

VARIACIÓN GENÉTICA Y AMBIENTAL EN DOS ENSAYOS DE PROGENIES DE *Pinus patula*

GENETIC AND ENVIRONMENT VARIATION IN TWO PROGENY TESTS OF *Pinus patula*

José M. Salaya-Domínguez¹, Javier López-Upton^{2*}, J. Jesús Vargas-Hernández²

¹División Académica de Ciencias Agropecuarias, Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. 86040. km. 25 carretera Villahermosa-Teapa, Ranchería La Huasteca, Centro, Tabasco. ²Campus Montecillo, Colegio de Postgraduados. 56230. km. 36.5 carretera México-Texcoco. Montecillo, Texcoco, Estado de México. (uptonj@colpos.mx).

RESUMEN

Pinus patula Schiede ex Schltdl. et Cham. es un pino endémico de México mejorado en el extranjero por ser de crecimiento rápido y debe evaluarse al ser reintroducido. En este estudio se comparó el desarrollo de progenies con diferentes niveles de mejora genética en dos ensayos en ambientes contrastantes: Aquixtla, Puebla, a 2930 m (S1) y Acaxochitlán, Hidalgo, a 2260 m de elevación (S2). A los 6 años de edad se evaluó la supervivencia y a los 5 y 6 años el diámetro normal (DN), la altura total (ALT) y el volumen del tronco (VOL) de 36 familias mejoradas en Colombia y Sudáfrica (grupo M) y de 36 nativas seleccionadas fenotípicamente (grupo S). A los 6 años, la supervivencia fue 72.7 % en S1 y 90 % en S2, con mejores crecimientos en este último sitio. Hubo diferencias significativas ($p \leq 0.05$) entre los dos grupos de familias en todas las variables evaluadas en ambos años. Las progenies del grupo M fueron superiores en el volumen del tronco en S1 (4.3 vs. 3.6 dm³) pero no en S2 (10.7 vs. 13.5 dm³). En S1, las heredabilidades (h_i^2) para las características de crecimiento variaron de 0.09 a 0.12 y en S2 de 0.26 a 0.35. Las familias del grupo M presentaron mayores valores de h_i^2 en S1 pero en S2 los valores fueron similares. Las correlaciones genéticas (r_g) y fenotípicas (r_p) entre las variables de crecimiento para S1 y S2 variaron de 0.80 a 1.0 (≥ 0.80) en las dos edades. La interacción genotipo \times ambiente (G \times A) fue alta porque los valores de r_B en ambas edades fueron menores a 0.70 y 0.0 en algunos casos. El grupo de familias M presentó menor interacción G \times A en todas las variables evaluadas.

Palabras claves: *Pinus patula*, G \times A, progenies, parámetros genéticos, reintroducción.

ABSTRACT

Pinus patula Schiede ex Schltdl. et Cham. is an endemic pine of México improved abroad because of its fast growth rate and should be evaluated to be reintroduced into the country. In this study the development of progenies with different breeding levels was compared in two trials in contrasting environments: Aquixtla, Puebla, at 2930 m (S1) and Acaxochitlán, Hidalgo, at 2260 m elevation (S2). Survival was evaluated at 6 years of age and at 5 and 6 years normal diameter (ND), total height (ALT), and stem volume (VOL) of 36 families improved in Colombia and South Africa (group M) and of 36 native families phenotypically selected (group S). At 6 years, survival was 72.7 % in S1 and 90 % in S2, with better growth in the latter site. There were significant differences ($p \leq 0.05$) between the two groups of families in all variables in both years. Progenies of the M group were higher in the volume of the trunk in S1 (4.3 vs. 3.6 dm³) but not in S2 (10.7 vs. 13.5 dm³). In S1, heritabilities (h_i^2) for growth traits ranged from 0.09 to 0.12 and in S2 from 0.26 to 0.35. Families of M Group had higher values of h_i^2 in S1 but in S2 values were similar. Genetic (r_g) and phenotypic (r_p) correlations between the growth variables for S1 and S2 ranged from 0.80 to 1.0 (≥ 0.80) at both ages. The genotype \times environment interaction (G \times A) was high because the values of r_B in both ages were lower than 0.70 and 0.0 in some cases. The group of M families had lower G \times A interaction in all variables evaluated.

Key words: *Pinus patula*, G \times A, progenies, genetic parameters, reintroduction.

INTRODUCTION

P*inus patula* Schiede ex Schltdl. et Cham. is the most widely planted Mexican pine within and outside México. Since its inclusion in the

*Autor responsable \diamond Author for correspondence.

Recibido: octubre, 2011. Aprobado: junio, 2012.

Publicado como ARTÍCULO en *Agrociencia* 46: 519-534. 2012.

INTRODUCCIÓN

P*inus patula* Schiede ex Schltdl. et Cham. es el pino mexicano más plantado dentro y fuera de México. Desde su inclusión en los programas de plantaciones en Sudáfrica, Zimbabwe, Australia, Nueva Zelanda y Colombia, el interés en la especie aumenta por su crecimiento rápido, calidad de madera y facilidad de manejo (Wormald, 1975; Wright *et al.*, 1995; Dvorak *et al.*, 2000). Las plantaciones comerciales inician con un plan de mejoramiento genético, que incluye la selección de las procedencias y las familias con adaptación y crecimiento mayor.

El mejoramiento genético forestal se enfoca en el aumento y calidad de los árboles y su adaptabilidad a cambios ambientales (White *et al.*, 2007). Varias empresas forestales investigan la mejora genética de *P. patula* y desarrollan individuos con características de crecimiento mejores que los silvestres (Dvorak *et al.*, 2000; CAMCORE, 2007). Los árboles han aumentado su productividad y tasa de crecimiento, pero es posible que se haya modificado su adaptación (Sáenz *et al.*, 1994), especialmente si los árboles mejorados inician más temprano y terminan más tarde su crecimiento en el año, exponiéndose a temperaturas bajas o deficiencias de humedad en el ambiente de reintroducción (Gómez *et al.*, 1998).

Un programa de mejora genética inicia con la selección de árboles superiores con base en su fenotipo, por lo que es esencial determinar la calidad de estos árboles a través de la evaluación del crecimiento de su progenie en los terrenos donde se establecen las plantaciones (White *et al.*, 2007). Sin embargo, cuando los ensayos de evaluación se realizan en varias localidades se genera un comportamiento diferencial entre las progenies de diferentes árboles, según el ambiente particular, conocido como interacción genotipo×ambiente (White *et al.*, 2007). Debido a la longevidad y tasa de crecimiento de los árboles se requieren muchos años para la evaluación y para acelerar el proceso se usa la selección temprana, esto es, seleccionar genotipos con base en una característica manifestada a edad joven con el fin de mejorar otra en edades posteriores (Vargas y Adams, 1992).

Pinus patula se usa intensivamente en plantaciones con árboles mejorados en países de África y América, pero en su área de origen se aprovecha sólo

programas de plantaciones en South Africa, Zimbabwe, Australia, New Zealand and Colombia, interest in the species increases by its fast growth, wood quality and ease of use (Wormald, 1975; Wright *et al.*, 1995; Dvorak *et al.*, 2000). Commercial plantations start with a breeding plan, which includes the selection of provenances and families with better adaptation and growth.

The forest genetic improvement focuses on the growth and tree quality and adaptability to environmental changes (White *et al.*, 2007). Several forestry companies are investigating the genetic improvement of *P. patula* and develop individuals with better growth characteristics than the wild (Dvorak *et al.*, 2000; CAMCORE, 2007). The trees have increased productivity and growth rate, but it may be possible that their adaptation have been modified (Sáenz *et al.*, 1994), especially if the improved trees begin their growth earlier and end later in the year, being exposed to low temperatures or moisture deficiencies in the environment of reintroduction (Gómez *et al.*, 1998).

A breeding program begins with the selection of superior trees based on their phenotype, which is essential to determine the quality of these trees through the evaluation of growth of their progeny in the land where plantations are established (White *et al.*, 2007). However, when the evaluation tests are carried out in several locations a differential behavior among the progenies of different trees is generated, according to the particular environment, known as genotype×environment interaction (White *et al.*, 2007). Due to longevity and growth rate of trees it takes many years for evaluation and to speed up the process the early selection is used, which consists of selecting genotypes based on a trait manifested at a young age in order to improve another in later ages (Vargas and Adams, 1992).

