches, which can cause stem twisting or bifurcation. The objective was to determine the genetic control for growth of terminal shoot and lateral branches in the progeny of 59 open-pollinated families of *P. pseudostrobus* established in two field trials at three years of age. In the less restrictive site, height growth in height of trees was higher and with larger terminal shoot and lateral branch of the last growth cycle, although branch angle was slightly more acute. Wide variation was found among the families evaluated. At the beginning of the growing season, the apical shoot barely exceeded the growth of the lateral branches, although several families had branches longer than the central axis. By the end of summer, the central shoot gained leadership, in most cases surpassing the lateral branches, which was maintained at the end of the growing season. However, trees that had lateral branches larger than the central shoot were detected (5.6-8.7%, per site). Genetic control was generally higher in the more favorable site. Estimated heritability was high for total height of trees at age 3, but it was relatively low for shoot growth measured at different dates along the growing season; the h^2_i of the dominance index (central shoot/lateral branch ratio) at the end of the growing season was higher than at other dates and allows improving the dominance of the central shoot, although with modest gains. The high genetic correlation between final height and growth components of terminal shoot and branches makes it possible to improve these traits by selecting the tallest trees. High genotype-environment interaction was detected in all variables; based on total height, six families were unstable, so its exclusion notably reduces the IGA for these traits. Some families are superior at one site, but of intermediate superiority at the other, a factor to consider in the extensive use of the best families by sites.

Key words: Adaptation, genetic control, growth, leadership, sprouts.

AGRADECIMIENTOS

A mi Padre Dios, que con Su gracia y eterno amor me ha sostenido todo este tiempo y no me soltará hasta cumplir mi propósito.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por otorgarme la beca que fue mi sustento durante el periodo de maestría.

Al Colegio de Postgraduados y al Campus Montecillo por permitirme realizar mi maestría como alumna del **Postgrado en Ciencias Forestales** y a todos los profesores de quienes aprendí mucho en sus clases durante esta etapa de formación profesional, especialmente a mi consejo particular por su dedicación, comprensión y, sobre todo, paciencia para la realización de esta tesis.

A los Dres. Javier López Upton y J. Jesús Vargas Hernández por haberme dado nuevamente la oportunidad de guiarme durante la revisión y culminación de esta tesis, además de sus enseñanzas, su gran disposición para apoyarme y por estar al pendiente de los avances para que pudiera concluir.

Al Dr. Mario Valerio Velasco García por el apoyo y dedicación brindados en la revisión de este trabajo.

A todos los compañeros del postgrado y servicio social que en algún momento me brindaron su valioso apoyo al acompañarme a realizar la toma de datos y mediciones.

A mis amigos y compañeros que me extendieron su ayuda, compartieron sus conocimientos, palabras de aliento y me motivaron a terminar la tesis, aunque estuve por rendirme muchas veces.

DEDICATORIA

A mi mamá, **Guadalupe González Espinosa** por ser mi principal soporte y mi guía en esta tierra. Gracias por tu amor y no me dejarme caer nunca, porque cada día me recuerdas que sí puedo lograr lo que me proponga, sin importar que me cueste un poquito más. Gracias por consentirme y comprenderme en todo el tiempo que compartimos juntas nuevamente con mi ingreso a la maestría.

A **Leonardo Amézquita Castro**, mi compañero de vida. Gracias por tu apoyo incondicional, y tu amor; por acompañarme en las altas y bajas de este proceso y por siempre estar para mí, sin importar la distancia. Este logro es un paso que más el camino que vamos construyendo juntos y todos los planes que tenemos a futuro.

A mi padre, **Ricardo Ríos Rodríguez**, por inspirarme a ser una excelente profesional y desarrollar mi labor como forestal de manera íntegra.

A **mi familia**, por su cariño, comprensión y apoyo en todo momento. **Silvia, Memo, Cony, Jorge, Andrés, Valeria, Uriel, Sergio, Marisol, Montserrat, Karla, Froylán, Lorena y Mateo**: gracias totales.

A **Raquel Ibarra Medrano, Leandro León Jiménez, Cristina Arteaga León y Jesús Pérez Moreno**, gracias por el apoyo, los consejos, las palabras de ánimo y afirmación, por el cariño y tenerme siempre en sus oraciones.

A mis amigos del posgrado que estuvieron a mi lado en esta etapa. Gracias por su compañía, los buenos momentos que compartimos y la motivación, especialmente a **Liliana Hernández Hernández, Marcelina Argüello Hernández, Rigoberto Acosta Rico, Lorena Hernández Flores y Eliana Molar Peña**.

Por último, **a la persona más importante: a mí**, porque aún con todos los procesos físicos, emocionales, mentales y espirituales que experimenté en este tiempo de la maestría, logré salir victoriosa y finalizar mi tesis, poniendo primero mi salud y mi paz mental antes que todo. Me agradezco por todo lo que conocí, viví y aprendí por haber emprendido este camino.

Y sabemos que a los que aman a Dios, todas las cosas les ayudan a bien, esto es, a los que conforme a su propósito son llamados. Romanos 8:28

CONTENIDO

RESUMEN	iii
ABSTRACT.....	iv
AGRADECIMIENTOS	v
DEDICATORIA	vi
LISTAS DE CUADROS.....	ix
LISTA DE FIGURAS.....	xi
INTRODUCCIÓN GENERAL	1
CAPÍTULO 1. CRECIMIENTO DE BROTES CENTRAL Y LATERAL Y PARÁMETROS GENÉTICOS EN PROGENIES DE <i>Pinus pseudostrobus</i>	3
1.1. RESUMEN.....	3
1.2. ABSTRACT	4
1.3. INTRODUCCIÓN	5
1.4. MATERIALES Y MÉTODOS	7
1.4.1. Establecimiento del ensayo y material utilizado	7
1.4.2. Variables evaluadas	9
1.4.3. Modelo y análisis estadístico.....	10
1.5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	12
1.5.1. Diferencias entre sitios, procedencias y familias	12
1.5.2. Liderazgo apical.....	16
1.5.3. Variación y control genético de las características evaluadas	18
1.5.4. Correlaciones genéticas entre características.....	20
1.5.5. Implicaciones de los resultados	22
1.6. CONCLUSIONES	24
CAPÍTULO 2. INTERACCIÓN GENOTIPO X AMBIENTE EN ENSAYOS DE PROGENIES DE <i>Pinus pseudostrobus</i>	25
2.1. RESUMEN.....	25
2.2. ABSTRACT.....	26
2.3. INTRODUCCIÓN	27
2.4. MATERIALES Y MÉTODOS	29
2.4.1. Material utilizado y variables evaluadas	29

2.2.2. Estimación de la interacción genotipo x ambiente (IGA)	29
2.2.3. Evaluación de la interacción con respecto a las distancias ambientales y geográficas.....	30
2.5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	32
2.5.1. Control genético, interacción genotipo x ambiente y correlaciones genéticas tipo B	32
2.5.2. Parámetros de estabilidad y nivel de interacción de las familias.....	33
2.5.3. Distancias climáticas y ambientales.....	34
2.5.4. Impacto de la exclusión de las familias más interactivas	35
2.5.5. Implicaciones para el mejoramiento genético.....	37
2.6. CONCLUSIONES	39
CONCLUSIONES GENERALES.....	40
LITERATURA CITADA	41

LISTAS DE CUADROS

Cuadro 1.1. Datos geográficos y climáticos (Climate NA v7.31).de los sitios de establecimiento de los ensayos de progenie de <i>Pinus pseudostrobus</i>	7
Cuadro 1.2. Datos promedio de elevación y climáticos de las procedencias de los sitios de origen de las familias de <i>Pinus pseudostrobus</i> (Normales climáticas 2021, Climate NA v7.31).	9
Cuadro 1.3. Frecuencia de brotes (%) con liderazgo en las diferentes fechas de medición a lo largo del ciclo de crecimiento de 2021 en los dos sitios de evaluación (S ₁ y S ₂) de las progenies de <i>Pinus pseudostrobus</i>	12
Cuadro 1.4. Significancia (valor de P) del efecto de los diferentes factores considerados en el análisis de varianza del crecimiento en altura, y del incremento en longitud en el brote central y lateral de progenies de <i>Pinus pseudostrobus</i> establecidas en dos sitios.	13
Cuadro 2.5. Significancia (valor de P) del efecto de los diferentes factores considerados en el análisis de varianza del diámetro del brote central, y del diámetro y ángulo del brote lateral más largo en progenies de <i>Pinus pseudostrobus</i> establecidas en dos sitios.	14
Cuadro 1.6. Valores promedio y error estándar por procedencia y por sitio de evaluación de la altura final e incremento del brote central y del brote lateral más largo durante el ciclo de crecimiento en árboles de <i>Pinus pseudostrobus</i> establecidos en dos sitios.	15
Cuadro 1.7. Valores promedio y error estándar por sitio del diámetro del brote central y lateral y ángulo del brote lateral más largo del en árboles de <i>Pinus pseudostrobus</i> establecidos en dos sitios.	16
Cuadro 1.8. Significancia (valor de P) del efecto de los diferentes factores considerados en el análisis de varianza del índice final de liderazgo apical (categórico y numérico) y control apical en progenies de <i>Pinus pseudostrobus</i> establecidos en dos sitios.	17

Cuadro 1.9. Valores promedio, error estándar y porcentajes por sitio de evaluación de los índices de liderazgo apical en árboles de <i>Pinus pseudostrobus</i> establecidos en dos sitios.....	18
Cuadro 1.10. Componentes de varianza, heredabilidad individual (h^2_i) y de medias de familias (h^2_f) para la altura de los árboles y el crecimiento del brote terminal y brote lateral más largo e índice de liderazgo apical en progenies de <i>Pinus pseudostrobus</i> establecidas en dos sitios.	19
Cuadro 1.11. Correlaciones genéticas y fenotípicas entre las características de crecimiento en los dos sitios (S1 y S2) en un ensayo de progenie de <i>Pinus pseudostrobus</i>	21
Cuadro 2.1. Varianza de familia (σ^2_f), de sitio x familia (σ^2_{sxf}), heredabilidad individual (h^2_i) en el análisis conjunto y valor de la correlación genética tipo B (r_B)	32
Cuadro 2.2. Coeficiente de correlación entre los valores de la aportación relativa de las familias a la varianza de interacción calculada con W_i para cada una de las características de crecimiento en dos ensayos de progenie de <i>Pinus pseudostrobus</i>	34
Cuadro 2.3. Correlación de los valores de ecovalencia para las variables evaluadas con las diferencias geográficas y climáticas de cada sitio y el origen de cada una de las familias de <i>Pinus pseudostrobus</i>	35
Cuadro 2.4. 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, después de excluir del análisis 5 familias más interactivas para la característica de liderazgo apical en un ensayo de progenies de <i>Pinus pseudostrobus</i> en dos ambientes diferentes.	37

LISTA DE FIGURAS

Figura 1.1. Ubicación geográfica de las 59 familias de <i>Pinus pseudostrobus</i> incluidas en los ensayos de progenie en Tlaxcala(S_1) y Puebla (S_2).	7
Figura 2.1. Cambios en el valor de la correlación tipo B (r_B) y heredabilidad individual (h^2_i) para las variables de índice de liderazgo apical (a) y altura final (b) al eliminar de manera progresiva las familias más interactivas para el índice de liderazgo apical en un ensayo de progenies de <i>Pinus pseudostrobus</i> en dos sitios contrastantes.	36

INTRODUCCIÓN GENERAL

Las plantaciones forestales permiten aumentar la productividad y calidad de la madera. Características como la formación de madera, dimensiones y calidad del arbolado se ven afectadas por la tasa de crecimiento de los árboles (Zobel y Jett, 1995; Escobar-Sandoval *et al.*, 2018). La forma del fuste y las características de las ramas, tales como su número, tamaño y ángulo de inserción tienen una gran repercusión en la calidad de la madera y su valor económico (Zobel y Talbert, 1988).

El éxito de las plantaciones forestales depende en gran medida de la selección adecuada de la especie y fuente de la semilla, de modo que se cuente con individuos mejor adaptados al sitio de plantación (Zobel y Talbert, 1988). Elegir correctamente las especies y procedencias en función de los requerimientos ecológicos y los sitios de plantación asegura en buena medida supervivencia y crecimiento aceptables. El uso de genotipos superiores permite tener ganancias genéticas que se reflejen en mayor rendimiento respecto a la media de la población original (White *et al.*, 2007).

En árboles con amplia distribución geográfica se encuentra variación intraespecífica asociada a su adaptación a ambientes específicos en sus diferentes rangos. Se han realizado estudios con coníferas de diferentes procedencias, en donde se distingue la influencia del origen geográfico con la variación entre individuos y patrones generales de heredabilidad (Sáenz-Romero *et al.*, 2019; Zhuk, 2020).