Pinus patula is used intensively in plantations with improved trees in countries of Africa and America, but in its area of origin it is used only from natural forest and there are isolated efforts for the establishment of seed areas and seed orchards (Sáenz *et al.*, 1994; Rebolledo *et al.*, 1999, Valencia and Vargas, 2001). In South Africa and Colombia, through the cooperative CAMCORE (International Program for the Conservation and Breeding of Forest Species) progeny tests were established and individuals of fast growth and higher form were

del bosque natural y hay esfuerzos aislados como el establecimiento de áreas y huertos semilleros (Sáenz *et al.*, 1994; Rebolledo *et al.*, 1999; Valencia y Vargas, 2001). En Sudáfrica y Colombia, a través de la cooperativa CAMCORE (Programa Internacional para el Mejoramiento Genético y Conservación de Especies Forestales) se establecieron ensayos de progenies y se seleccionaron individuos con crecimiento rápido y forma superior (Dvorak *et al.*, 2000; CAMCORE, 2007). Es posible utilizar árboles mejorados reintroduciéndolos a su lugar de origen en áreas donde el bosque original está deteriorado o ya desapareció. Para esto se debe conocer el desempeño de los árboles reintroducidos, comparándolos con árboles generados de semillas recolectadas en el bosque natural del mismo sitio u otros similares. Además, con evaluaciones a edades tempranas se puede dejar en pie los mejores individuos de las mejores familias, raleando los inferiores para convertir el estudio en un área de producción de semillas (huerto semillero sexual).

Para evaluar el desempeño de árboles mejorados fuera de su hábitat natural y reintroducidos a sus condiciones naturales, se establecieron dos ensayos de progenie de *P. patula* en diferente elevación. Otros objetivos fueron comparar el desarrollo de dos grupos de árboles entre localidades con ambientes diferentes y estimar algunos parámetros genéticos útiles en un programa inicial de mejora genética de la especie.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se usaron dos grupos de árboles con diferente niveles de selección genética, cada uno con 36 familias de polinización libre; un grupo mejorado (M) por medio de selección en ensayos de progenie establecidos fuera de México y otro, de árboles sin mejora genética, seleccionados en campo por su fenotipo superior (S). Los árboles mejorados provienen de Colombia (18 familias) y de Sudáfrica (18 familias), de los miembros de la cooperativa CAMCORE seleccionados por su crecimiento en volumen, adaptación y rectitud de fuste. Los árboles del grupo S fueron seleccionados por el método comparativo en rodales naturales en los estados de Hidalgo, Veracruz y Puebla (Cuadro 1), considerando su mayor talla, rectitud de fuste y sanidad. En ambos sitios se usó un diseño experimental de bloques completos al azar con 17 (en S1) y 6 repeticiones (en S2), con parcelas de un solo árbol por familia. Se usó un arreglo en parcelas divididas con los grupos (M y S) en las parcelas grandes y las familias en las chicas.

selected (Dvorak *et al.*, 2000; CAMCORE, 2007). It is possible to use improved trees reintroducing them into its place of origin in areas where the original forest is damaged or has disappeared. For this it is necessary to know the performance of reintroduced trees, comparing them with trees generated from seeds collected in natural forest of the same site or other similar. Moreover, with evaluations at an early age the best individuals from the best families can be left standing, thinning the lower to turn the study in an area of seed production (sexual seed orchard). In order to evaluate the performance of improved trees outside its natural habitat and reintroduced into its natural conditions, two trials of *P. patula* progeny at a different elevation were established. Other objectives were to compare the development of two groups of trees between locations with different environments and estimate some genetic parameters useful in an initial breeding program of the species.

MATERIALS AND METHODS

Two groups of trees with different levels of genetic selection were used, each with 36 open-pollinated families; an improved group (M) by selection in progeny trials established outside México and other of trees without breeding, selected in field by their superior phenotype (S). The improved trees came from Colombia (18 families) and South Africa (18 families), members of the cooperative CAMCORE, and selected for its volume growth, adaptation and stem straightness. Trees in group S were selected by the comparative method in natural stands in the states of Hidalgo, Veracruz and Puebla (Table 1), considering their greater height, stem straightness and health. In both sites, a randomized complete blocks experimental design was used with 17 (in S1) and 6 replications (in S2), with plots of one tree per family. A split plot arrangement was used with groups (M and S) in the large plots and the families in the small ones.

Evaluated variables

The cumulative survival of the trees from 2005 to 2010 was determined considering freezing mortality (evaluated in late February in each year) and drought mortality (in May at the beginning of rainy season). In February 2009 and 2010 (at age 5 and 6 years from the sowing of seed) it was determined: stem diameter in cm (DN5 and DN6) measured at 1.3 m height with a digital caliper and the total height of the tree in m (ALT5 and ALT6) measured with a graduated stadia rod. With these data,

Cuadro 1. Procedencia de las familias de *Pinus patula* mejoradas en Sudáfrica y Colombia, y selectas (COLPOS), establecidas en dos ensayos de progenies.**Table 1. Provenance of *Pinus patula* families improved in South Africa and Colombia, and selected (COLPOS) established in two progeny tests.**

Procedencia	Estado	Fuente	Número de familias	Latitud N	Longitud O	Altitud (m)
Conrado Castillo	Tamaulipas	Sudáfrica	2	23° 56'	99° 27'	1780
Pinal de Amoles	Querétaro	Sudáfrica	2	21° 07'	99° 41'	2465
La Encarnación	Hidalgo	Colombia	3	20° 53'	99° 13'	2525
Zacualtipán	Hidalgo	Sudáfrica	3	20° 39'	98° 40'	2090
Potrero de Monroy	Veracruz	Sudáfrica	2	20° 24'	98° 25'	2400
Cumbre de Muridores	Hidalgo	Colombia	4 [†]	20° 19'	98° 21'	2430
La Cruz	Hidalgo	Colombia	1	20° 17'	98° 18'	2375
Acaxochitlán	Hidalgo	Colombia	7	20° 09'	98° 10'	2475
Tlacotla	Tlaxcala	Colombia	3 [†]	19° 40'	98° 05'	2832
Tlacotla	Tlaxcala	Sudáfrica	1	19° 40'	98° 05'	2832
Ingenio del Rosario	Veracruz	Sudáfrica	1	19° 31'	97° 06'	2820
Corralitla	Veracruz	Sudáfrica	3	18° 38'	97° 06'	2115
Santa María Pápalo	Oaxaca [‡]	Sudáfrica	1	17° 49'	96° 48'	2495
Carrizal de Bravo	Guerrero	Colombia	1	17° 34'	99° 53'	2210
Ixtlán	Oaxaca	Sudáfrica	1	17° 24'	96° 27'	2735
Cuajimuloyas	Oaxaca	Sudáfrica	1	17° 10'	96° 21'	2610
El Tlacuache	Oaxaca	Sudáfrica	1	16° 44'	97° 09'	2460
Zacualtipán	Hidalgo	COLPOS	6	20° 39'	98° 40'	2220
Estación Apulco	Hidalgo	COLPOS	5	20° 24'	98° 22'	2200
Zacualpan	Veracruz	COLPOS	10	20° 20'	98° 25'	1850
Acaxochitlán	Hidalgo	COLPOS	5	20° 06'	98° 12'	2190
Zacatlán Norte	Puebla	COLPOS	10	19° 57'	97° 55'	2120

[†]Por falta de planta, la familia 31 de Cumbre de Muridores, Hidalgo, no se estableció en Acaxochitlán, y la 16 de Tlacotla, Tlaxcala, no se plantó en Aquixtla. Así, de Colombia se establecieron 19 familias en los dos sitios, pero 17 son comunes a ambos. [‡]Los árboles de Oaxaca son *P. patula* var. *longipedunculata* Loock ex Martínez. [†]Due to lack of plant, family 31 of Cumbre de Muridores, Hidalgo, was not established in Acaxochitlán, and the 16 of Tlacotla, Tlaxcala, was not planted in Aquixtla. Thus, from Colombia 19 families were established on both sites, but 17 are common to both. [‡]Oaxaca trees are *P. patula* var. *longipedunculata* Loock ex Martínez.

VARIABLES EVALUADAS

Se determinó la supervivencia acumulada de los árboles desde 2005 a 2010 considerando la mortalidad por heladas (evaluada a fines de febrero en cada año) y por sequía (en mayo al inicio del periodo de lluvias). En febrero del 2009 y 2010 (a los 5 y 6 años de edad desde la siembra de la semilla) se determinó: el diámetro del tallo en cm (DN5 y DN6) medido a 1.3 m de altura con un vernier digital y la altura total del árbol en m (ALT5 y ALT6) medida con un estadal graduado. Con estos datos se estimó el volumen del fuste en dm³ a las dos edades (VOL5 y VOL6) para lo cual se usó la ecuación de volumen para fuste total con corteza de *P. patula* desarrollada por Carrillo *et al.* (2004):

$$V = e^{-9.768843} (DN^2 A)^{0.945122} \quad (1)$$

donde V es volumen (dm³), e es la función exponencial, DN es el diámetro del tallo a 1.3 m de altura y A es la altura total del árbol.

we estimated stem volume in dm³ at the two ages (VOL5 and VOL6) for this it was used the equation of volume to total stem with bark of *P. patula* developed by Carrillo *et al.* (2004):

$$V = e^{-9.768843} (DN^2 A)^{0.945122} \quad (1)$$

where V is volume (dm³), e is the exponential function, DN is the stem diameter at 1.3 m high and A is the total height of the tree.

Data analysis

The analysis of variance for the two sites combined and for each site was performed with the MIXED procedure of SAS, obtaining the variance components by the REML method (SAS Institute, 2002). The effect of families nested in improvement groups was considered.

The linear model used for the pooled analysis was:

Análisis de datos

El análisis de la varianza para los dos sitios en conjunto y para cada sitio se realizó con el procedimiento MIXTO de SAS, obteniéndose los componentes de varianza a través del método REML (SAS Institute, 2002). Se consideró el efecto de familias anidado en grupos de mejora.

El modelo lineal utilizado para el análisis de los ensayos en conjunto fue:

$$Y_{ijkl} = \mu + S_l + \beta_{i(l)} + G_j + SG_{jl} + \beta G_{ijl} + F_{k(j)} + SF_{jkl} + \varepsilon_{ijkl} \quad (2)$$

donde Y_{ijkl} es el valor observado del individuo de la k -ésima familia, dentro del j -ésimo grupo de mejora, en el i -ésimo bloque anidado en el l -ésimo sitio; μ es la media poblacional; S_l es el efecto fijo del l -ésimo sitio; $\beta_{i(l)}$ es el efecto aleatorio de bloque anidado en sitio $\sim NID(0, \sigma_{bs}^2)$; G_j es el efecto fijo del j -ésimo grupo (selecto *vs.* mejorado); SG_{jl} es el efecto fijo de la interacción sitio por grupo de mejora; βG_{ijl} es el efecto aleatorio de la interacción bloque por grupo $\sim NID(0, \sigma_{bg}^2)$; $F_{k(j)}$ es el efecto aleatorio de la k -ésima familia anidada en grupo $\sim NID(0, \sigma_{f(g)}^2)$; SF_{jkl} es el efecto aleatorio de la interacción sitio por familia dentro de grupo de mejora $\sim NID(0, \sigma_{jfg}^2)$; y ε_{ijkl} es el error asociado a dichos efectos $\sim NID(0, \sigma_e^2)$, $l =$ Aquixtla y Acaxochitlán; $i = 1, 2, \dots, 17$ o $1, 2, \dots, 6$ bloques; $j =$ mejorados y selectos; $k = 1, 2, \dots, 36$ familias por grupo de mejora.

Para el análisis de cada sitio se utilizó el mismo modelo general, eliminando todos los términos con efecto de sitios.

$$Y_{ijk} = \mu + \beta_i + G_j + \beta G_{ij} + F_{k(j)} + \varepsilon_{ijk} \quad (3)$$

Para comparar el comportamiento dentro de cada grupo de mejora, en la estimación de heredabilidad y correlación genética los análisis se hicieron eliminando el efecto de grupos de mejora de las ecuaciones 2 y 3. Debido a la heterogeneidad de varianzas entre sitios y bloques, las variables se estandarizaron dividiendo cada observación entre la raíz cuadrada de su respectiva varianza total para cada combinación sitio-bloque (Hodge *et al.*, 1996).

Correlaciones genéticas y fenotípicas

Las correlaciones fenotípicas y genéticas entre DN, ALT y VOL se calcularon a la misma edad y entre las dos edades. Las correlaciones fenotípicas entre cada par de variables se estimaron con base en el coeficiente de correlación de Pearson, usando las variables estandarizadas. Las correlaciones genéticas (tipo A)

$$Y_{ijkl} = \mu + S_l + \beta_{i(l)} + G_j + SG_{jl} + \beta G_{ijl} + F_{k(j)} + SF_{jkl} + \varepsilon_{ijkl} \quad (2)$$

where Y_{ijkl} is the observed value of the individual from the k^{th} family, within the j^{th} group of improvement, in the i^{th} block nested in the l^{th} site; μ is the population mean; S_l is the fixed effect of the l^{th} site; $\beta_{i(l)}$ is the random effect of block nested in site $\sim NID(0, \sigma_{bs}^2)$; G_j is the fixed effect of the j^{th} group (selected *vs.* improved); SG_{jl} is the fixed effect of site by improvement group interaction; βG_{ijl} is the randomized effect of block-by-group interaction $\sim NID(0, \sigma_{bg}^2)$; $F_{k(j)}$ is the randomized effect of the k^{th} family nested in group $\sim NID(0, \sigma_{f(g)}^2)$; SF_{jkl} is the randomized effect of the interaction site by family within the improvement group $\sim NID(0, \sigma_{jfg}^2)$; and ε_{ijkl} is the error associated with these effects $\sim NID(0, \sigma_e^2)$, $l =$ Aquixtla and Acaxochitlan; $i = 1, 2, \dots, 17$ o $1, 2, \dots, 6$ blocks; $j =$ improved and selected ones; $k = 1, 2, \dots, 36$ families per improvement group.

For the single-site analysis the same general model was used, eliminating all the terms with the effect of sites.

$$Y_{ijk} = \mu + \beta_i + G_j + \beta G_{ij} + F_{k(j)} + \varepsilon_{ijk} \quad (3)$$

In order to compare the behavior within each improvement group, in the estimation of heritability and genetic correlation analyses were done by removing the effect of improvement groups of the equations 2 and 3. Due to heterogeneity of variances between sites and blocks, variables were standardized by dividing each observation among the square root of its respective total variance for each site-block combination (Hodge *et al.*, 1996).

Genetic and phenotypic correlations

Phenotypic and genetic correlations between DN, ALT and VOL were calculated at the same age and between the two ages. Phenotypic correlations between each pair of variables were estimated based on the Pearson correlation coefficient, using the standardized variables. Genetic correlations (type A) were calculated using the following equation (Falconer and Mackay, 1996):

$$r_{gxy} = \sigma_{fxy} / \sigma_{fx} \sigma_{fy} \quad (4)$$

where r_{gxy} is the genetic correlation between x and y evaluated on a same individual, σ_{fxy} is the covariance between x and y , σ_{fx} and σ_{fy} are the standard deviations of the families of the variables x and y . The covariance σ_{fxy} was estimated with the following equation (White and Hodge, 1989):

se calcularon con la siguiente ecuación (Falconer y Mackay, 1996):

$$r_{gxy} = \sigma_{fxy} / \sigma_{fx} \sigma_{fy} \quad (4)$$

donde r_{gxy} es la correlación genética entre x e y evaluada sobre un mismo individuo, σ_{fxy} es la covarianza entre x e y , σ_{fx} y σ_{fy} son las desviaciones estándar de familias de las variables x e y . La covarianza σ_{fxy} se estimó con la siguiente ecuación (White y Hodge, 1989):

$$\sigma_{fxy} = [\sigma_{f(X+Y)}^2 - (\sigma_{fx}^2 + \sigma_{fy}^2)] / 2 \quad (5)$$

donde $\sigma_{f(X+Y)}^2$ es la varianza de familias de la variable $X + Y$, σ_{fx}^2 es la varianza de familias de la variable X , σ_{fy}^2 es la varianza de familias de la variable Y .

El error estándar de las correlaciones genéticas ($EE(r_g)$) se estimó con la siguiente ecuación (Falconer y Mackay, 1996):

$$EE(r_g) = 1 - r_{gxy}^2 [EE(b_x^2)EE(b_y^2) / 2b_x^2b_y^2]^{1/2} \quad (6)$$

donde r_{gxy}^2 es la correlación genética entre las variables x e y , $EE(b_x^2)$ y $EE(b_y^2)$ son los errores estándar de las heredabilidades individuales de la variable x e y , b_x^2 y b_y^2 son las heredabilidades de las variables x e y .

Estimación de heredabilidades

En especies forestales la correlación intraclase de hermanos obtenidos por polinización libre en general es mayor de 1/4 (Squillace, 1974) lo cual genera una sobreestimación de la varianza aditiva (σ_A^2) y por tanto de la heredabilidad (Namkoong, 1966). Por lo anterior, se empleó un coeficiente de determinación genética de 3 para calcular la varianza genética aditiva, suponiendo que la correlación genética entre hermanos es 0.33. Con las varianzas estimadas para cada característica se calculó la heredabilidad en sentido estricto a nivel individual y de medias de familias por sitio individual y en conjunto (Falconer y Mackay, 1996).