La sinuosidad, bifurcación y presencia de ramas muy largas o con ángulos pronunciados reducen el rendimiento y calidad de la madera, además de aumentar los costos de transformación. Así mismo, el número y ángulo de ramas influye en la competencia por luz dentro de la plantación debido al espacio requerido por los individuos (Zobel y van Buijtenen, 1989; Vargas *et al.*, 2003). El mejoramiento genético provee una solución eficiente a largo plazo si existe variación y control de estas características (Vargas *et al.*, 2003).

Pinus pseudostrobus Lindl. es una de las especies más importantes en México por su valor ecológico y económico al ser de rápido crecimiento y fuste recto. Por ello, es prioritario el desarrollo de programas operativos de mejoramiento genético de la especie (Gernandt y Pérez-de la Rosa, 2014; Gómez-Pineda *et al.* 2022). A pesar de las diferencias en adaptación y crecimiento

inicial de las procedencias de este pino (Viveros-Viveros *et al.*, 2006; Sáenz-Romero *et al.*, 2012), aún se desconocen aspectos sobre su variación genética respecto a características de crecimiento relacionadas con la elongación de los brotes del tallo principal y de las ramas laterales existentes al inicio y durante un ciclo de crecimiento. Al realizar movimiento de germoplasma de distintos ambientes puede ocurrir una mala adaptación al sitio de plantación, cuya respuesta puede ser evaluada al medir el crecimiento del eje central en relación con el de las ramas laterales, las que pueden en su momento superar a eje central y provocar bifurcaciones o sinuosidad en el desarrollo de los árboles (Vargas *et al.*, 2003), lo que reduce su valor comercial.

El presente trabajo tiene como objetivo generar información sobre la variación en el crecimiento y alargamiento de brotes de la progenie de polinización libre derivada de árboles seleccionados en familias de *P. pseudostrobus* procedentes de los estados de México, Hidalgo, Michoacán, Puebla, Oaxaca, Tlaxcala y Veracruz establecidas en dos ensayos. Los resultados de la investigación se desarrollan en dos capítulos. En el capítulo 1 se describe el desarrollo del brote central y de la rama lateral más larga en tres fechas de evaluación en un ciclo de crecimiento, se estima el grado de control genético, así como las correlaciones genéticas y fenotípicas de la altura total a tres años de edad y de las variables de crecimiento del brote central y los brotes laterales o ramas; en este capítulo se hace el análisis por sitio, comparando dos condiciones ambientales diferentes. En el Capítulo 2 a través del análisis conjunto se presenta la evaluación de la interacción genética de las características evaluadas y se identifican las familias que están causando la interacción y la relación con su origen geográfico.

CAPÍTULO 1. CRECIMIENTO DE BROTES CENTRAL Y LATERAL Y PARÁMETROS GENÉTICOS EN PROGENIES DE *Pinus pseudostrobus*

1.1. RESUMEN

Pinus pseudostrobus Lindl. es un árbol de rápido crecimiento con una gran variabilidad, lo que permite seleccionar árboles de mejor desarrollo como progenitores para plantaciones comerciales y de restauración de zonas moderadamente degradadas. Los árboles en un nuevo ambiente pueden tener mala adaptación, por ejemplo, el menor crecimiento del brote terminal con respecto a los brotes laterales, lo que puede provocar malformaciones del fuste. El objetivo fue determinar el control genético en el crecimiento del brote terminal y ramas laterales en las progenies de 59 familias de polinización libre de *Pinus pseudostrobus* establecidas en dos ensayos a tres años de edad. En el sitio menos limitativo los árboles tuvieron más crecimiento en altura y con mayor alargamiento del brote central y de la rama más larga del último ciclo de crecimiento, aunque el ángulo de rama fue un poco más agudo. Se encontró con una amplia variación entre las familias evaluadas. Al inicio de la época de crecimiento el brote central apenas superó el crecimiento de las ramas laterales, aunque varias familias tuvieron ramas más largas que el eje central. A fines del verano el brote central recuperó el liderazgo, que se mantuvo hasta el final de la época de crecimiento. Sin embargo, se detectaron árboles con ramas laterales más largas que el brote central (5.6-8.7%, por sitio). El control genético fue mayor en general en el sitio más favorable. La heredabilidad estimada fue alta para la altura total de las plantas a los 3 años de edad, pero resultaron relativamente bajas en el crecimiento de los brotes medidos en diferentes fechas a lo largo del ciclo de crecimiento. La h^2_i del índice de liderazgo apical (relación brote central/rama lateral) al final de la época de crecimiento fue mayor que en otras fechas y permite mejorar el liderazgo del brote central, aunque con ganancias modestas. La alta correlación genética entre la altura final y los componentes de crecimiento del brote central y ramas laterales permite mejorar estas características seleccionando los árboles de mayor tamaño.

Key words: adaptación, brote terminal, control genético, crecimiento, control apical.

**CENTRAL AND LATERAL SHOOT GROWTH AND GENETIC PARAMETERS IN
PROGENIES OF *Pinus pseudostrobus***

1.2. ABSTRACT

Pinus pseudostrobus Lindl. it is a fast-growing tree with great variability, which allows to select better developing trees as progenitors for commercial plantations and restoration of moderately degraded areas. Trees in a new environment may be maladapted, for example lower growth of the terminal shoot than on lateral branches, which can cause malformations of the stem. The objective was to determine the genetic control in terminal and lateral shoot growth of progenies from 59 open-pollinated *Pinus pseudostrobus* families established in two field tests at three years of age. In the least restrictive site, trees showed higher height growth and greater extension of the central shoot and of the longest branch of the last growth cycle, although the branch angle was slightly more acute. Wide variation was found among the families evaluated. At the beginning of the growing season, the central shoot barely exceeded the growth of lateral branches, although several families had branches longer than the central axis. By the end of the summer, the central shoot regained leadership, which was maintained up to the end of the growing season. However, trees with lateral branches larger than the central shoot were detected (5.6-8.7%, per site). Genetic control was generally higher in the more favorable site. Estimated heritability was high for total tree height at 3 years of age, but it was relatively low for shoot growth when measured at different dates along the growth cycle; h^2_i of the dominance index (central shoot/lateral branch ratio) at the end of the growing season was higher than at other dates, which allows improving shoot dominance although with modest gains. The high genetic correlation between final height and growth components of the terminal shoot and branches makes it possible to improve these traits by selecting the tallest trees.

Key words: adaptation, genetic control, growth, apical control, terminal shoot.

1.3. INTRODUCCIÓN

Para establecer plantaciones forestales comerciales y de restauración se debe contar con germoplasma de calidad genética superior en cantidad abundante. Esto permite producir árboles de crecimiento superior, adaptados al sitio de plantación y con elevado valor económico (Zobel y Talbert, 1988; White *et al.*, 2007; Morales-González *et al.*, 2013). Seleccionar las procedencias y sus progenitores en función de sus requerimientos ecológicos y los sitios de plantación asegura altas tasas de supervivencia y crecimiento, de modo que se puede conseguir suficiente ganancia genética, que se refleja en mayor rendimiento en comparación a la media de la población original (White *et al.*, 2007).

Una forma para determinar la calidad genética de los árboles es a través de la evaluación del crecimiento de la progenie y para ello se establecen ensayos de campo, donde se puede evaluar a los progenitores con base en la respuesta de su descendencia; los resultados obtenidos sirven para determinar el valor genético de los padres seleccionados, así como para estimar otros parámetros genéticos, útiles para tomar decisiones con respecto a la estrategia de mejora genética (White *et al.*, 2007).

Pinus pseudostrobus Lindl. es una especie con amplia distribución en México, que ocurre hasta Guatemala, El Salvador y Honduras. En México se le utiliza en programas de reforestación comercial y de restauración, adaptado a climas templado-fríos y cálidos y se puede localizar en elevaciones de 1600 a 3350 m. Es un pino de crecimiento rápido que alcanza altura y diámetro de hasta 40 m y 80 cm, respectivamente, con fuste recto y madera de buena calidad (López-Upton, 2002; Sáenz-Romero *et al.*, 2012). Este pino es la cuarta especie arbórea de mayor aprovechamiento en México; genera 8.26% de la producción forestal maderable (Flores y Moctezuma-López, 2021). Tiene alto potencial para plantaciones comerciales y de restauración en zonas moderadamente degradadas (Flores *et al.*, 2021). Sin embargo, sus poblaciones naturales han sido afectadas debido al mal aprovechamiento, el cambio de uso del suelo e incendios forestales recurrentes (Cisneros-González *et al.*, 2018). Se ha determinado una importante variabilidad en esta especie dado su amplio rango de distribución natural, por lo que incluso se han propuesto subdivisiones taxonómicas en ella (Martínez, 1948; Perry, 1991). Este pino tiene un nicho ecológico amplio, lo que genera distintos o ecotipos debido a procesos adaptativos (Viveros-Viveros *et al.*, 2006). La alta variación intraespecífica de *P. pseudostrobus* permite tener una

amplia gama de germoplasma a elegir para establecer programas de mejoramiento genético, incluido la eliminación de individuos mal adaptados y relacionar este comportamiento a su origen.

Dada la importancia comercial y ecológica de esta especie a nivel nacional, se inició un programa amplio de selección de árboles superiores y establecimiento de ensayos de progenies y huertos semilleros. El objetivo primordial es generar información sobre la variación en las características de crecimiento y de importancia adaptativa de la progenie de polinización libre derivada de árboles seleccionados en rodales naturales de distintas procedencias. Al mover árboles de distintos ambientes puede ocurrir una mala adaptación al sitio de plantación, cuya respuesta puede ser evaluada al medir el crecimiento del brote terminal con relación al de los brotes laterales que van a formar a las ramas una vez que se define el liderazgo y control del crecimiento por parte del brote central. Sin embargo, en ocasiones los brotes laterales crecen a mayor velocidad que el brote central y superan al líder terminal, lo cual provoca bifurcaciones, sinuosidad o ramas con ángulos muy agudos en el desarrollo de la copa de los árboles (Vargas *et al.*, 2003), lo que reducirá su valor comercial

El presente capítulo tiene como objetivo particular evaluar la variación genética de familias procedentes de diferentes orígenes geográficos en las características de crecimiento de los brotes principal y laterales, y estimar los parámetros genéticos asociados a dichas características en dos sitios de evaluación. En el estudio se utilizaron 59 familias de medios hermanos de *P. pseudostrobus* de tres años de edad procedentes de los estados de México, Hidalgo, Michoacán, Puebla, Oaxaca, Tlaxcala y Veracruz.

1.4. MATERIALES Y MÉTODOS

1.4.1. Establecimiento del ensayo y material utilizado

En 2018 se establecieron dos ensayos de progenie de *P. pseudostrobus* en diferentes condiciones ambientales. El sitio uno (S₁) se ubica en el municipio de Teolocho, Tlaxcala, el cual, por sus características climáticas, se considera seco y cálido y el segundo sitio (S₂) se localiza en el municipio de Chignahuapan, Puebla, el cuál presenta un clima más húmedo y frío, con presencia de bajas temperaturas en invierno. (Cuadro 1.1).

Cuadro 1.1. Datos geográficos y climáticos (Climate NA v7.31) de los sitios de establecimiento de los ensayos de progenie de *Pinus pseudostrobus*.

Característica	Sitio	
	S1	S2
Latitud	19°13'53.8"N	19°56'27.4"N
Longitud	98°11'20.1"O	98°07'25.7"O
Elevación	2,355 m	2,853 m
Temperatura media anual (TMA, °C)	17.2	13.8
Humedad relativa media (HRM, %)	53	53
Precipitación anual (PREC, mm)	691	629
Índice de humedad climática de Hogg (IHCH, mm) *	-106.2	-85.8
Índice de aridez (IA = $DD_5^{0.5}$ /PREC) **	0.10	0.09

DD₅: grados-día calor > 5°C anuales.

En cada ensayo se plantaron árboles de 59 familias de medios hermanos de *P. pseudostrobus* procedentes de los estados de Chiapas (1), Michoacán (1), Oaxaca (2), Veracruz (2), Hidalgo (4), Tlaxcala (7), Puebla (16) y México (26) tratando de cubrir la mayor parte de la distribución central del pino, con mayor número de árboles donde más abundan (Figura 1.1). La plantación se estableció bajo un diseño en bloques al azar con 21 bloques por sitio y parcelas de un árbol por familia en cada bloque, a un espaciamiento de 3 x 3 m, con 1,239 árboles por sitio y 2,478 en total. Las familias se agruparon en 12 procedencias según la cercanía geográfica y altitud del origen de cada una de las familias. La información climática del año 2021 de los sitios de evaluación y el

promedio de cada una de las procedencias de origen se obtuvo con el modelo Climate NA v7.30 (Wang et al., 2016) (Cuadro 1.2).

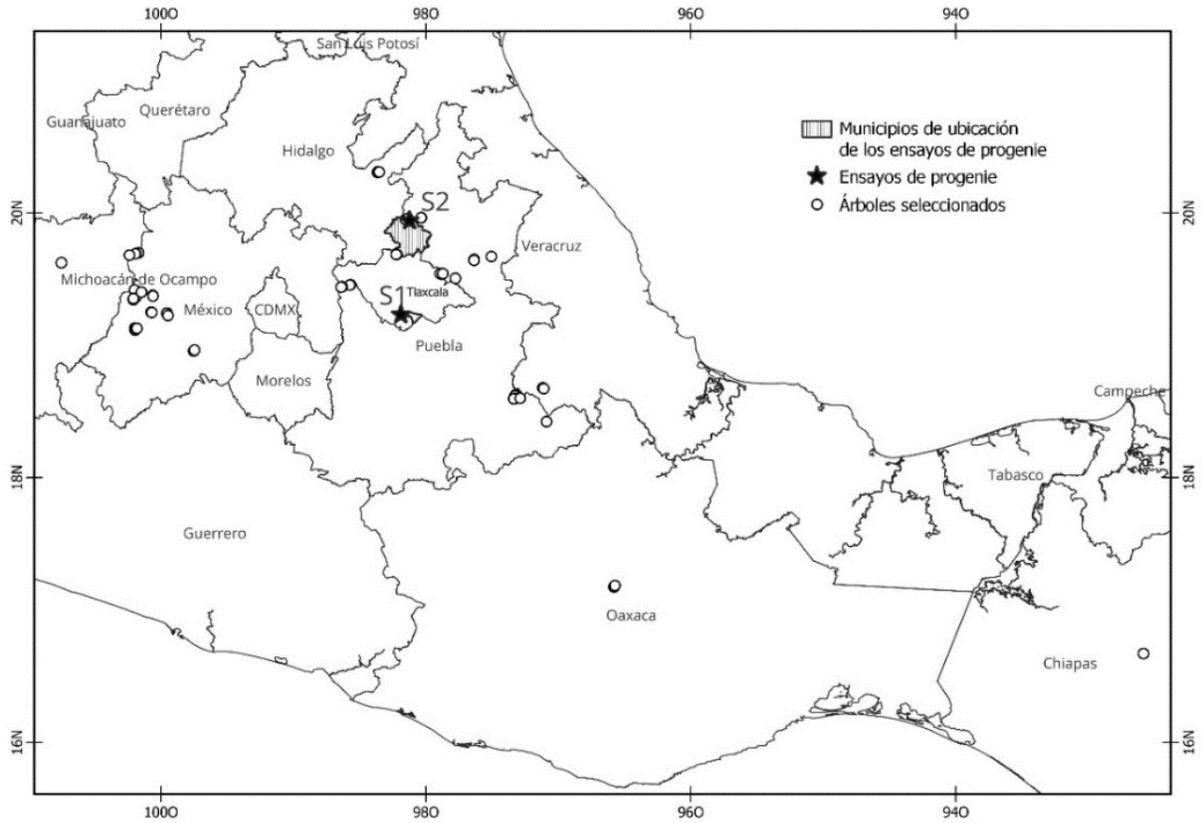


Figura 1.1. Ubicación geográfica de las 59 familias de *Pinus pseudostrobus* incluidas en los ensayos de progenie en Tlaxcala(S₁) y Puebla (S₂).

Cuadro 1.2. Datos promedio de elevación y climáticos de las procedencias de los sitios de origen de las familias de *Pinus pseudostrobus* (Normales climáticas 2021, Climate NA v7.31).

Procedencia	No. de familias	Elevación	TMA (°C)	PREC (mm)	HRM (%)	IHCH (mm)	Índice de Aridez
1	6	2768	14.3	617	53	-90.56	0.09
2	4	2983	13.6	576	53	-92.03	0.10
3	4	3030	13.4	664	51	-89.09	0.08
4	8	2468	15.3	687	54	-86.12	0.10
5	3	2613	15.2	473	55	-105.3	0.13
6	1	2739	14.2	1188	55	-26.65	0.05
7	4	2233	16.1	911	56	-59.37	0.07
8	2	2462	15.6	908	59	-50.8	0.07
9	1	2280	16.7	870	61	-54.45	0.08
10	7	2414	16.6	1003	54	-66.14	0.07
11	11	2722	14.6	909	53	-64.04	0.07
12	8	3149	12.6	850	54	-53.36	0.06

Donde: TMA= Temperatura media anual; PREC= Precipitación anual; HRM= Humedad relativa media; IHCH= Índice de humedad climática de Hogg.

1.4.2. Variables evaluadas

En febrero de 2021 (al inicio del tercer ciclo de crecimiento a partir del establecimiento de los ensayos) se midió la altura de los árboles hasta ese momento, la longitud de la yema central y de la yema más larga, marcando ésta para seguir la evolución de su crecimiento. En septiembre se evaluó la longitud de los brotes (terminal y laterales) derivados de las yemas marcadas inicialmente y el número de verticilos que se generaron en ese periodo a partir del punto de referencia en las yemas. En el mes de noviembre se repitió la evaluación de las variables determinadas en septiembre y, además, se midió el diámetro del brote central y de la rama lateral más larga, el ángulo de ésta, y la altura total del árbol. Con los datos obtenidos se calculó el incremento de longitud entre cada fecha de medición.

Para evaluar el liderazgo apical o del brote central sobre los brotes laterales que es una característica deseable en árboles superiores se calculó un índice de liderazgo apical (control

apical) dividiendo la longitud del brote principal entre la longitud de la rama lateral más larga; si el valor es mayor a 1, se mantiene el liderazgo apical del crecimiento. Igualmente, para los análisis del control genético se evaluó esta variable como una variable binaria, denominada como la categoría de liderazgo apical (0 si la yema central era más larga, y 1 si la rama lateral era la de mayor tamaño).

1.4.3. Modelo y análisis estadístico

Para identificar el efecto del sitio de plantación, de las familias y de la interacción de estos factores en las variables de crecimiento de los árboles se realizaron análisis de varianza con el procedimiento Mixed de SAS V. 9.4 (SAS Institute, 2013; Littell *et al.*, 1996). Se realizó un primer análisis en conjunto con el modelo:

$$Y_{ijkl} = \mu + S_i + B_{j(i)} + P_k + SP_{ik} + F_{l(k)} + SF_{il(k)} + e_{ijkl}$$

Donde Y_{ijkl} = valor observado en el árbol de la l -ésima familia, dentro de la k -ésima procedencia en el j -ésimo bloque anidado en el i -ésimo sitio de prueba, μ = Media general, S_i = Efecto fijo del i -ésimo sitio (S_1 = Teolochocho y S_2 = Pueblo Nuevo), $B_{j(i)}$ = Efecto fijo de j -ésimo bloque anidado en el i -ésimo sitio (21 bloques), P_k es el efecto fijo de la k -ésima procedencia (12 procedencias), SP_{ik} es el efecto fijo de la interacción sitio por procedencia, $F_{l(k)}$ es el efecto aleatorio de la l -ésima familia (1 a 11 familias dentro de cada procedencia) anidada en la k -ésima procedencia \sim NID (0, $\sigma^2_{f(p)}$), $SF_{il(k)}$ es el efecto aleatorio de la interacción sitio por familia dentro de procedencia \sim NID (0, σ^2_{sfp}) y e_{ijkl} es el error asociado a dichos efectos \sim NID (0, σ^2_e).

Para el análisis por sitios el modelo fue el siguiente:

$$Y_{ijk} = \mu + B_i + P_j + F_{k(j)} + e_{ijk}$$

Donde Y_{ijk} = valor observado en el árbol de la k -ésima familia, dentro de la j -ésima procedencia en el i -ésimo bloque, μ = Media general; B_i = Efecto fijo de i -ésimo bloque (21 bloques), P_j es el efecto fijo de la j -ésima procedencia (12 procedencias), $F_{k(j)}$ es el efecto aleatorio de la k -ésima familia (1 a 11 familias dentro de cada procedencia) anidada en la j -ésima procedencia \sim NID (0, $\sigma^2_{f(p)}$) y e_{ijk} es el error asociado a dichos efectos \sim NID (0, σ^2_e).

Se obtuvieron los componentes de varianza de familias dentro de procedencias ($\sigma^2_{f(p)}$) y de la interacción sitio* familias entre procedencias ($\sigma^2_{sf(p)}$) para el cálculo de la heredabilidad individual (h^2_i) y de medias de familias (h^2_f). 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 (2006). La media armónica de la evaluación conjunta fue de 19.2 árboles, mientras que para el S₁ fue de 19.8 y para el S₂ de 18.5; el error estándar de la heredabilidad individual (EE(h^2_i)) se estimó con la metodología de Dickerson (1969), y el coeficiente de variación genética aditiva (CV_{ga}) como:

$$CV_{ga} = [\sigma^2_A]^{1/2} / X (100)$$

donde, σ^2_A es varianza 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 procedencia con la ecuación descrita por Falconer y Mackay (2006) y la covarianza de familias con el procedimiento descrito por White y Hodge (1988). El error estándar de las correlaciones genéticas (EE (rg)) se estimó de acuerdo con el procedimiento descrito por Falconer y Mackay (2006).

1.5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

1.5.1. Diferencias entre sitios, procedencias y familias

Los árboles en ambos sitios comenzaron a crecer a inicios del mes de febrero. El 18 y 19 de febrero, la mitad de los árboles tenían el brote lateral más grande con mayor longitud que el brote central. Sin embargo, en la tercera semana del mes de septiembre el brote central tenía mayor longitud en casi 90% de los árboles; al final del ciclo de crecimiento, en noviembre, se mantuvo este comportamiento, aunque en el sitio 1, 5.6% de los árboles tuvieron como dominante la rama lateral marcada en febrero y en S₂ ocurrió en 8.7% de los árboles; incluso en 23 árboles de S₁ y en 7 árboles de S₂ una rama distinta a la marcada en febrero fue la dominante (Cuadro 1.3).

Cuadro 1.3. Frecuencia de brotes (%) con liderazgo en las diferentes fechas de medición a lo largo del ciclo de crecimiento de 2021 en los dos sitios de evaluación (S₁ y S₂) de las progenies de *Pinus pseudostrobus*.

Tipo de brote	S ₁ (N=1170)			S ₂ (N=1098)		
	Febrero	Septiembre	Noviembre	Febrero	Septiembre	Noviembre
Brote central	41.6	90.3	92.4	52.9	88.4	90.7
Brote lateral marcado	58.4	7.8	5.6	47.1	10.1	8.7
Otro brote lateral	0	1.9	2.0	0	1.5	0.6

A finales de febrero todas las familias en ambos sitios tuvieron al menos un árbol con la yema lateral más larga que la yema central. En esta fecha, 16 familias en S₁ y 33 familias en S₂ tuvieron más del 50% de sus árboles con el brote central más largo que los brotes laterales. En cambio, a finales de septiembre todas las familias en ambos sitios presentaron más de 70% de sus árboles con el brote central mayor a las ramas laterales; cuatro familias en S₁ y nueve familias en S₂ tenían el brote terminal más largo que las ramas laterales en todos sus árboles.

A finales de noviembre las familias pertenecientes a las procedencias 10, 6, 8 y 9 presentaron el 100% de sus individuos con liderazgo de la rama lateral en ambos sitios, mientras que en las ocho procedencias restantes se registró al menos una familia en la que el total de sus individuos vivos presentaba liderazgo de la rama central. De las 59 familias presentes en ambos ensayos, en el S₁, 12 familias y 11 en S₂, presentaron el 100% de sus árboles con liderazgo del brote central; por otro lado, las que tuvieron al menos un árbol con rama lateral dominante fueron 47 en el S₁ y 48 en S₂, teniendo las familias 13, 14 y 75 en común.

La supervivencia registrada en noviembre del 2021 fue de 99.6% en Teolocholco (S₁) y 98.7% en Pueblo Nuevo (S₂). Las dos primeras fechas de medición no mostraron diferencias significativas en ninguno de los factores evaluados, al encontrarse en periodo de crecimiento los valores no fueron estables, por lo tanto, que se determinó que estos datos no se tomaran en cuenta en los resultados. Sin embargo, para el final del ciclo de crecimiento se encontraron diferencias ($p < 0.05$) entre sitios en la altura de los árboles y el crecimiento de los brotes. A nivel de procedencias todas las variables presentaron diferencias significativas ($p \leq 0.001$). La interacción sitio*procedencia fue significativa ($p \leq 0.05$) para todas las variables y periodos de crecimiento. En familias dentro de procedencias también hubo variación significativa ($p = 0.001$) en todas las variables de crecimiento. Sin embargo, la interacción sitio*familia solo fue significativa ($p \leq 0.01$) en la altura total y en el incremento del brote central (Cuadro 1.4).

Cuadro 3.4. Significancia (valor de P) del efecto de los diferentes factores considerados en el análisis de varianza del crecimiento en altura, y del incremento en longitud en el brote central y lateral de progenies de *Pinus pseudostrobus* establecidas en dos sitios con diferentes condiciones ambientales.