Sitios individuales:

$$h_i^2 = 3\sigma_{f(g)}^2 / [\sigma_{f(g)}^2 + \sigma_e^2] \quad (7)$$

$$h_f^2 = \sigma_{f(g)}^2 / [(\sigma_{f(g)}^2) + (\sigma_e^2 / b)] \quad (8)$$

Sitios en conjunto:

$$h_i^2 = 3\sigma_{f(g)}^2 / [\sigma_{f(g)}^2 + \sigma_{sf(g)}^2 + \sigma_e^2] \quad (9)$$

$$\sigma_{fxy} = [\sigma_{f(X+Y)}^2 - (\sigma_{fx}^2 + \sigma_{fy}^2)] / 2 \quad (5)$$

where $\sigma_{f(X+Y)}^2$ is the variance of families of the variable $X + Y$, σ_{fx}^2 is the variance of families of the variable X , σ_{fy}^2 is the variance of families of the variable Y .

The standard error of genetic correlations ($EE(r_g)$) was estimated with the following equation (Falconer and Mackay, 1996):

$$EE(r_g) = 1 - r_{gxy}^2 [EE(b_x^2)EE(b_y^2) / 2b_x^2b_y^2]^{1/2} \quad (6)$$

where r_{gxy}^2 is the genetic correlation between variables x and y , $EE(b_x^2)$ and $EE(b_y^2)$ are the standard errors of individual heritabilities of the variable x and y , b_x^2 and b_y^2 are the heritabilities of the variables x and y .

Estimation of heritabilities

In forest species the intraclass correlation of siblings obtained by open pollination is generally greater than 1/4 (Squillace, 1974) which generates an overestimation of the additive variance (σ_A^2) and therefore of heritability (Namkoong, 1966). Therefore, a coefficient of genetic determination of 3 was used to calculate genetic additive variance, assuming that the genetic correlation between siblings is 0.33. With the estimated variances for each trait it was calculated the narrow sense heritability at individual level and family means heritability by individual site and in the pooled analysis (Falconer and Mackay, 1996).

Individual sites:

$$h_i^2 = 3\sigma_{f(g)}^2 / [\sigma_{f(g)}^2 + \sigma_e^2] \quad (7)$$

$$h_f^2 = \sigma_{f(g)}^2 / [(\sigma_{f(g)}^2) + (\sigma_e^2 / b)] \quad (8)$$

Pooled site analyses:

$$h_i^2 = 3\sigma_{f(g)}^2 / [\sigma_{f(g)}^2 + \sigma_{sf(g)}^2 + \sigma_e^2] \quad (9)$$

where h_i^2 is the individual heritability, h_f^2 is the family means heritability, $\sigma_{f(g)}^2$ is the variance of families, $\sigma_{sf(g)}^2$ is the variance of site-family interaction nested in groups of improvement, σ_e^2 is the residual variance, b is the harmonic mean of the number of replicates (plots) existing for each family, calculated by using the following equation:

$$b = 1 / (1/n(1/x_1 + 1/x_2 + \dots + 1/x_n)) \quad (10)$$

donde h_i^2 es la heredabilidad individual, h_f^2 es la heredabilidad de medias de familias, $\sigma_{f(g)}^2$ es la varianza de familias, $\sigma_{sf(g)}^2$ es la varianza de la interacción sitio-familia anidada en grupos de mejora, σ_e^2 es la varianza residual, b es la media armónica del número de repeticiones (parcelas) existentes para cada familia, calculada con la siguiente ecuación:

$$b = 1 / (1/n(1/x_1 + 1/x_2 + \dots + 1/x_n)) \quad (10)$$

donde x_1, x_2 y x_n indican las observaciones de cada variable.

El error estándar de la heredabilidad individual ($EE(h_i^2)$) se calculó con la ecuación de Dickerson (1969), que es un método conservador de estimación:

$$EE(h_i^2) = [3^2 \sigma_{f(g)}^2 / (\sigma_{f(g)}^2 + \sigma_e^2)]^{1/2} \quad (11)$$

El coeficiente de variación genética (CVg) y el coeficiente de variación ambiental (CVa), se calcularon con las siguientes ecuaciones:

$$CVg = [\sigma_g^2]^{1/2} / X(100) \quad (12)$$

$$CVa = [\sigma_a^2]^{1/2} / X(100) \quad (13)$$

donde σ_g^2 es varianza genética, σ_a^2 es la varianza ambiental y X es la media general.

Correlaciones Tipo B

Para medir la interacción genotipo \times ambiente entre los sitios se estimó la correlación genética Tipo B (r_B) (Yamada, 1962), a nivel de grupos de mejora y de familia en conjunto sin separar grupos de mejora:

$$r_B = \sigma_{f(g)}^2 / [\sigma_{f(g)}^2 + \sigma_{sf(g)}^2]^{1/2} \quad (14)$$

donde $\sigma_{f(g)}^2$ es varianza de familias, $\sigma_{sf(g)}^2$ es la varianza estimada de la interacción sitio-familia anidada en grupos de mejora.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Supervivencia de los árboles

En el sitio 1 la supervivencia fue 72.7 %, mientras que en el sitio 2 alcanzó 90.0 % a los 6 años de edad. En el sitio 1, el de mayor elevación (Aquixtla, 2930 m), hubo mortalidad mayor por temperaturas bajas y casi el doble que en el sitio 2 (10.9 vs. 5.8 %), de

where $x_1, x_2,$ and x_n indicate the observations of each variable.

The standard error of individual heritability ($EE(h_i^2)$) was calculated with the equation of Dickerson (1969) which is a conservative method of estimation:

$$EE(h_i^2) = [3^2 \sigma_{f(g)}^2 / (\sigma_{f(g)}^2 + \sigma_e^2)]^{1/2} \quad (11)$$

The coefficient of genetic variation (CVg) and the coefficient of environmental variation (CVa) were calculated using the following equations:

$$CVg = [\sigma_g^2]^{1/2} / X(100) \quad (12)$$

$$CVa = [\sigma_a^2]^{1/2} / X(100) \quad (13)$$

where σ_g^2 is genetic variance, σ_a^2 is the environmental variance and X is the general mean.

Type B correlations

To measure the interaction genotype \times environment between sites Type B genetic correlation (r_B) was estimated (Yamada, 1962), at level of improvement groups and family as a whole without separating improvement groups:

$$r_B = \sigma_{f(g)}^2 / [\sigma_{f(g)}^2 + \sigma_{sf(g)}^2]^{1/2} \quad (14)$$

where $\sigma_{f(g)}^2$ is variance of families, $\sigma_{sf(g)}^2$ is the variance estimated of the interaction site-family nested in groups of improvement.

RESULTS AND DISCUSSION

Survival of trees

In site 1 survival was 72.7 %, while in site 2 reached 90.0 % at age 6 years. In site 1, the highest in elevation (Aquixtla, 2930 m), there was higher mortality by low temperatures and nearly twice than in site 2 (10.9 vs. 5.8 %), of lower elevation (Acaxochitlan, 2200 m). Half of the mortality due to frost in site 1 and most of the damage in site 2 occurred during the first winter (evaluation by the end of February 2005). Furthermore, site 1 had the highest percentage of dead plants due to lack of moisture in the soil, three times that recorded at site 2 (16.4 vs. 4.4%). Year 2005 was very dry in Aquixtla, with a very late start of rains in the spring. At site 1

menor elevación (Acaxochitlán, 2200 m). La mitad de la mortalidad por heladas en el sitio 1 y la mayor parte de los daños en el sitio 2 ocurrieron durante el primer invierno (evaluación hacia fines de febrero 2005). Además, en el sitio 1 hubo mayor porcentaje de plantas muertas debido a la falta de humedad en el suelo, el triple de lo registrado en el sitio 2 (16.4 vs. 4.4 %). El año 2005 fue muy seco en Aquixtla, con un inicio de lluvias muy tardío en la primavera. En el sitio 1 no hubo diferencias de mortalidad entre los grupos M (27.2 %) y S (27.4 %) pero en el sitio 2 fue notoria la diferencia entre el grupo M (15.8 %) y el S (4.2 %) (Figura 1). Las heladas ocasionaron mortalidades de 11.4 y 8.9 % en las familias del grupo M, y de 10.4 y 2.8 % en las familias del grupo S, en los sitios 1 y 2. Pero las sequías ocasionaron pérdidas de 15.8 y 6.9 % en las familias del grupo M, y de 17.1 y 1.4 % en las familias del grupo S, en los sitios 1 y 2.

No hay registros climáticos para los sitios durante el periodo de evaluación, pero los datos históricos muestran que la temperatura media en S1 fue 15.6 °C y 15.1 °C en S2 (Servicio Meteorológico Nacional, 1971-2000). La precipitación total anual fue 718 mm en S1 y 920 mm en S2. Estos factores climáticos son condicionantes importantes que influyen sobre la mortalidad de los árboles en las plantaciones y también afectan los lugares de origen de cada familias, dado que provienen de una área geográfica amplia (Cuadro 1) y se encuentran adaptadas a condiciones ambientales diferentes a las de los sitios donde se establecieron los ensayos.