Fuente de variación	G.L.	Altura final	Incremento total	
			Brote central	Brote lateral
Sitio	1	0.0001	0.0001	0.0001
Bloque (Sitio)	40	0.0001	0.0001	0.0001
Procedencia	11	0.0001	0.0001	0.0001
Sitio*Procedencia	11	0.0002	0.0001	0.0001
Bloque (Sitio)*Procedencia	428	0.9048	0.6009	0.0808
Familia (Procedencia)	47	0.0001	0.0001	0.0001
Sitio*Familia (Procedencia)	47	0.0001	0.0034	0.4272

Donde G.L. = Grados de libertad.

También se encontró efecto significativo ($p < 0.01$) dentro de sitios, procedencias y su interacción y variación significativa entre familias dentro de procedencias en el diámetro de los brotes central y lateral y en el ángulo de la rama más larga. Para las tres variables no se encontraron diferencias en la interacción sitio*familia (Cuadro 1.5).

Cuadro 4.5. Significancia (valor de P) del efecto de los diferentes factores considerados en el análisis de varianza del diámetro del brote central, y del diámetro y ángulo del brote lateral más largo en progenies de *Pinus pseudostrobus* establecidas en dos sitios.

Fuente de variación	G.L.	Brote central		Brote lateral	
		Diámetro	Diámetro	Ángulo	
Sitio	1	0.0001	0.0001	0.0005	
Bloque (Sitio)	40	0.0001	0.0001	0.0001	
Procedencia	11	0.0001	0.0001	0.0001	
Sitio*Procedencia	11	0.0001	0.0001	0.0001	
Bloque*Procedencia (Sitio)	428	0.7656	0.1761	0.2711	
Familia (Procedencia)	47	0.0001	0.0001	0.0001	
Sitio*Familia (Procedencia)	47	0.0882	0.1146	0.2575	

Donde G.L. = Grados de libertad.

La altura promedio inicial fue de 141 cm en Teolochocho y de 113 cm en Pueblo Nuevo, respectivamente, mientras que al final fue de 223.5 cm y 179.3 cm, respectivamente. El incremento promedio del brote central fue, en general, mayor que el de la rama más larga en ambos sitios, 82.5 cm vs. 56.4 cm en Teolochocho y 66.5 cm vs. 42.6 cm en Pueblo Nuevo.

Las procedencias difirieron en 71 y 105% en altura en S₁ y S₂ (156 y 266 cm en Teolochocho y 105 y 216 cm en Pueblo Nuevo (Cuadro 1.6). Asimismo, las diferencias entre procedencias de los incrementos en el brote central y el lateral fueron mayores en el S₂, el más limitante. En S₁ 69% (69 a 117 cm) y en S₂ de 133% (46 a 108 cm) en el incremento del brote central. En el incremento del brote lateral la discrepancia entre procedencias fue de 92% en S₁ (47 a 90 cm) y de 123% en S₂ (33 a 74 cm). La diferencia en crecimiento puede asociarse a la capacidad de los árboles de aprovechar las condiciones ambientales más favorables presentes en Teolochocho para su crecimiento. Pueblo Nuevo se encuentra a mayor altitud y la menor temperatura es una condición limitante para el crecimiento y supervivencia de los árboles (Viveros-Viveros *et al.*, 2006).

Cuadro 1.6. Valores promedio y error estándar por procedencia y por sitio de evaluación de la altura final e incremento del brote central y del brote lateral más largo durante el ciclo de crecimiento en árboles de *Pinus pseudostrobus* establecidos en dos sitios.

Procedencia	Altura final (cm)		Incremento total			
			Brote central (cm)		Brote lateral (cm)	
	S ₁	S ₂	S ₁	S ₂	S ₁	S ₂
1	213.0 ± 4.2	173.5 ± 4.4	95.9 ± 2.7	84.1 ± 2.8	69.6 ± 2.0	62.1 ± 2.0
2	239.2 ± 5.2	201.2 ± 5.3	105.0 ± 3.3	101.2 ± 3.4	81.4 ± 2.4	73.8 ± 2.5
3	230.1 ± 5.2	195.3 ± 5.4	108.3 ± 3.3	99.6 ± 3.5	80.2 ± 2.4	71.1 ± 2.5
4	232.8 ± 3.6	166.2 ± 3.8	101.7 ± 2.3	72.2 ± 2.4	75.2 ± 1.7	53.9 ± 1.8
5	212.4 ± 5.9	170.5 ± 6.3	90.9 ± 3.8	77.1 ± 4.0	69.0 ± 2.8	53.8 ± 2.9
6	257.5 ± 10.7	215.7 ± 10.7	116.7 ± 6.8	107.9 ± 6.8	85.3 ± 5.0	68.1 ± 5.0
7	201.1 ± 5.1	143.4 ± 5.5	83.1 ± 3.3	65.2 ± 3.5	65.2 ± 2.4	46.1 ± 2.5
8	266.1 ± 7.5	211.6 ± 7.4	115.2 ± 4.8	100.7 ± 4.7	90.2 ± 3.5	73.0 ± 3.5
9	156.1 ± 10.1	105.3 ± 11.7	69.2 ± 6.5	46.2 ± 7.4	46.9 ± 4.7	33.1 ± 5.4
10	211.3 ± 4.0	175.8 ± 4.1	90.8 ± 2.6	82.6 ± 2.6	72.2 ± 1.9	62.6 ± 1.9
11	233.7 ± 3.2	198.4 ± 3.3	105.1 ± 2.1	99.9 ± 2.1	77.6 ± 1.5	72.7 ± 1.5
12	228.2 ± 3.7	194.7 ± 3.8	102.5 ± 2.3	98.0 ± 2.4	75.1 ± 1.7	70.4 ± 1.8
Promedio	223.5 ± 3.9	179.3 ± 3.9	82.5 ± 1.7	66.5 ± 1.7	56.4 ± 1.0	42.6 ± 1.0

El diámetro de los brotes central y lateral también fueron mayores en Teolochoolco, lo que se asocia a la condición menos limitante de este sitio, reflejado asimismo con el crecimiento de dichos brotes. Sin embargo, en los dos sitios el diámetro del brote central fue más de 50% mayor que el del brote lateral, indicando la prioridad en crecimiento y asignación de recursos del brote central y en el control apical del crecimiento (Cuadro 1.7). El ángulo promedio de las ramas fue ligeramente más agudo en dicho sitio, quizás porque las ramas son más vigorosas en Teolochoolco y compiten con el brote central.

En el S₁, las procedencias variaron entre 26.5 y 32.7 mm en el diámetro del brote central mientras que en el S₂ fue de 21.5 a 24.3 mm. El diámetro promedio del brote lateral varió entre procedencias de 14.8 a 19.7 mm en S₁ y en S₂ fue 13.1 a 16.8 mm. El ángulo de la rama lateral varió entre 37.8 a 52.5 % en S₁, y de 37.6 y 54.7° en S₂. (Cuadro 1.7). Esto indica que las

diferencias entre procedencia son mayores en el ángulo de la rama lateral medida, de 39 a 46% en S₁ y S₂, y menores en el diámetro del brote central, 23 y 13% en S₁ y S₂, respectivamente.

Cuadro 1.7. Valores promedio y error estándar por sitio del diámetro del brote central y lateral y ángulo del brote lateral más largo del en árboles de *Pinus pseudostrabus* establecidos en dos sitios.

Procedencia	Brote central		Brote lateral			
	Diámetro (mm)		Diámetro (mm)		Ángulo (°)	
	S ₁	S ₂	S ₁	S ₂	S ₁	S ₂
1	27.4 ± 0.6	21.9 ± 0.6	16.8 ± 0.4	14.2 ± 0.4	39.2 ± 1.1	38.7 ± 1.1
2	28.9 ± 0.7	23.8 ± 0.7	18.7 ± 0.5	16.8 ± 0.5	38.8 ± 1.3	38.1 ± 1.3
3	28.4 ± 0.7	23.7 ± 0.7	17.8 ± 0.5	16.4 ± 0.5	40.8 ± 1.3	40.8 ± 1.4
4	32.7 ± 0.5	23.1 ± 0.5	19.6 ± 0.4	14.4 ± 0.4	44.7 ± 0.9	49.1 ± 1.0
5	29.2 ± 0.8	24.2 ± 0.9	18.1 ± 0.6	15.2 ± 0.6	43.2 ± 1.5	49.6 ± 1.6
6	27.6 ± 1.4	21.5 ± 1.4	18.1 ± 1.1	15.7 ± 1.1	36.7 ± 2.7	39.2 ± 2.7
7	29.1 ± 0.7	24.2 ± 0.7	18.1 ± 0.5	14.9 ± 0.5	43.4 ± 1.3	53.9 ± 1.4
8	31.1 ± 1.0	24.3 ± 1.0	19.7 ± 0.8	15.4 ± 0.7	43.9 ± 1.9	42.5 ± 1.9
9	31.9 ± 1.4	24.3 ± 1.6	14.8 ± 1.0	13.1 ± 1.2	52.4 ± 2.6	54.7 ± 3.0
10	26.5 ± 0.5	21.5 ± 0.6	17.9 ± 0.4	15.3 ± 0.4	38.0 ± 1.0	40.8 ± 1.0
11	27.5 ± 0.4	23.0 ± 0.4	17.9 ± 0.3	16.1 ± 0.3	38.5 ± 0.8	38.1 ± 0.8
12	27.0 ± 0.5	23.4 ± 0.5	17.7 ± 0.4	16.4 ± 0.4	37.8 ± 0.9	37.6 ± 1.0
Promedio	29.0 ± 0.4	23.2 ± 0.4	17.9 ± 0.3	15.3 ± 0.3	41.5 ± 0.6	43.6 ± 0.6

1.5.2. Liderazgo apical

No se encontraron diferencias entre sitios en el índice de liderazgo apical (longitud del brote central / longitud del brote lateral más largo) a lo largo del ciclo de crecimiento. Sin embargo, en la última fecha de medición si se encontraron efectos significativos de las procedencias y familias dentro de procedencias, así como en su interacción con el sitio de evaluación, especialmente al final del ciclo de crecimiento (Cuadro 1.8). Al final del ciclo de crecimiento, el valor promedio del índice de liderazgo apical en el sitio de Teolocholco fue de 1.38 (±0.012) mientras que en Pueblo Nuevo fue de 1.42 (±0.014). Para el índice categórico de liderazgo (con valores de 0 y 1 a la rama dominante) no se encontraron diferencias, lo que puede explicarse debido a que

aproximadamente en el 80% de las familias en ambos sitios existe la presencia de al menos uno o más individuos cuya rama dominante es una lateral. Con estos resultados, se determinó que solamente se usaría el índice de liderazgo apical con el uso del cociente de las longitudes de los brotes para el cálculo de control genético.

Cuadro 1.8. Significancia (valor de P) del efecto de los diferentes factores considerados en el análisis de varianza del índice final de liderazgo apical (categórico y numérico) y control apical en progenies de *Pinus pseudostrabus* establecidos en dos sitios.

Fuente de Variación	G.L.	Índice de liderazgo apical	
		Numérico	Categórico
Sitio	1	0.0229	0.2825
Bloque (Sitio)	40	0.0614	0.0450
Procedencia	11	0.0035	0.0613
Sitio*Procedencia	11	0.0394	0.6129
Bloque*Procedencia (Sitio)	428	0.1276	0.4122
Familia (Procedencia)	47	0.0001	0.2685
Sitio*Familia (Procedencia)	47	0.0052	0.4742

Donde G.L. = Grados de libertad.

En Teolochoelco el liderazgo apical varió entre procedencias de 1.29 a 1.54 y de 1.33 a 1.64 en el ensayo de Pueblo Nuevo, lo que indica que el liderazgo del eje central es más marcado en el último sitio para el final del ciclo de crecimiento. En el ensayo de Teolochoelco, Tlaxcala (S_1) todas las procedencias presentaron más del 90% de sus individuos con liderazgo central de acuerdo con el índice categórico y entre procedencias varió de 4.8 a 9.8 % de los árboles con liderazgo lateral, mientras que para el ensayo de Pueblo Nuevo (S_2) 85% de los árboles tuvieron liderazgo central y la procedencia variaron entre 2.7 y 14.3 5 de los árboles con liderazgo de la rama lateral mayor al final de la temporada de crecimiento (Cuadro 1.9).

Cuadro 1.9. Valores promedio, error estándar y porcentajes por sitio de evaluación de los índices de liderazgo apical en árboles de *Pinus pseudostrubus* establecidos en dos sitios.

Procedencia	Índice de liderazgo apical					
	Numérico		Categórico (%)			
	S ₁	S ₂	S ₁		S ₂	
			0	1	0	1
1	1.45 ± 0.03	1.39 ± 0.03	92.6	7.4	93.8	6.2
2	1.33 ± 0.04	1.38 ± 0.04	91.4	8.6	85.7	14.3
3	1.41 ± 0.04	1.41 ± 0.04	95.0	5.0	97.3	2.7
4	1.37 ± 0.03	1.36 ± 0.03	90.3	9.7	84.9	15.1
5	1.38 ± 0.04	1.43 ± 0.05	90.2	9.8	96.4	3.6
6	1.38 ± 0.08	1.64 ± 0.08	94.7	5.3	94.7	5.3
7	1.30 ± 0.04	1.46 ± 0.04	93.9	6.1	90.4	9.6
8	1.29 ± 0.05	1.41 ± 0.05	92.1	7.9	89.7	10.3
9	1.54 ± 0.07	1.37 ± 0.08	95.2	4.8	87.5	12.5
10	1.29 ± 0.03	1.33 ± 0.03	91.1	8.9	88.5	11.5
11	1.39 ± 0.02	1.40 ± 0.02	93.7	6.3	91.1	8.9
12	1.40 ± 0.03	1.41 ± 0.03	92.5	7.5	93.3	6.7
Promedio	1.38 ± 0.02	1.42 ± 0.02	92.4	7.6	90.7	9.3

1.5.3. Variación y control genético de las características evaluadas

Debido a la interacción significativa de procedencias*sitios y familias(proc)*sitio en algunas variables se determinó realizar el análisis de la variación y control genético en cada uno de los ensayos por separado. El control genético (h^2_i) de las características evaluadas en el sitio 1 varió de 0.07 (para el índice de liderazgo apical) a 0.55 (en la altura final), mientras que para el sitio 2 los valores de heredabilidad van desde 0.07 (en el diámetro de la rama lateral) hasta 0.36 para la altura final de los árboles (Cuadro 1.10). En el índice de liderazgo apical al final del ciclo de crecimiento en ambos sitios se estimaron heredabilidades bajas probablemente debido a la variabilidad reducida que presentó esta variable ya que conforme crecieron los árboles durante el año de medición el patrón de liderazgo se fue estabilizando y predominó el liderazgo del líder

central; en Teolocholco el valor fue menor ($h^2_i=0.07$) que para el ensayo de Pueblo Nuevo donde este se incrementó ligeramente ($h^2_i=0.15$). La evaluación de índice de liderazgo apical en forma binaria (0 y 1) arrojó estimación de h^2_i sólo en S_2 y fue de 0.02, por lo que evaluar esta variable de esta forma parece no recomendable en subsiguientes evaluaciones.

Cuadro 1.10. Componentes de varianza, heredabilidad individual (h^2_i) y de medias de familias (h^2_f) para la altura de los árboles y el crecimiento del brote terminal y brote lateral más largo e índice de liderazgo apical en progenies de *Pinus pseudostrobus* establecidas en dos sitios.

Variable	Componentes de				CVga %	
	varianza		$h^2_i \pm \text{E.E.}$	$h^2_f \pm \text{E.E.}$		
	$\sigma^2_{f(\text{proc})}$	σ^2_e				
Sitio 1						
Altura final	538.7	2409.3	0.55 ± 0.14	0.82 ± 0.21	18.0	
Incremento total	Brote central	74.80	623.15	0.32 ± 0.09	0.70 ± 0.21	18.1
	Brote lateral	23.27	349.25	0.19 ± 0.07	0.57 ± 0.21	14.8
Diámetro del brote central	2.90	42.86	0.19 ± 0.07	0.57 ± 0.21	10.2	
Diámetro del brote lateral	1.75	22.16	0.22 ± 0.07	0.61 ± 0.21	12.8	
Ángulo brote lateral	4.84	143.29	0.10 ± 0.05	0.40 ± 0.20	9.2	
Índice de liderazgo apical	0.002	0.11	0.07 ± 0.05	0.33 ± 0.20	6.6	
Sitio 2						
Altura final	254.50	1893.0	0.36 ± 0.10	0.71 ± 0.21	15.3	
Incremento total	Brote central	50.10	600.81	0.23 ± 0.03	0.61 ± 0.09	18.3
	Brote lateral	9.25	252.91	0.11 ± 0.05	0.40 ± 0.22	12.3
Diámetro brote central	1.69	36.57	0.13 ± 0.06	0.46 ± 0.21	9.6	
Diámetro brote lateral	0.48	20.47	0.07 ± 0.05	0.30 ± 0.21	7.8	
Ángulo brote lateral	4.01	132.60	0.09 ± 0.05	0.36 ± 0.20	8.0	
Índice de liderazgo apical	0.006	0.11	0.15 ± 0.06	0.50 ± 0.21	9.5	

$\sigma^2_{f(\text{proc})}$ = varianza de familias anidadas en procedencias, σ^2_e = varianza del error, E.E.=error estándar.

Los valores de heredabilidades de medias de familias dependen del número promedio de individuos por familia y de la supervivencia en los ensayos; a mayor número de individuos, mayor heredabilidad de medias de familias (White *et al.*, 2007), lo que se explica por el alto porcentaje

de supervivencia de las plantaciones en los dos ensayos, siendo mayores en el ensayo de Teolocho con valores que varían de 0.33 a 0.82 mientras que en Pueblo nuevo las heredabilidades son más bajas (0.32~0.73), siendo este el sitio con mayor tasa de mortalidad.

1.5.4. Correlaciones genéticas entre características

Las correlaciones genéticas (r_g) estimadas entre la altura y las características de crecimiento del brote central y de las ramas fueron altas con valores más cercanos a 1 (≥ 0.84) en ambos sitios, siendo más elevadas en el sitio 1 (Cuadro 1.11). Las correlaciones genéticas entre el crecimiento total del brote central resultaron altas con los crecimientos de la rama lateral medidas en la misma fecha, particularmente en el sitio 2. Similar respuesta del grosor de del brote central y la rama lateral medida, únicamente para el ensayo de Teolocho, mientras que para Pueblo Nuevo el valor es negativo y cercano a 0. La correlación genética entre el índice de liderazgo apical y la altura total resultó intermedia para el sitio 1 y para el sitio 2 fue sutilmente más elevada. En cuanto a los incrementos esta correlación fue alta para S_2 , lo cual tiene relación con que en este ensayo fue donde se encontró mayor porcentaje de árboles con liderazgo lateral.

Esto resultados indican que son genes similares los que controlan el crecimiento del brote y las ramas, pero que pueden ser influenciados por el ambiente y por lo tanto asociarse al vigor de crecimiento de los árboles dentro de cada sitio. Así, el mayor crecimiento de los árboles se asoció ligeramente a mayores diámetros del eje central y de la rama. El ángulo de rama en un sitio no se asocia con la altura final, y en el otro indica que a mayor talla será el ángulo mayor de la rama, lo que es una relación positiva para el desarrollo de los árboles. Por tanto, la selección de árboles de mayor porte ocasionará un aumento en los tamaños de los brotes del eje central, aspecto esperado, pero también con ramas más vigorosos y de un poco más diámetro, sin modificar el ángulo o incluso aumentar el ángulo de inserción de las ramas. Las correlaciones fenotípicas son de valor menor a las genéticas y de similar signo para ambos sitios, especialmente el ángulo de las ramas resultó con baja correlación respecto a las demás variables, pero de signo contrario, así como el índice de liderazgo apical que también presentó valores cercanos o iguales a 0 tanto negativos como positivos.

Cuadro 1.11. Correlaciones genéticas y fenotípicas entre las características de crecimiento en los dos sitios (S1 y S2) en un ensayo de progenie de *Pinus pseudostrobus*.

Sitio	Variable	ALT	ITBC	ITBL	DBC	DBL	ABL	Liderazgo
S ₁	ALT		0.90 (0.02)*	0.85 (0.03)*	0.49 (0.11)	0.36 (0.13)	0.71 (0.07)	0.37 (0.18)
	ITBC	0.82		0.92 (0.02)*	0.52 (0.11)	0.36 (0.14)	0.74 (0.07)	0.69 (0.09)
	ITBL	0.63	0.69		0.48 (0.13)	0.56 (0.11)	0.52 (0.15)	0.38 (0.21)
	DBC	0.62	0.61	0.48		0.86 (0.04)*	0.05 (0.30)	0.07 (0.32)
	DBL	0.55	0.47	0.65	0.56		-0.29 (0.31)	-0.30 (0.35)
	ABL	-0.16	-0.12	-0.28	-0.02	-0.38		-0.61 (0.26)
	Liderazgo	0.07	-0.03	0.00	0.05	-0.11	0.11	
	S ₂	ALT		0.84 (0.02)*	0.88 (0.03)*	0.71 (0.06)	0.45 (0.14)	0.06 (0.25)
ITBC		0.85		0.94 (0.01)*	0.54 (0.06)	-0.09 (0.25)	-0.08 (0.13)	0.86 (0.03)*
ITBL		0.67	0.75		0.69 (0.05)	0.14 (0.17)	-0.04 (0.39)	0.69 (0.06)
DBC		0.65	0.67	0.54		0.97 (0.00)*	-0.03 (0.21)	0.26 (0.08)
DBL		0.53	0.51	0.60	0.60		0.11 (0.25)	-0.33 (0.20)
ABL		-0.26	-0.22	-0.30	-0.11	-0.38		-0.02 (0.24)
Liderazgo		0.19	0.11	0.03	0.10	-0.14	0.13	

Donde: ALT= Altura total; ITBC = incremento total del brote central; ITBL= incremento total del brote lateral; DBC= diámetro del brote central; DBL= diámetro del brote lateral; ABL= ángulo del brote central; Liderazgo= índice de liderazgo apical. *Valores significativos (p<0.51).

1.5.5. Implicaciones de los resultados

Al inicio de la época de crecimiento, las ramas crecieron casi de manera similar al eje central de los árboles, quizás como un mecanismo de protección al brote central por alguna helada tardía (a inicios de primavera) o bien de protección por el ambiente seco de esta estación de estiaje. Sin embargo, a fines del verano el eje central recuperó liderazgo, en la mayoría de los casos superó a las ramas laterales, tendencia que se mantiene al final de la época de crecimiento (noviembre), que es lo que se esperaría normalmente en el crecimiento de los árboles. Sin embargo, en esta fecha de noviembre se detectaron árboles que tuvieron ramas laterales de mayor dimensión que el brote central (5.6-8.7% de los árboles en S1 y S2) e incluso otras ramas, que no iniciaron el crecimiento vigoroso al inicio de la temporada de crecimiento, superaron al fin de la estación de crecimiento tanto al brote central como a la rama más larga inicialmente determinada.

Se encontraron diferencias significativas entre sitios para todas las variables en ambas edades, salvo la supervivencia, que resultó alta en ambos sitios de prueba. Los valores mayores de crecimiento se registraron en S₁ (Teolocholco, Tlax., el sitio menos limitativo) con 25% de mayor altura al final de la prueba, similar diferencia lo hubo en el crecimiento del brote central en ambas fechas de evaluación. Las ramas laterales crecieron 33% más en el sitio menos limitativo a fines del verano, mientras que al fin del periodo de crecimiento la diferencia fue de 23%. Similarmente el diámetro de la yema fue mayor en S₁, 24 y 27% en la central y en la lateral más grande. Mientras que el ángulo de rama ligeramente más agudo en el sitio 1, menos limitativo. Así, las mejores condiciones de crecimiento mejoraron todas las variables de crecimiento.

Se determinaron amplias diferencias entre procedencias y familias en la variable altura y en la longitud del brote central y de la rama lateral mayor, así como del índice de liderazgo apical, por lo que la selección del mejor origen y familias debe considerarse en el establecimiento masivo de *P. pseudostrobus*. De las correlaciones con variables ambientales se observaron algunas significantes mayormente en el sitio 2, el más limitante. Por ejemplo, la altura al final y el incremento del brote central aumentó al aumentar la elevación del sitio de origen ($r= 0.63$ y 0.72). El incremento y el diámetro de la rama lateral medida aumentó conforme la elevación del sitio de recolecta de la semilla ($r=0.72$ y 0.72) pero el ángulo de esta rama disminuyó ($r=-0.77$). Por tanto, a pesar del desbalance en las familias probadas por procedencia, al parecer el origen de la semilla

tiene importancia en sitio limitantes de crecimiento, pero no en los sitios menos limitantes como lo fue S_1 durante el periodo de evaluación.

Las mejores condiciones de crecimiento del sitio 1, mayor talla, se asocian al mayor control genético en todas las variables de crecimiento. Destaca la alta heredabilidad para la altura final a tres años de edad de las plantas en ambos sitios (h^2_i y h^2_f), algo inusual para estos ensayos, cuyos valores para la altura son de 0.28 según datos recopilados por Cornelius (1994). Por otro lado, las variables medidas directamente al crecimiento de los brotes central y de las ramas muestran relativamente valores bajo de heredabilidad en ambos sitios. Así el índice de liderazgo apical en la tercera fecha, a fines de la época de crecimiento a fines de noviembre, tuvo mejor valor de heredabilidades que en las otras fechas. Los valores son relativamente bajos, particularmente en el sitio 2.