Análisis de varianza para las variables de crecimiento

Debido a las diferencias entre sitios y a la significancia de sus interacciones con grupos y familias, se realizó el análisis separado de cada sitio (Cuadro 2). En el análisis por grupos de mejoras para sitios en conjunto, sólo VOL5 presentó significancia.

El análisis de varianza para el sitio 1 (Aquixtla) mostró diferencias significativas ($p \leq 0.05$) en todas las variables de crecimiento para los factores grupos y familias dentro de grupos. Además hubo diferencias significativas para el sitio 2. En el análisis por sitio se encontraron diferencias significativas entre los dos grupos de mejora en todas las variables en ambos años (Cuadro 2). Sin embargo, en el análisis conjunto hubo diferencias significativas entre los

there were no differences in mortality between the groups M (27.2 %) and S (27.4 %) but at site 2 was evident the difference between the M group (15.8 %) and S (4.2 %) (Figure 1). Frost caused mortalities of 11.4 and 8.9 % in families of group M, and 10.4 y. 2.8 % in the S group families at sites 1 and 2. But the drought caused losses of 15.8 and 6.9 % in families of group M, and 17.1 and 1.4 % in the S group families, at sites 1 and 2.

There is no weather records for sites during the evaluation period, but the historical data show that the average temperature in S1 was 15.6 °C and 15.1 °C in S2 (National Weather Service, 1971-2000). Total annual rainfall was 718 mm in S1 and 920 mm in S2. These weather factors are important determinants influencing the tree mortality in plantations and also affect the provenance of each family, because they come from a wide geographic area (Table 1) and are adapted to environmental conditions different from the sites where trials were established.

Analysis of variance for the growth variables

Due to differences between sites and the significance of their interactions with groups and families, the analysis was performed separately for each site (Table 2). In the analysis by groups of improvement for sites together, only VOL5 presented significance.

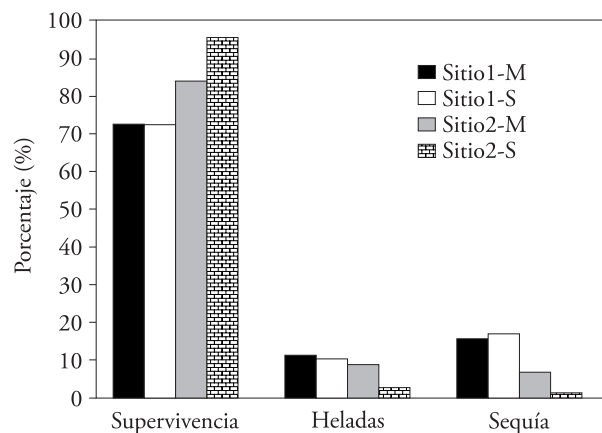


Figura 1. Supervivencia y mortalidad por heladas y sequía en Aquixtla, Puebla (sitio 1, a 2930 m) y en Acaxochitlán, Hidalgo (sitio 2, a 2200 m) por grupo de familias M y S de *Pinus patula*.

Figure 1. Survival and mortality due to frosts and droughts in Aquixtla, Puebla (site 1, at 2930 m) and Acaxochitlán, Hidalgo (site 2, at 2200 m) per group of families M and S of *Pinus patula*.

Cuadro 2. Valores medios por sitio de prueba, grupo de mejora y por sitio × grupo de mejora para las variables de crecimiento, medidas a los 5 y 6 años de edad en familias mejoradas (M) y no mejoradas (S) de *Pinus patula* creciendo en dos sitios contrastantes (2200 y 2930 m).

Table 2. Average values per test site, improvement group and per site × improvement group for the growth variables, measured at age 5 and 6 years in improved (M) and unimproved (S) families of *Pinus patula* growing in two contrasting sites (2200 and 2930 m).

Variable	Análisis conjunto						Análisis por sitio					
	Sitios			Grupo			Sitio 1			Sitio 2		
	1	2	P	M	S	P	M	S	P	M	S	P
DN5 (cm)	2.57	4.99	**	3.78	3.79	Ns	2.74	2.40	**	4.81	5.16	*
ALT5 (m)	2.41	4.08	**	3.18	3.31	Ns	2.49	2.34	**	3.88	4.28	**
VOL5 (dm ³)	1.10	5.30	**	3.07	3.33	*	1.24	0.96	**	4.91	5.70	*
DN6 (cm)	4.41	6.99	**	5.64	5.76	Ns	4.62	4.21	**	6.67	7.32	**
ALT6 (m)	3.47	5.08	+	4.14	4.41	Ns	3.54	3.40	**	4.74	5.43	**
VOL6(dm ³)	3.73	11.47	**	7.48	8.55	Ns	4.28	3.58	**	10.69	13.53	**

** ≤0.01; * ≤0.03; + ≤0.06; Ns = no significativo ❖ ** ≤0.01; * ≤0.03; + ≤0.06; Ns = no significant.

grupos sólo en VOL5 debido a que el grupo M fue superior en el lugar con elevación mayor, mientras que el grupo S presentó crecimiento mayor en el sitio de elevación menor durante toda la evaluación.

Control genético de las características de crecimiento

El control genético de las características evaluadas en el sitio 1 varió de 0.09 para ALT5 hasta 0.12 para VOL5 y VOL6 y en el sitio 2 fue desde 0.26 hasta 0.35 (Cuadro 3), considerados como una heredabilidad moderada (Stanfield, 1971). Los valores de h_i^2 en el sitio 1 se asemejan a los obtenidos por Valencia *et al.* (1995), con h_i^2 de 0.09, 0.14 y 0.15 para DN, ALT y VOL, en un ensayo de *P. patula* de seis años. Pero los valores de h_f^2 , de 0.17 a 0.28 fueron menores a los obtenidos por dichos autores ($h_f^2 \leq 0.55$) para características de crecimiento similares.

En un ensayo de *P. patula* de ocho años en Kenya los valores de h_f^2 fueron 0.69, 0.61 y 0.70 para DN, ALT y VOL (Kariuki, 1998), mientras que en Colombia h_i^2 fue 0.31 y 0.71 y h_f^2 0.59 y 0.84 para altura y volumen con un coeficiente de determinación de 0.4 para *P. patula* de siete años (Ladrach y Lambeth, 1991). De acuerdo con Stanfield (1971), los caracteres se consideran de heredabilidad alta cuando h_i^2 es mayor que 0.50, media entre 0.50 y 0.20, y baja si $h_i^2 < 0.20$. Sin embargo, la heredabilidad de medias de familia depende del número promedio de

Analysis of variance for site 1 (Aquixtla) showed significant differences ($p \leq 0.05$) in all growth variables for the factors groups and families within groups. There were also significant differences for site 2. In the analysis by site significant differences were found between the two groups of improvement in all variables in both years (Table 2). However, in the pooled analysis there were significant differences between groups only in VOL5 due to the fact that the group M was superior in the place of higher elevation, while the S group showed higher growth in the lower-elevation site throughout the evaluation.

Genetic control of growth traits

Genetic control of the evaluated traits in site 1 ranged from 0.09 for ALT5 to 0.12 for VOL5 and VOL6 and in site 2 was from 0.26 to 0.35 (Table 3), considered as a moderate heritability (Stanfield, 1971). Values of h_i^2 at site 1 are similar to those obtained by Valencia *et al.* (1995), with h_i^2 of 0.09, 0.14 and 0.15 for DN, ALT and VOL, in a test of *P. patula* of six years. But the h_f^2 values, of 0.17 to 0.28 were lower than those obtained by these authors ($h_f^2 \leq 0.55$) for traits of similar growth.

In a trial of *P. patula* of eight years in Kenya h_f^2 values were 0.69, 0.61 to 0.70 for DN, ALT and VOL (Kariuki, 1998), while in Colombia h_i^2 was 0.31 and 0.71 and h_f^2 0.59 and 0.84 for height and volume with a coefficient of determination of 0.4 for *P.*

Cuadro 3. Heredabilidad individual (h_i^2) y de medias de familia (h_f^2) para las características de crecimiento (DN, ALT y VOL) a los cinco y seis años de edad en dos ensayos de progenie (sitios 1 y 2) de *Pinus patula*.**Table 3. Individual heritability (h_i^2) and family means heritability (h_f^2) for growth traits (ND, HGT and VOL) at age five and six years in two progeny tests (sites 1 and 2) of *Pinus patula*.**

Sitio	DN5	ALT5	VOL5	DN6	ALT6	VOL6
1 (Aquixtla)						
h_i^2	0.10 (0.06) [†]	0.09 (0.01)	0.12 (0.61)	0.10 (0.04)	0.10 (0.01)	0.12(0.20)
h_f^2	0.19	0.17	0.21	0.19	0.19	0.21
2 (Acaxochitlán)						
h_i^2	0.30 (0.07)	0.33 (0.01)	0.35 (0.30)	0.27 (0.05)	0.26 (0.01)	0.28(0.13)
h_f^2	0.25	0.27	0.28	0.23	0.22	0.24

[†] Error estándar de h_i^2 entre paréntesis ❖ [†] Standard error of h_i^2 between parentheses.

individuos por familia y de la supervivencia en los ensayos, pues a mayor tamaño promedio de familias, mayor h_f^2 (White *et al.*, 2007).