Sin embargo, las correlaciones genéticas entre la altura total y las demás variables del crecimiento de los brotes central y de las ramas permite mejorar esas características aprovechando la alta h^2_i de la altura. Esto muestra que todas las variables con correlaciones genéticas altas están estrechamente relacionadas entre sí, debido a que son interdependientes. Los datos anteriores indican que, si se selecciona con base en una característica de crecimiento, por ejemplo, altura, también se obtendrá una respuesta correlacionada elevada en las otras características evaluadas. Esto implica que los individuos de mayor crecimiento son los que presentan un crecimiento mayor de los brotes de eje central y de las ramas, así como el diámetro de las mismas. Por tanto, la selección de árboles con base en altura a esta edad también ocasionaría un aumento en los tamaños de los brotes central y de las ramas, pero además en el índice de liderazgo apical.

1.6. CONCLUSIONES

Como es de suponer las condiciones ambientales más propicias mejoran el crecimiento en altura de los árboles y la longitud y diámetro del brote central y de las ramas, pero con un ángulo un poco más agudo. Se encontró amplia variación entre las familias evaluadas. Al inicio de la época de crecimiento el brote central escasamente supera el crecimiento de las ramas laterales, varias familias tuvieron árboles con ramas más largas que eje central. A fines del verano el eje central recupera liderazgo, tendencia que se mantiene al final de la época de crecimiento. Sin embargo, se detectaron árboles que tuvieron ramas laterales de mayor dimensión que el central.

Existen amplias diferencias entre procedencias y familias en todas las variables particularmente en la altura final, por lo que la selección del mejor origen y familias debe considerarse en el establecimiento masivo de *P. pseudostrobus*.

El control genético fue mayor en general en el sitio menos limitativo. La heredabilidad muy alta para la altura total a los 3 años de edad de las plantas. La estimación de h^2_i resultaron relativamente bajas en el crecimiento de los brotes medidos entre las diferentes fechas; la h^2_i del índice de liderazgo apical (relación brote central/rama lateral) al final de la época de crecimiento fue mayor que en otras fechas y permite mejorar el liderazgo del brote central, aunque con ganancias reducidas.

La selección de árboles con base en altura total a esta edad también ocasionaría un aumento en los tamaños de los brotes central y de las ramas y una posible mejor del ángulo de las ramas, pero además en el índice de liderazgo apical.

CAPÍTULO 2. INTERACCIÓN GENOTIPO X AMBIENTE EN ENSAYOS DE PROGENIES DE *Pinus pseudostrabus*

2.1. RESUMEN

Pinus pseudostrabus Lind. es una de las especies forestales importantes en México por ser de rápido crecimiento y fuste recto, sin bifurcaciones. La mejora genética requiere la transferencia de genotipos a distintos ambientes. Esto puede ocasionar mala adaptación al sitio de plantación, por ejemplo, que las ramas laterales crezcan más que el eje central y se genere sinuosidad o bifurcación en el fuste, lo que reduce su valor comercial. El objetivo fue generar información sobre la estabilidad genética del comportamiento de 54 familias en dos sitios de evaluación diferentes con base en el índice de liderazgo apical (ILA). Con un análisis conjunto se evaluó la heredabilidad e interacción genética y se identifican las familias que están causando la interacción. La heredabilidad resultó alta solo para la altura final, pero baja en ILA, moderada para el incremento en longitud y diámetro del brote central y la rama lateral de mayor largo y su ángulo. A excepción del incremento de la rama lateral, la interacción genotipo x ambiente resultó relativamente alta en todas las variables, particularmente para el ILA. Las familias interactivas en la altura total y en el liderazgo del brote lateral no lo fueron en las demás variables. Cinco familias causan la alta interacción del índice de liderazgo apical, su eliminación nulifica la IGA, aunque la heredabilidad se mantiene baja. No obstante, la h^2 estimada de la altura final aumenta notablemente, y ligeramente para las demás variables.

El mayor movimiento geográfico del árbol se relacionó con la inestabilidad de las familias sólo para la altura en ambos sitios de prueba, sin relación con el índice del liderazgo apical. La posición jerárquica de las familias por altura es más inestable mientras mayor sea la diferencia en elevación, temperatura media anual y humedad relativa y la del sitio más limitante. En el resto de las variables no se determinaron que la inestabilidad se relacione con la distancias geográfica o ambiental entre los sitios de plantación y el origen de cada familia.

Palabras clave: control genético, estabilidad, liderazgo del ápice, movimiento de genotipos.

2.2. ABSTRACT

Pinus pseudostrabus Lind. is one of the important forest species in Mexico due to its fast growing and has a straight trunk, without bifurcations. Genetic improvement requires the transfer of genotypes to different environments. This can cause poor adaptation to the planting site, for example, the lateral branches grow more than the central axis and generate sinuosity or bifurcation in the stem, which reduces its commercial value. The objective was to generate information on the genetic stability of the behavior of 54 families in two different evaluation sites based on the apical leadership index (ALI). With a joint analysis, heritability and genetic interaction were evaluated and the families that are causing the interaction were identified. Heritability was high only for final height, but low in ILA, moderate for the increase in length and diameter of the central shoot and the longest lateral branch and its angle. With the exception of the increase in the lateral branch, the genotype x environment interaction was relatively high in all variables, particularly for the ILA. The interactive families in total height and lateral shoot leadership were not interactive in the other variables. Five families cause the high interaction of the apical leadership index, their elimination nullifies the IGA, although heritability remains low. However, the estimated h^2_i of the final height increases notably, and slightly for the other variables. The greater geographic movement of the tree was related to the instability of the families only for height in both test sites, without relation to the index of apical leadership. The hierarchical position of families by height is more unstable the greater the difference in elevation, mean annual temperature and relative humidity and that of the most limiting site. In the rest of the variables, it was not determined that instability is related to the geographical or environmental distances between the plantation sites and the origin of each family.

Keywords: genetic control, stability, central apex leadership, genotype movement.

2.3. INTRODUCCIÓN

Pinus pseudostrobus Lindl. es una especie forestal de importancia económica ecológica en México y Centro América. Este pino se distribuye de manera natural en gran parte del territorio nacional, ocupa el cuarto lugar entre los árboles que generan mayor porcentaje de la producción forestal (Flores y Moctezuma-López, 2021) y es una de las especies más usadas para plantaciones comerciales y de restauración. Es necesario desarrollar estrategias de mejora genética para *P. pseudostrobus* pues a pesar de que se adapta adecuadamente a distintas condiciones ambientales gracias a su alta variación intraespecífica (Viveros-Viveros *et al.*, 2006), no se ha analizado la variación genética de los rasgos de crecimiento tocantes con la elongación de los brotes del tallo principal y de las ramas laterales existentes a lo largo de sus ciclos de crecimiento.

En los programas de mejoramiento genético es importante el establecer ensayos en varias localidades para determinar el comportamiento de las progenies en la región de uso masivo, de forma que sea posible realizar selección de los mejores genotipos a temprana edad con la finalidad de mejorar a largo plazo una característica de interés (Wu, 2000; White *et al.*, 2007). Para seleccionar genotipos superiores se debe comparar materiales procedentes de regiones o ambientes similares para elegir individuos con las características adaptativas o fenotípicas deseables. Debe verificarse la superioridad del material nativo o del foráneo y cuantificar el grado de interacción genotipo x ambiente (IGA), así como su efecto en diversos parámetros que afectan las ganancias genéticas, y la consecuente producción del germoplasma seleccionado (White *et al.*, 2007; Codesido y Fernández, 2009).

La magnitud de la IGA puede ser estimada con la correlación genética tipo B (r_B) (Yamada, 1962; White *et al.*, 2007), la que permite determinar la estabilidad de los genotipos al desarrollarse en ambientes diferentes (Lu *et al.*, 1999). Existe el riesgo de que varias familias presenten mala adaptación al sitio de plantación al realizar el desplazamiento de genotipos entre diversos ambientes. Por ejemplo, puede sobrevenir diferencias en uno o todos los sitios en el crecimiento del eje central en relación con el de las ramas laterales, que en su momento llegan a superar al líder central y provocan bifurcaciones o sinuosidad en el desarrollo de los árboles (Vargas *et al.*, 2003), que resultaría en una devaluación comercial del producto maderable.

En el presente capítulo se planteó evaluar la interacción genética en características de crecimiento que determinan el patrón de liderazgo del tallo en familias de medios hermanos de *P. pseudostrobus* de tres años de edad procedentes de los estados de México, Hidalgo, Michoacán, Puebla, Oaxaca, Tlaxcala y Veracruz para identificar las familias con mayor IGA a través de las correlaciones tipo B y analizar los efectos de su inclusión o exclusión en la estimación de los parámetros genéticos de variables asociados al crecimiento de los árboles.

2.4. MATERIALES Y MÉTODOS

2.4.1. Material utilizado y variables evaluadas

Se evaluaron dos ensayos de progenie establecidos en 2018 en condiciones ambientales contrastantes, cada uno incluyó 59 familias de medios hermanos de *P. pseudostrobus* procedentes de los estados de Chiapas (1), Michoacán (1), Oaxaca (2), Veracruz (2), Hidalgo (4), Tlaxcala (7), Puebla (16) y México (26). Las familias por su cercanía geográfica y altitud de origen se agrupan en 12 procedencias. En ambos sitios se utilizó un diseño experimental de bloques al azar con 21 bloques por sitio y parcelas de un árbol por familia dentro de cada bloque.

El primer sitio (S₁) ubicado en el municipio de Teolocholco, Tlaxcala (19°13'53.8"N y 98°11'20.1"O), a 2355 m, es considerado seco y cálido. El segundo sitio (S₂) se localiza en el municipio de Chignahuapan, Puebla (19°56'27.4"N y 98°07'25.7"O), a una elevación de 2853 m, se considera húmedo y frío, con bajas temperaturas en invierno.

En el mes de noviembre de 2021 se midió la altura total de los árboles, la longitud de la yema central y de la yema más larga a partir de una marca establecida previamente en febrero de ese año, a partir de la cual se obtuvieron los incrementos de estas variables. De igual manera se tomaron los diámetros del líder central y la rama marcada al inicio del ciclo como la más larga. Igualmente se tomó el ángulo que se forma entre el líder central y la rama seleccionada. Un ángulo menor se considera que la rama lateral puede competir con el líder central, incluso ganar en crecimiento provocando sinuosidad. Por la misma razón, se calculó un índice de control o liderazgo apical, dividiendo la longitud del brote principal entre la longitud de la rama lateral más larga y cuando el resultado fue mayor a 1, se tomó como indicador del liderazgo apical.

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

Se realizó el análisis conjunto de varianza con el procedimiento MIXED de SAS V. 9.4 (SAS Institute, 2013; Littell *et al.*, 2016), usando el modelo lineal indicado en la sección 1.2.3 del capítulo 1 para obtener los componentes de varianza de familias dentro de procedencias ($\sigma^2_{f(\text{proc})}$) y de la interacción sitio x familias dentro de procedencias ($\sigma^2_{sf(\text{proc})}$) y la relación $\sigma^2_{sf(\text{proc})} / \sigma^2_{f(\text{proc})}$.

Con estas varianzas se estimó la correlación genética *Tipo B* (r_B) (Yamada, 1962), como primer paso para cuantificar la IGA usando la siguiente ecuación:

$$r_B = \sigma^2_{f(\text{proc})} / [\sigma^2_{f(\text{proc})} + \sigma^2_{sf(\text{proc})}]$$

Para estimar la contribución relativa de cada familia a la IGA y determinar las progenies más inestables se utilizó el método de ecovalencia W_i (Wricke, 1962), que permite estimar la aportación relativa de las familias a la varianza de interacción.

La ecovalencia (W_i) se calculó como:

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

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

Las familias se ordenaron de mayor a menor basado en su contribución a la interacción de acuerdo con el valor de estabilidad estimado de W_i en todas las variables. Basado en los valores de estabilidad del índice de liderazgo apical se evaluó el efecto de eliminar las familias más interactivas en la magnitud de los componentes de varianza σ^2_f , σ^2_{sf} y la relación $\sigma^2_{sf} / \sigma^2_f$, al igual que en la h^2_i y la r_B , con respecto a los resultados obtenidos al incluir todas las familias. Esto se hizo solo en la variable del índice de liderazgo apical. Una vez determinada las familias más iterativas que aumentaron notablemente r_B por esta variable se hicieron nuevamente los análisis de nueva cuenta para las demás variables y ver su efecto.

Además, con los valores del parámetro de estabilidad W_i del índice de liderazgo apical se realizó un análisis de correlación para estimar la asociación de la posición jerárquica de cada familia de esta variable con las demás variables.