En cada grupo de familias también se encontró control genético mayor en todas las características en el sitio 2 (Cuadro 4), aunque tuvo número menor de repeticiones. Esto se puede deber a una variabilidad ambiental menor porque en este sitio se realizó mejor control de la maleza, es más uniforme y casi plano y tuvo supervivencia mayor. En Aquixtla no se hizo un control adecuado de la maleza y hay afloramientos rocosos, lo cual aumenta la variabilidad dentro y entre bloques, y reduce la probabilidad de encontrar variación genética significativa al aumentar la varianza ambiental. El manejo cultural mejora la estimación de los parámetros genéticos, aumentando sus valores (López *et al.*, 1999). Además, la tasa de mortalidad relativamente alta pudo aumentar la heterogeneidad ambiental, provocando en algunos individuos crecimiento mayor al que hubiera ocurrido si todos los árboles tuvieran un ambiente de competencia similar. Las familias del grupo M presentaron mayores valores de heredabilidad en el sitio Aquixtla, como se esperaba, porque el efecto del mejoramiento es aumentar la uniformidad dentro de las familias (White *et al.*, 2007). Sin embargo, esto no ocurrió en el sitio Acaxochitlán donde el control genético estimado fue mayor en las familias del grupo S.

En el análisis conjunto, el control genético de las características de crecimiento fue muy bajo, tanto

patula of seven years (Ladrach and Lambeth, 1991). According to Stanfield (1971), traits are considered of high heritability when h_i^2 is greater than 0.50, medium between 0.50 and 0.20, and low if $h_i^2 < 0.20$. However, the heritability of half-sib family depends on the average number of individuals per family and survival in the trials, because the larger average size of families, the most h_f^2 (White *et al.*, 2007).

In each group of families a greater genetic control was also found in all traits in site 2 (Table 4), although it had lower number of replications. This may be due to a lower environmental variability because in this site a better weed control was performed, it is more uniform and almost flat and with higher survival. In Aquixtla an adequate control of weeds was not made and there are rocky outcrops, which increases the variability within and between blocks, and reduces the likelihood of finding a significant genetic variation with increasing environmental variance. The cultural management improves the estimation of the genetic parameters, increasing their values (Lopez *et al.*, 1999). Furthermore, the relatively high mortality rate could increase environmental heterogeneity, causing in some individuals a higher growth which would have happened if all the trees had a similar competition environment. The M group families had higher values of heritability in the site Aquixtla, as expected, because the effect of improvement is to increase uniformity within families (White

Cuadro 4. Heredabilidades individual y de medias de familias para las características de crecimiento evaluadas por sitio y por grupo de mejora a los 5 y 6 años de edad en dos ensayos de progenies de *Pinus patula*.
Table 4. Individual heritabilities and family means heritability for growth traits evaluated per site and per improvement group at age 5 and 6 years in two progeny tests of *Pinus patula*.

	DN5	ALT5	VOL5	DN6	ALT6	VOL6
Sitio 1 Aquixtla						
Mejorados						
h_i^2	0.15(0.06) [†]	0.22(0.01)	0.13(0.56)	0.21(0.05)	0.24(0.01)	0.17(0.22)
h_f^2	0.26	0.34	0.23	0.32	0.35	0.28
Selectos						
h_i^2	0.07(0.05)	0.00(0.00)	0.13(0.76)	0.00(0.00)	0.00(0.00)	0.04(0.14)
h_f^2	0.10	0.00	0.17	0.00	0.00	0.07
Sitio 2 Acaxochitlán						
Mejorados						
h_i^2	0.24(0.05)	0.29(0.01)	0.18(0.20)	0.28(0.05)	0.34(0.01)	0.21(0.11)
h_f^2	0.20	0.23	0.15	0.22	0.26	0.18
Selectos						
h_i^2	0.35(0.08)	0.37(0.01)	0.53(0.40)	0.25(0.05)	0.18(0.01)	0.34(0.15)
h_f^2	0.30	0.31	0.39	0.23	0.18	0.29

[†]Error estándar de h_i^2 entre paréntesis ❖ [†]Standard error of h_i^2 between parentheses.

para las familias mejoradas como para las selectas (Cuadro 5), lo cual significa que hay un importante efecto de la interacción genotipo × ambiente entre los dos sitios, que aumentó la variación ambiental. Los valores de h_i^2 estimados en análisis conjunto de sitios son siempre menores a los estimados a partir de análisis de sitios individuales, por lo que se les denomina heredabilidades insesgadas (White *et al.*, 2007).

et al., 2007). However, this did not occur in the Acaxochitlan site where the genetic control estimated was higher in the families of group S.

In the pooled analysis, the genetic control of growth traits was very low, both for improved and selected families (Table 5), which means there is a significant effect of genotype × environment interaction between the two sites that increased

Cuadro 5. Valores de heredabilidad a los 5 y 6 años de edad para el diámetro normal, altura total y volumen obtenidos del análisis conjunto de los dos ensayos de progenie de *Pinus patula* en general y por grupo de familias (M y S).

Table 5. Heritability values at age 5 and 6 years for normal diameter, total height and volume obtained from the pooled analysis of the two progeny trials of *Pinus patula* in general and per group of families (M and S).

	DN5	ALT5	VOL5	DN6	ALT6	VOL6
h_i^2 todas las familias	0.01	0.07	0.02	0.06	0.04	0.02
h_i^2 M	0.01	0.13	0.03	0.13	0.14	0.09
h_i^2 S	0.01	0.01	0.01	0.00	0.00	0.00

Coefficientes de variación genética (CVg) y ambiental (CVa)

Los valores de los CVg por sitio y por grupo de familias fueron bajos para todas las características analizadas, por lo cual la relación CVg/CVa fue menor o igual a 0.36 en todos los casos (Cuadro 6). Según Vencovsky (1987), hay mayor ganancia por selección cuando la relación CVg/CVa tiende a uno porque la variación genética es alta. En forma conjunta, el CVg y la heredabilidad dan una idea del potencial para efectuar una posible selección en los genotipos analizados. Las familias del grupo M tuvieron una mayor relación CVg/CVa que las del grupo S.

Correlaciones genéticas y correlaciones fenotípicas entre características a los 5 y 6 años de edad de los árboles

Las correlaciones genéticas (r_g) estimadas entre las características de crecimiento para el sitio 1 fueron positivas y entre 0.80 y 1.0. Las correlaciones fenotípicas (r_p) variaron de 0.76 a 0.94. Para el sitio 2, las r_g fluctuaron de 0.87 a 1.0 y las r_p oscilaron entre 0.82 y 0.95 (Cuadro 7).

El comportamiento de r_g y r_p fue similar en ambos sitios; en todos los casos, al realizar la selección de un carácter se afectaría positivamente el comportamiento de otro carácter. El valor alto de la r_g estimada entre todas las características se puede atribuir a genes comunes que influyen en ambas características (Falconer y Mackay, 1996). En *P. patula* hay valores de $r_g \geq 0.89$ y $r_p \geq 0.78$ para diámetro, altura y volumen en plantaciones con seis años de edad (Valencia y Vargas, 2001). Como señalan Farfán *et al.* (2002), en *P. ayacahuite* Ehren. ex Schltdl. var. *ayacahuite* se puede usar el diámetro normal para mejorar la altura y el volumen, incluso un año antes, debido a los valores altos de la r_g . Las correlaciones (r_g y r_p) entre las características entre las dos edades son cercanas a 1 (Cuadro 7), esto es, al seleccionar un carácter a los cinco años también se selecciona alta y positivamente a los seis años, por lo cual es posible acortar el tiempo para la selección de las mejores familias. La correlación fenotípica señala que la combinación de correlaciones debidas a efectos genéticos y ambientales comunes es alta.

environmental variation. Values of h_i^2 estimated in pooled analyses of sites are always lower than those estimated from analyses of individual sites, so they are called unbiased heritabilities (White *et al.*, 2007).