2.2.3. Evaluación de la interacción con respecto a las distancias ambientales y geográficas.

Se calcularon las diferencias de las características ambientales y geográficas de los 59 árboles seleccionados (padres) con los datos de ambos sitios de evaluación, presentados en el

Cuadro 1.1. del primer capítulo. La diferencia geográfica se estimó en kilómetros, para esto se transformaron las coordenadas a UTM y se calculó la diferencia entre latitudes y longitudes de cada punto con respecto a los sitios de evaluación para obtener la distancia diagonal entre ellos (hipotenusa) mediante la fórmula del teorema de Pitágoras ($c = \sqrt{a^2 + b^2}$). Para el resto de las variables se realizó la resta del valor en sitio de origen menos el valor en el ensayo; todos los resultados negativos se convirtieron a positivos.

Posteriormente con esta información y los valores obtenidos en el procedimiento de ecovalencia se realizó una correlación con el procedimiento PROC CORR de SAS v. 9.4. para determinar la influencia del origen de las familias sobre la interacción genotipo ambiente mediante las correlaciones obtenidas.

2.5.RESULTADOS Y DISCUSIÓN

2.5.1. Control genético, interacción genotipo x ambiente y correlaciones genéticas tipo B

El control genético estimado en el análisis conjunto fue bajo para todas las características, con heredabilidades (h^2_i) de 0.02 a 0.27 (Cuadro 2.1). La heredabilidad disminuyó al aumentar el valor de la proporción $\sigma^2_{sf(proc)}/\sigma^2_{f(proc)}$, esto refleja el efecto de la magnitud de la IGA en la estimación de los parámetros genéticos y la respuesta potencial a la selección. El cociente de la varianza sitio x familia(procedencia) sobre varianza de familias varió desde 0.04, a 3.61 indicando el diferente grado de sensibilidad de las variables en cada sitio. El índice de liderazgo apical resultó ser la característica con más IGA y menor control genético. 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 insegadas (White *et al.*, 2007).

Cuadro 2.1. Varianza de familia (σ^2_f), de sitio x familia (σ^2_{sf}), heredabilidad individual (h^2_i) en el análisis conjunto y valor de la correlación genética tipo B (r_B).

Variable	Componentes de varianza			h^2_i	r_B
	$\sigma^2_{f(proc)}$	$\sigma^2_{sf(proc)}$	$\sigma^2_{sf(proc)}/\sigma^2_{f(proc)}$		
Altura final	245.4	146.6	0.60	0.27 ±0.02	0.63
Incremento total del brote central	39.09	21.18	0.54	0.16 ±0.03	0.65
Incremento total del brote lateral	15.47	0.59	0.04	0.14 ±0.04	0.96
Diámetro brote central	0.69	0.66	0.96	0.05 ±0.06	0.51
Diámetro brote lateral	0.86	0.27	0.32	0.11 ±0.12	0.76
Ángulo brote lateral	3.22	1.07	0.33	0.07 ±0.04	0.75
Índice de liderazgo apical	9.39	33.88	3.61	0.02 ±0.01	0.22

En el análisis conjunto de las familias se estimaron valores de moderados a altos para la r_B en la mayoría de las variables (0.51. a 0.96), con excepción del índice de liderazgo apical con el valor más bajo en 0.22 (Cuadro 2.1). 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 indican un comportamiento inestable de las familias en casi todas las características

evaluadas, con excepción del incremento total del brote lateral ($r_B=0.96$) en donde hay una alta estabilidad genética de las familias en los dos sitios de evaluación.

La determinación de los genotipos superiores para plantaciones comerciales depende del ambiente de establecimiento (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, y resulta difícil y dudoso el tomar una decisión de los genotipos a seleccionar y con base en qué característica elegirlos (Molina, 1992). Aun cuando en algunas características hay mayor control genético y mayor estabilidad, los valores de r_B cambian con la edad y según las condiciones de los sitios de evaluación (Pswarayi *et al.*, 1997; Codesido y Fernández, 2009).

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

Los valores de ecovalencia oscilaron desde 0.05 hasta 11.8% para todas las variables, excepto para la altura final que vario de 0.04 a 31.7%, con solo dos de las familias que contribuyen a la mayor interacción en esta característica. En el índice de liderazgo apical se encuentran 5 familias que aportan alrededor del 36.9 % de la ecovalencia para esta variable. Sin embargo, en las demás características evaluadas las familias inestables son en general diferentes, pues los genotipos inestables para una de las variables mostraron un comportamiento estable en el resto de ellas. Las correlaciones de la posición jerárquica de cada familia por su aporte a la IGA (método de ecovalencia W_i , Wricke, 1962) del índice de liderazgo apical y de la altura total con las demás variables en general fueron no significativas. Las correlaciones mayores de este criterio se encontraron entre tanto en el incremento y el diámetro del brote central y de la rama lateral mayor ($r=0.48$ a 0.76) (Cuadro 2.2).

Cuadro 2.2. Coeficiente de correlación entre los valores de la aportación relativa de las familias a la varianza de interacción calculada con W_i para cada una de las características de crecimiento en dos ensayos de progenie de *Pinus pseudostrobus*.

	Altura	ITBC	ITBL	DiamBC	DiamBL	AnguloBL	Liderazgo
Altura		-0.11	-0.26*	-0.26*	-0.32*	-0.13	0.05
ITBC	0.12		0.68*	0.76*	0.48*	-0.23	-0.05
ITBL	-0.03	0.72*		0.62*	0.68*	-0.42*	-0.02
DiamBC	0.11	0.77*	0.60*		0.67*	-0.18	-0.02
DiamBL	0.04	0.43*	0.58*	0.54*		-0.32*	0.18
AnguloBL	-0.05	-0.19	-0.41*	-0.18	-0.37*		-0.10
Liderazgo	0.05	-0.11	-0.09	-0.09	0.13	-0.11	

Dónde: Altura= Altura total; ITBC = incremento total del brote central; ITBL= incremento total del brote lateral; DiamBC= diámetro del brote central; DiamBL= diámetro del brote lateral; AnguloBL= ángulo del brote central; Liderazgo= índice de liderazgo apical. *Valores significativos ($p < 0.01$)

2.5.3. Distancias climáticas y ambientales

Al correlacionar los valores de Ecovalencia con las diferencias de las características ambientales y geográficas entre los lugares de origen de cada una de las familias y el sitio de plantación se encontró que al hacer un mayor movimiento geográfico el árbol la inestabilidad en la altura es mayor entre las familias para ambos sitios. La posición jerárquica para la altura es más inestable mientras mayor sea la diferencia en elevación, temperatura media anual y humedad relativa con la del sitio 2 (Pueblo Nuevo) que es el más limitativo de los dos sitios de evaluación (Cuadro 2.3). En el resto de las variables, incluido el índice de liderazgo apical, no se determinaron que la inestabilidad se relacione con la distancias geográfica o ambiental.

Cuadro 2.3. Correlación de los valores de ecovalencia para las variables evaluadas con las diferencias geográficas y climáticas de cada sitio y el origen de cada una de las familias de *Pinus pseudostrabus*.

Sitio	Variable	Diferencias geográficas y climáticas						
		Dist. Geo	Elevación	TMA	PMA	HR	IHC	IArid
S ₁	Altura Total	0.52*	0.07	-0.17	0.07	0.38*	0.13	0.01
	ITBC	-0.15	0.22	0.27	0.08	-0.31	0.33	0.27
	ITBL	-0.24	0.26	0.31	-0.13	-0.38*	0.26	0.15
	DiamBC	-0.29	0.18	0.19	0.02	-0.22	0.26	0.24
	DiamBL	-0.25	0.27	0.24	-0.13	-0.22	0.17	0.11
	AnguloBL	-0.02	-0.29	-0.23	0.11	0.06	-0.12	0.07
	Liderazgo	0.04	0.17	0.16	0.04	0.16	0.19	0.20
S ₂	Altura Total	0.51*	0.55*	0.47*	0.07	0.38*	0.13	-0.06
	ITBC	-0.15	-0.16	-0.11	0.08	-0.31	0.33	0.17
	ITBL	-0.23	-0.29*	-0.23	-0.13	-0.38*	0.26*	-0.0003
	DiamBC	-0.29	-0.11	-0.04	0.02	-0.22	0.26*	0.14
	DiamBL	-0.25	-0.20	-0.14	-0.13	-0.22	0.17	0.01
	AnguloBL	-0.03	0.13	0.06	0.11	0.06	-0.12	0.17
	Liderazgo	0.04	0.10	0.04	0.04	0.16	0.19	0.21

Dónde: Dist. Geo= Distancia geográfica; Elev=diferencia de elevación; TMA= diferencia de temperatura media anual; PMA= diferencia de precipitación media anual; HR= diferencia de humedad relativa; IHC= diferencia del índice de humedad climática de Hogg; IArid= diferencia del índice de aridez; ITBC = incremento total del brote central; ITBL= incremento total del brote lateral; DiamBC= diámetro del brote central; DiamBL= diámetro del brote lateral; AnguloBL= ángulo del brote central; Liderazgo= índice de liderazgo apical. *Valores significativos (p<0.01)

2.5.4. Impacto de la exclusión de las familias más interactivas

El número de progenies que contribuyó de manera significativa a la varianza de IGA fue relativamente bajo en todas las características, lo cual sugiere que la exclusión de un número reducido de las familias más inestables reduciría sustancialmente la magnitud de la IGA en estos ensayos de progenies por lo que su exclusión podría tener un impacto negativo en la ganancia genética potencial (Codesido y Fernández, 2009).

Al excluir del análisis las 5 familias más inestables en el índice de liderazgo apical al final de la época de crecimiento con base en los valores de ecovalencia (W_i), el valor de r_B para esa

característica aumentó considerablemente, de 0.21 a 1.0. Por otro lado, para la variable de altura final de los árboles, el valor de la r_B se mantiene estable en 0.60, lo que indica que las 5 familias más iterativas en el liderazgo no son las mismas que causan la IGA para la altura total (Figura 2.1). La heredabilidad individual para el liderazgo apical aumenta ligeramente eliminado del análisis la familia, pero se mantiene baja (0.03 a 0.07). En caso de la altura total sólo con eliminar una familia (la 6) aumenta de 0.27 a 0.41 pero posteriormente al eliminar las otras 4 iterativas por el liderazgo apical se mantiene la heredabilidad en 0.40 y 0.41

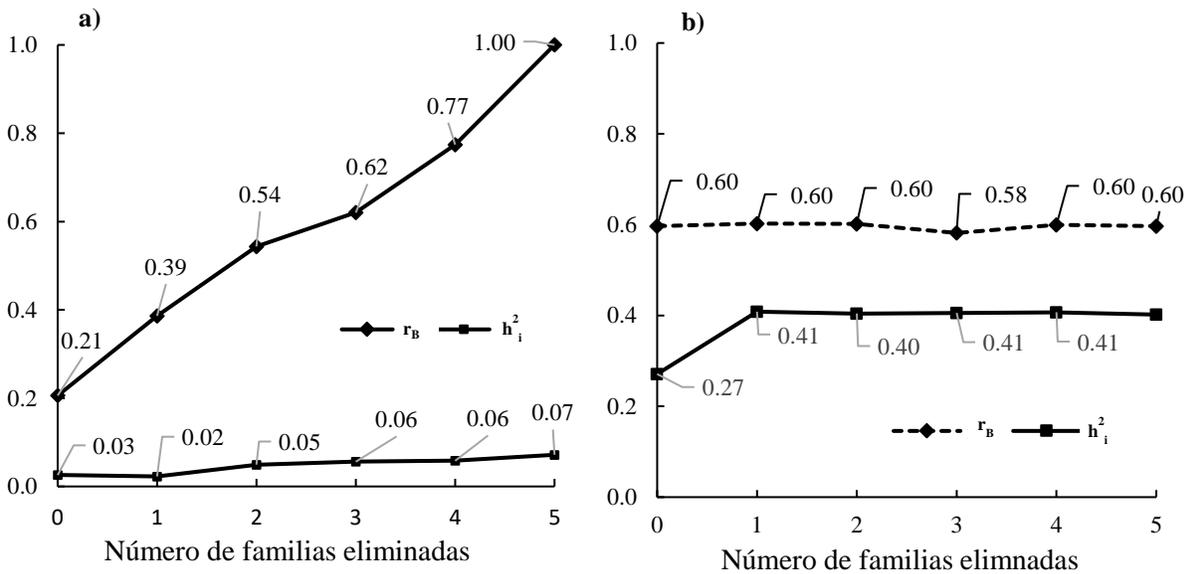


Figura 2.1. Cambios en el valor de la correlación tipo B (r_B) y heredabilidad individual (h^2_i) para las variables de índice de liderazgo apical (a) y altura final (b) al eliminar de manera progresiva las familias más interactivas para el índice de liderazgo apical en un ensayo de progenies de *Pinus pseudostrobus* en dos sitios contrastantes.