Coefficients of genetic (CVg) and environmental (CVa) variation

Values of the CVg per site and per group of families were low for all traits analyzed, whereby the relationship CVg/CVa was lower or equal to 0.36 in all cases (Table 6). According to Vencovsky (1987), there is higher gain per selection when the CVg/CVa relationship tends to one because the genetic variation is high. Together, the CVg and heritability are indicative of the potential to make any selection in genotypes analyzed. Families of Group M had a higher relationship CVg/CVa than those of group S.

Genetic correlations and phenotypic correlations among traits at age 5 and 6 years

Genetic correlations (r_g) estimated between growth traits for site 1 were positive and between 0.80 and 1.0. The phenotypic correlations (r_p) ranged from 0.76 to 0.94. For site 2, the r_p ranged from 0.87 to 1.0 and the r_g ranged between 0.82 and 0.95 (Table 7).

The behavior of r_g and r_p was similar at both sites, in all cases, when doing the selection of a trait the behavior of another trait would be positively affected. The high value of r_g estimated among all the traits can be attributed to common genes that influence on both traits (Falconer and Mackay, 1996). In *P. patula* there are values of $r_g \geq 0.89$ and $r_p \geq 0.78$ for diameter, height and volume in plantations with six years of age (Valencia and Vargas, 2001). As noted by Farfán *et al.* (2002), in *P. ayacahuite* Ehren. ex Schltdl. var. *ayacahuite* the normal diameter can be used to improve the height and volume, even a year earlier due to high values of the r_g . Correlations (r_g and r_p) in the characteristics between the two ages are close to 1 (Table 7), that is, to select a trait at age five, it is also highly and positively selected at six years, so is possible to shorten the time for the selection of the best families. The phenotypic correlation indicates that the combination of correlations due to common genetic and environmental effects is high.

Cuadro 6. Coeficientes de variación genética (CVg) y ambiental (CVa) y relación CVg/CVa por sitio y por grupo de familias, para las características de crecimiento evaluadas.

Table 6. Coefficients of genetic (CVg) and environmental (CVa) variation and CVg/CVa relationship per site and per group of families for growth traits evaluated.

	DN5	ALT5	VOL5	DN6	ALT6	VOL6
Sitio 1 (Aquixtla)						
General (72 familias)						
CVg	7.78	3.77	18.45	6.21	3.95	14.86
CVa	38.85	24.16	87.36	32.96	22.73	71.28
CVg/CVa	0.20	0.16	0.21	0.19	0.17	0.21
Grupo M						
CVg	8.91	6.57	18.86	8.79	6.52	17.47
CVa	38.26	23.15	88.59	31.77	22.17	70.60
CVg/CVa	0.23	0.28	0.21	0.28	0.29	0.25
Grupo S						
CVg	5.32	0.95	15.96	2.75	1.86	9.57
CVa	39.50	23.93	83.61	34.17	22.70	71.58
CVg/CVa	0.13	0.04	0.19	0.08	0.08	0.13
Sitio 2 (Acaxochitlán)						
General (72 familias)						
CVg	9.02	6.95	21.79	7.84	6.51	17.61
CVa	27.29	19.70	59.82	24.98	21.17	55.13
CVg/CVa	0.33	0.35	0.36	0.31	0.31	0.32
Grupo M						
CVg	9.13	7.29	18.09	9.19	8.41	18.33
CVa	31.03	22.35	71.99	28.46	23.35	66.72
CVg/CVa	0.29	0.33	0.25	0.32	0.36	0.27
Grupo S						
CVg	8.80	6.59	23.29	6.62	4.93	16.56
CVa	51.90	30.88	301.16	38.33	30.66	174.86
CVg/CVa	0.17	0.21	0.08	0.17	0.16	0.09

Cuadro 7. Correlaciones genéticas (izquierda de la diagonal, con error estándar entre paréntesis) y correlaciones fenotípicas (derecha de la diagonal), entre las características de crecimiento en dos ensayos de progenie de *Pinus patula*.

Table 7. Genetic correlations (left-diagonal, with standard error in parentheses) and phenotypic correlations (right-diagonal) among growth traits in two progeny trials of *Pinus patula*.

Características	DN5	ALT5	VOL5	DN6	ALT6	VOL6
Sitio 1 (Aquixtla)						
DN5		0.90	0.93	0.93	0.82	0.91
ALT5	0.96 (0.008)		0.83	0.90	0.86	0.84
VOL5	0.97 (0.030)	0.98 (0.010)		0.84	0.76	0.94
DN6	1.00 (0.000)	0.94 (0.009)	1.00 (0.000)		0.85	0.92
ALT6	0.83 (0.024)	0.92 (0.005)	0.83 (0.074)	0.80 (0.023)		0.84
VOL6	0.97 (0.021)	0.94 (0.020)	1.00 (0.000)	0.98 (0.010)	0.83 (0.044)	
Sitio 2 (Acaxochitlán)						
DN5		0.88	0.94	0.95	0.82	0.90
ALT5	0.99 (0.001)		0.88	0.90	0.94	0.90
VOL5	0.98 (0.007)	0.97 (0.005)		0.88	0.83	0.95
DN6	0.98 (0.002)	0.96 (0.002)	0.92 (0.023)		0.86	0.93
ALT6	0.89 (0.006)	0.97 (0.001)	0.87 (0.015)	0.92 (0.007)		0.91
VOL6	0.99 (0.002)	1.00 (0.000)	0.97 (0.015)	0.97 (0.005)	0.98 (0.001)	

Correlaciones genéticas *Tipo B*

La interacción genotipo×ambiente fue alta porque los valores de r_B en ambas edades son bajos (White *et al.*, 2007). Para todas las características el grupo de familias M presentó valores de correlación genética *Tipo B* mayores respecto a las familias del grupo S (Cuadro 8), lo cual implica que el grupo M es una colección de familias más estables al plantarse en diferentes ambientes, lo que puede ser producto del mejoramiento. El grupo de progenies de las familias S es propiamente de árboles silvestres muy inestables al cambiar las condiciones ambientales, así, la determinación de los genotipos superiores para plantaciones comerciales dependerá del ambiente de establecimiento. Según, Molina (1992), el común denominador de todos los programas de evaluación de genotipos es su comportamiento inestable en los diferentes ambientes de prueba; los resultados pueden discrepar de lo esperado; y difícil y dudoso tomar una decisión respecto a cuál es el mejor genotipo.

Implicaciones para el mejoramiento genético

La utilización de dos ambientes disímboles para establecer los ensayos de evaluación provocó una fuerte interacción genotipo×ambiente en el comportamiento de los grupos de familias M y S. La mortalidad de los árboles, la heterogeneidad del ambiente y el manejo relativamente diferente en los dos sitios contribuyeron a ello. También influyó que las familias en ambos grupos (M y S) vienen de una región geográfica muy amplia y diversa (Cuadro 1) y es evidente que tienen un comportamiento muy distinto en estos ambientes contrastantes.

Type B genetic correlations

The genotype×environment interaction was high because r_B values were low in both ages (White *et al.*, 2007). For all the characteristics the group of families M showed genetic correlation values *Type B* greater with regard to the families of group S (Table 8), which implies that group M is a collection of more stable families planted in different environments which can be product of improvement. The group of offspring of families S is strictly of very unstable wild árboles when environmental conditions change, so that the determination of superior genotypes for commercial plantations will depend on the environment of establishment. According to, Molina (1992), the common denominator of all genotypes evaluation programs is their unstable behavior in different test environments, the results may differ as expected, thus it is difficult and uncertain to make a decision regarding which is the best genotype.

Implications for genetic improvement

The use of two dissimilar environments to establish evaluation trials caused a strong genotype×environment interaction on the behavior of family groups M and S. The tree mortality, heterogeneity of the environment and the relatively different handling in the two sites contributed to this. It also influenced that families in both groups (M and S) come from a wide and diverse geographical area (Table 1) and obviously have a very different behavior in these contrasting environments.

The lower elevation site (Acaxochitlán, Hidalgo) presented a more favorable environment with

Cuadro 8. Correlaciones *Tipo B* usando todas las familias de *Pinus patula* y por grupo de familias a los cinco y seis años de edad, en dos ensayos de progenies, y en dos ambientes contrastantes.
Table 8. *Type B* genetic correlations using all the families of *Pinus patula* and per group of families at age five and six years, in two progeny tests, and in two contrasting environments.

	DN5	ALT5	VOL5	DN6	ALT6	VOL6
Todas las familias	0.08	0.40	0.16	0.41	0.26	0.19
Familias grupo M	0.08	0.59	0.18	0.70	0.56	0.52
Familias grupo S	0.04	0.06	0.04	0.00	0.00	0.00

El sitio de menor elevación (Acaxochitlán, Hidalgo) presentó un ambiente más favorable, con mayor supervivencia y con el doble de crecimiento en volumen del fuste a los seis años, comparado con el sitio de mayor elevación (Aquixtla, Puebla). En Aquixtla, la mortalidad entre grupos de familia fue similar y cercana a 11 %, mientras que en Acaxochitlán el grupo M tuvo tres veces más fallas que el grupo de progenies de las familias S.