La exclusión de las 5 familias más interactivas del índice de liderazgo apical (el 8.5% del total de familias) tuvo un efecto reducido o nulo en los parámetros genéticos de todas las otras características de crecimiento evaluadas. Los valores de σ^2_{sxf} disminuyeron escasamente, y los de heredabilidad y correlación genética tipo B (r_B) aumentaron un poco en el análisis conjunto (Cuadro 2.4.). Codesido y Fernández (2009) muestran un comportamiento de disminución de la IGA en un ensayo de progenies de *Pinus radiata* al eliminar el 8 % de las familias más interactivas.

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 diferentes (White *et al.*, 2007). Sin embargo, la supresión de algunas familias interactivas por el liderazgo central 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 por ejemplo en altura total. Las 5 familias más interactivas por el liderazgo central no resultaron ser las de mejor altura total por lo que no habría pérdida del potencial de ganancia genética por esta variable.

Cuadro 2.4. Valores de $\sigma^2_{sf} / \sigma^2_f$, h^2_i y correlación tipo B (r_B) para diferentes características de crecimiento en el análisis conjunto, después de excluir del análisis 5 familias más interactivas para la característica de liderazgo apical en un ensayo de progenies de *Pinus pseudostrobus* en dos ambientes diferentes.

Variable	Componentes de varianza			h^2_i	r_B	CVGA %
	$\sigma^2_{f(proc)}$	$\sigma^2_{sf(proc)}$	$\sigma^2_{sf(proc)} / \sigma^2_{f(proc)}$			
Altura final	244.4	164.9	0.68	0.40 ± 0.10	0.60	16.15
Incremento total del brote central	43.45	17.64	0.41	0.19 ± 0.07	0.71	15.29
Incremento total del brote lateral	14.56	0.46	0.03	0.14 ± 0.05	0.97	12.96
Diámetro brote central	1.20	0.72	0.60	0.08 ± 0.06	0.62	7.23
Diámetro brote lateral	0.64	0.40	0.62	0.18 ± 0.05	0.62	8.29
Ángulo brote lateral	4.71	0.29	0.06	0.10 ± 0.04	0.94	8.85
Índice de liderazgo apical	25.39	0	-	0.07 ± 0.03	1.00	6.28

2.5.5. Implicaciones para el mejoramiento genético

A pesar de las diferencias en las características ambientales y de elevación de los sitios de los ensayos, los resultados indican que en estos ensayos de progenie de *Pinus pseudostrobus* se puede hacer selección basada en las familias con el mejor desempeño promedio por altura, sin que se tengan pérdidas importantes de ganancia potencial (Johnson, 1992; Johnson y Burdon, 1990) excluyendo del análisis a las familias con mayor contribución a la varianza de la IGA.

La determinación de las familias inestables con el parámetro de estabilidad W_i con base en el índice de liderazgo apical, indica que excluyendo pocas familias (8.5%) consideradas como

altamente interactivas se reduce la interacción genotipo por ambiente. Sin embargo, el control genético del liderazgo del brote central resultó reducido, aunque se elimine estas cinco familias inestables probadas en dos sitios de prueba. Se esperaría que el movimiento brusco de las familias en relación al sitio de prueba, por ejemplo, provenientes de ambientes y elevaciones disimilares a cada ensayo generara más inestabilidad en el índice de liderazgo apical, pero no resultó así en general. Al parecer existen diferencias dentro de cada familia en este comportamiento, ya que deben eliminarse individuos que las ramas laterales sobrepasen al brote central. Es alentador que el control genético en la altura total al final resultara alto, lo que permitirá ganancias genéticas notorias pero que pudieran reducirse si algunos individuos altos son aquellos que perdieron el liderazgo del brote central. En este caso algunos pocos árboles fueron el caso, por lo que el criterio de selección deberá incluir este factor como un criterio de eliminación en la selección futura que se realice en los ensayos.

2.6. CONCLUSIONES

La heredabilidad del análisis conjunto resultó alta solo para la altura final, moderada para el incremento total del brote central y de la rama lateral además de su diámetro, pero baja heredabilidad para el diámetro del brote central, el ángulo de la rama y el índice de liderazgo apical. A excepción del incremento de la rama lateral, la interacción genotipo x ambiente resultó relativamente alta en todas las variables, particularmente en el índice de liderazgo apical.

Las familias interactivas en la altura total y en el liderazgo del brote lateral no lo fueron en las demás variables. En general, la jerarquía de las familias fue similar en la longitud y diámetro del brote central y de la rama lateral mayor.

Cinco familias causan la alta interacción del índice de liderazgo apical, con su eliminación el valor de la correlación genética tipo B resulta de 1.0, aunque la heredabilidad se mantiene baja. La heredabilidad de la altura final aumenta notablemente, y ligeramente para las demás variables.

El mayor movimiento geográfico del árbol se relacionó con la inestabilidad de las familias para la altura en ambos sitios de prueba. La posición por altura es más inestable mientras mayor sea la diferencia en elevación, temperatura media anual y humedad relativa y la del sitio más limitante. En el resto de las variables no se determinaron que la inestabilidad se relacione con la distancias geográfica o ambiental entre los sitios de plantación y el origen de cada familia.

CONCLUSIONES GENERALES

Las condiciones ambientales más propicias favorecen el crecimiento de los árboles y por lo tanto se presenta mayor competencia por el liderazgo central. Se encontró amplia variación entre las familias y procedencias evaluadas en todas las variables particularmente en la altura final, por lo que la selección del mejor origen y familias de *P. pseudostrobus* debe considerarse en el establecimiento masivo.

En general, la heredabilidad resultó alta para la altura final tanto en el análisis por sitio como para el análisis conjunto, sin embargo para todas las demás variables el control genético fue mayor en el sitio menos limitativo. El cálculo de la h^2_i del índice de liderazgo apical (relación brote central/rama lateral) permite mejorar el liderazgo del brote central, aunque con ganancias reducidas.

La interacción genotipo x ambiente resultó relativamente alta en todas las variables (excepto para el incremento de la rama lateral) y con mayor nivel en el índice de liderazgo apical. Las familias interactivas para las variables de altura total y liderazgo del brote lateral presentaron variaciones para las demás variables.

Principalmente se encontraron cinco familias que causan mayor grado de interacción del índice de liderazgo apical, con su eliminación incrementa el valor de la correlación genética tipo B hasta 1.0 y aunque la heredabilidad para esta variable se mantiene baja, aumenta de manera notable para altura final, y en menor grado para el resto de las variables.

Las familias que presentaron mayor inestabilidad en la altura en ambos sitios fueron aquellas de procedencias más lejanas. De igual forma, la posición jerárquica de las familias solamente para esta variable es más inestable a mayor diferencia en elevación, media anual y humedad relativa, como es para el caso del sitio 2 que tiene las condiciones ambientales más limitantes. Para el resto de las características ambientales no se determinó que la inestabilidad esté relacionada con la distancias geográfica o ambiental entre los sitios de plantación y el origen de cada familia.

LITERATURA CITADA

- Codesido, V. and J. Fernández L. 2009. Implication of genotype x site interaction on *Pinus radiata* breeding in Galicia. *New Forests* 37:17–34.
- Cisneros-González, D., Zúñiga-Vásquez, J.M. y Pompa-García, M. 2018. Actividad del fuego en áreas forestales de México a partir de sensores remotos y su sensibilidad a la sequía. *Madera y Bosques* 24(3): e2431687.
- Cornelius, J. 1994. Heritabilities genetic coefficients of variation in forest trees. *Canadian Journal of Forest Research* 24: 372-379. doi: 10.1139/x94-05.
- Dickerson, G.E. 1962. Implications of genetic-environmental interaction in animal breeding. *Animal Production* 4:47-63.
- Escobar-Sandoval, M.C., Vargas-Hernández, J.J., López-Upton J., Espinosa-Zaragoza, S. y Borja-de la Rosa, A. 2018. Parámetros genéticos de calidad de madera, crecimiento y ramificación en *Pinus patula*. *Madera y Bosques*, 24(2) e2421595 doi: 10.21829/myb.2018.2421595
- Falconer, D. y Mackay, T.F. 2006. *Introducción a la Genética Cuantitativa*. 1ra Reimpresión. Zaragoza, España. 469 p.
- Flores, A. y Moctezuma-López, G. 2021. Cosecha de madera de 20 coníferas en zonas de movimiento de germoplasma. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* Vol. 12 (66)
- Flores, A., Romero-Sánchez, M.E., Pérez-Miranda, R., Pineda-Ojeda, T. y Moreno-Sánchez, F. 2021. Potencial de restauración de bosques de coníferas en zonas de movimiento de germoplasma en México. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 12(63): 4–27. doi:10.29298/rmcf. v12i63.813.
- Gernandt, D.S. and Pérez-de la Rosa, J.A. 2014 Biodiversity of Pinophyta (conifers) in Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85:126-133. <https://doi.org/10.7550/rmb.32195>
- Gómez-Pineda, E., Hammond, W.M., Trejo-Ramirez, O., Gil-Fernández, M., Allen, C.D., Blanco-García, A. and Sáenz-Romero, C. 2022. Drought years promote bark beetle outbreaks in Mexican forests of *Abies religiosa* and *Pinus pseudostrobus*. *Forest Ecology and Management* 505:119944. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119944>
- 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.

- Littell, R. C., Milliken, G. A., Stroup, W. W., Wolfinger, R. D. and Schabenberger, O. 2016. SAS System for Mixed Models (2a ed.), SAS Institute Inc.
- López-Upton, J. 2002. *Pinus pseudostrobus* Lindl. In: Vozzo JA (ed), Tropical Tree Seed Manual USDA Forest Service 636–638.
- 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.
- Martínez, M. 1948. Los Pinos Mexicanos. 2da Ed. Editorial Botas, Cd México, México.
- 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., López-Upton, J., Vargas-Hernández, J. J., Ramírez-Herrera, C. y Gil-Muñoz, A. 2013. Parámetros genéticos de *Pinus patula* en un ensayo de progenies establecido en dos altitudes. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 36(2), 155-162. Recuperado de http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0187-3802013000200008
- Perry, J.P. 1991. The Pines of Mexico and Central America. Timber Press, Portland, Oregon.
- 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-Romero, C., Kremer, A., Nagy, L., Újvári-Jármay, É., Ducouso, A., Kóczán-Horváth, A., Hansen, J.K. and Mátyás, C. 2019. Common garden comparisons confirm inherited differences in sensitivity to climate change between forest tree species. *PeerJ* 15 (7): e6213.
- Sáenz-Romero, C., Rehfeldt, G.E., Soto-Correa, J.C., Aguilar-Aguilar, S. y Zamarripa-Morales, V. 2012. Variación genética altitudinal entre poblaciones de *Pinus pseudostrobus* de Michoacán, México. Resultados de ensayo en casas de sombra en dos localidades. *Revista Fitotecnia Mexicana* 35(2): 111–120.
- SAS Institute Inc. 2013. The SAS System, Version 9.4. <http://www.sas.com/>.
- 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
- Squillace, A. E. 1974. Average genetic correlations among offspring from open- pollinated forest trees. *Silvae Genetica* 23: 149-156.

- Vargas-Hernández, J.J., Adams, W.T. and Joyce, D.G. 2003 Quantitative genetic structure of stem form and branching traits in Douglas-fir seedlings and implications for early selection. *Silvae Genetica* 52(1): 36-44.
- Viveros-Viveros, H., Sáenz-Romero, C., Jesús Vargas-Hernández, J.J. and López-Upton, J. 2006. Variación entre procedencias de *Pinus pseudostrobus* establecidas en dos sitios en Michoacán, México. *Revista Fitotecnia Mexicana* 29(2): 121–126.
- Wang, T., Hamann, A., Spittlehouse, D. and Carroll, C. 2016. Locally Downscaled and Spatially Customizable Climate Data for Historical and Future Periods for North America. *PLoS ONE* 11(6): e0156720. doi: 10.1371/journal.pone.0156720
- White, T. L. and Hodge, G. R. 1988. Best linear prediction of breeding values in forest tree improvement. *Theoretical and Applied Genetics* 76: 719-727.
- White, T. L., T. W. Adams, T.W. and D. B. Neale. 2007. *Forest Genetics*. CAB International, Oxford. 682 p.
- Wricke, G. 1962. Über eine methode zur erfassung der ökologischen streubreite in feldversuchen. *Zeitung für Pflanzenzüchtung* 47: 92–96.
- 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.
- Zhuk, E. 2020. Shoot structure variation in latitudinal and longitudinal ecotypes of *Pinus sibirica* in a common garden experiment. *Forestist* 70(2):160-165. doi: 10.5152/forestist.2020.20010
- Zobel, B.J., and Jett, J.B. 1995. *Genetics of Wood Production*. Springer-Verlag, New York, USA. 338 p.
- Zobel, B. J. and Talbert, J.T., 1988. *Técnicas de Mejoramiento Genético de Árboles Forestales*. Limusa, México, D.F. 545 p.
- Zobel, B. J., & van Buijtenen, J. P. 1989. *Wood Variation, its Causes and Control*. Alemania: Springer-Verlag.