El grupo de familias M fue una colección de familias más estable al plantarse en diferentes ambientes, lo cual se puede deber a su ciclo de mejoramiento. En cambio, el grupo de familias S consta de árboles silvestres, inestables al modificar las condiciones ambientales del sitio de evaluación, por lo que la determinación de los genotipos superiores para usar como fuentes de germoplasma en plantaciones comerciales, dependerá del ambiente de establecimiento.

CONCLUSIONES

En el sitio de elevación baja, la supervivencia y crecimiento de los árboles fueron superiores a los del sitio a mayor altitud. En el primero hubo mayor mortalidad por heladas y menor crecimiento en el material mejorado que en las familias selectas. En el sitio alto la mortalidad fue similar, pero el grupo mejorado presentó crecimiento superior en diámetro normal, altura y volumen.

Las heredabilidades individual y de medias de familia para las variables de crecimiento en el sitio elevado son menores comparadas con las del sitio bajo, lo cual en parte se atribuye a la diferencia en el manejo cultural dentro de cada plantación. Los árboles mejorados presentaron mayores valores de heredabilidad en el sitio alto pero en el sitio bajo los valores fueron de moderados a altos en ambos grupos de mejora a pesar del menor número de repeticiones. El comportamiento de r_g y r_p en ambos sitios fue similar, con valores adecuados para tomar el mejor criterio de selección por pares de características. En todos los casos, al realizar la selección de un carácter se afectaría positivamente el comportamiento de otro carácter. Las correlaciones tipo B (r_b) fueron bajas, es decir, hay interacción genotipo \times ambiente y son más interactivas las familias selectas. La inconsistencia en los resultados puede tener su origen en el grado de diversidad de los genotipos o de los ambientes.

longer survival and with twice the stem volume growth at six years, compared to the high elevation site (Aquixtla, Puebla). In Aquixtla, mortality among family groups was similar and close to 11 %, whereas in the Acaxochitlan the M group had three times more failures than the group of progenies of families S.

The M family group was a collection of more stable families when planted in different environments, which may be due to their breeding cycle. Instead, the group of families S consists of wild unstable trees, when changing environmental conditions of the site of evaluation, so that the determination of superior genotypes for use as germplasm sources in commercial plantations will depend on the environment of establishment.

CONCLUSIONS

In the low elevation site, survival and growth of trees were higher than those of the higher altitude site. In the first there was higher mortality by frost and lower growth in the breeding material than in selected families. In the high site mortality was similar, but the improved group showed higher growth in normal diameter, height and volume.

Individual and family means heritabilities for growth variables in the elevated site are lower compared to those of the low site, which is partly attributed to the difference in cultural management within each plantation. The improved trees had higher values of heritability in the high site but in the low site the values were from moderate to high in both groups of improvement despite the smaller number of repetitions. The behavior of r_g and r_p at both sites was similar, with appropriate values to take the best selection criterion for pairs of traits. In all cases, the selection of a character would positively affect the behavior of another character. *Type B* correlations (r_b) were low, that is, there is genotype \times environment interaction and selected families are more interactive. The inconsistency in results may be caused by the degree of diversity of genotypes or environments.

—End of the English version—



AGRADECIMIENTOS

Al Fondo CONAFOR-CONACYT, 2003-C03-10714 por el apoyo al proyecto "Establecimiento de huertos semilleros con material genéticamente superior de *Pinus patula* y *P. greggii*", al Fideicomiso 2009 y a la Línea Prioritaria de Investigación No. 1 del COLPOS. A los Ingenieros León Jorge Castaños Martínez y Salvador Castro Zavala. A Wiliam S. Dvorak, Director, y a Juan López, Supervisor Técnico, de CAMCORE, y a Smurfit Kappa Cartón de Colombia en Colombia, y Sappi en Sudáfrica, por la donación de la semilla.

LITERATURA CITADA

- CAMCORE (Programa Internacional para el Mejoramiento Genético y Conservación de Especies Forestales). 2007. Boletín de noticias CAMCORE para México y Centroamérica. Vol. 1 No. 2. Raleigh. 6 p.
- Carrillo A., F., M. Acosta M., G. Tenorio G., y F. Becerra L. 2004. Tabla de volumen para *Pinus patula* Schl. et Cham. en el estado de Hidalgo. Folleto Técnico No. 2. Centro de Investigación Regional del Centro, Campo Experimental Pachuca. INIFAP. 16 p.
- Dickerson, G. E. 1969. Techniques for research in quantitative animal genetics. *In: Techniques and Procedures in Animal Science Research*. Am. Soc. Anim. Res. Albany. pp: 36-79.
- Dvorak, W. S., G. R. Hodge, J. E. Kietzka, F. Malan, L. F. Osorio, and T. K. Stanger. 2000. *Pinus patula*. *In: Conservation & Testing of Subtropical & Subtropical Forest Tree Species by the CAMCORE Cooperative College of Natural Resources*, NCSU. Raleigh. pp: 149-173.
- Falconer, D. S., and T. F. C. Mackay. 1996. *Introduction to Quantitative Genetics*. Addison Wesley Longman Limited, Edinburgh. 484 p.
- Farfán V., E. G., J. Jasso M., J. López Upton, J. J. Vargas Hernández, y C. Ramírez Herrera. 2002. Parámetro genéticos y eficiencia de la selección temprana en *Pinus ayacahuite* Ehren. var. *ayacahuite*. *Revista Fitotec. Mex.* 25: 239-246.
- Gómez, C., M., J. J. Vargas Hernández, J. Jasso M., A. Velázquez M., y C. Rodríguez F. 1998. Patrón de crecimiento anual del brote terminal en árboles jóvenes de *Pinus patula*. *Agrociencia* 32: 357-364.
- Hodge, G. R., P. W. Volker, B. M. Potts, and J. U. Owen. 1996. A comparison of genetics information from open-pollinated and control-pollinated progeny tests in two eucalypt species. *Theor. Appl. Genet.* 92: 53-63.
- INEGI. 2009. *Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos*. Acaxochitlán, Hidalgo. Clave geoestadística 13002. s.p.
- Kariuki, J. G. 1998. Provenance and family-within-provenance variation in *Pinus patula*, *Pinus patula* subspecies *tecunumanii* and *Pinus oocarpa* planted at Turbo, Kenya. *For. Ecol. Manage.* 107: 127-133.
- Ladrach, W. E., and C. Lambeth. 1991. Growth and heritability estimates for a seven-year-old open-pollinated *Pinus patula* progeny test in Colombia. *Silvae Genetica* 40: 169-173.
- López U., J., T. L. White, and D. A. Huber. 1999. Effects of site and intensive culture on family differences in early growth and rust incidence of loblolly and slash pine. *Silvae Genetica* 48: 284-293.
- Molina G., J. D. 1992. *Introducción a la Genética de Poblaciones y Cuantitativa (Algunas Implicaciones en Genotecnia)*. AGT Editor. México. 349 p.
- Namkoong, G. 1966. Inbreeding effects on estimation of genetic additive variance. *For. Sci.* 12: 8-13.
- Rebolledo C., V., L. del C. Mendizábal H. y J. Alba L. 1999. Evaluación de familias comunes de *Pinus patula* Schl. et Cham. en dos ensayos de progenie. *Foresta Veracruzana* 1: 19-24.
- Sáenz R., C., H. Nienstaedt, and J. J. Vargas H. 1994. Performance of *Pinus patula* genotypes selected in South Africa and growing in their native Mexican environment. *Silvae Genetica* 43: 73-81.
- SAS (Statistical Analysis System) Institute. 2002. *SAS/STAT Computer Software*. Release 9.00. SAS Institute Inc. Cary.
- Squillace, A. E. 1974. Average genetic correlations among offspring from open-pollinated forest trees. *Silvae Genetica* 23: 149-156.
- Stanfield, W. D. 1971. *Genética. Teoría y 400 Problemas Resueltos*. Serie Schaum. McGraw Hill. México. 405 p.
- Valencia M., S., y J. J. Vargas H. 2001. Correlaciones genéticas y selección simultánea del crecimiento y densidad de la madera en *Pinus patula*. *Agrociencia* 35: 109-120.
- Valencia M., S., C. Ramírez H., y J. J. Vargas H. 1995. Comparación de diferentes métodos de selección en un ensayo de progenie de polinización libre de *Pinus patula*. *In: Salazar, R. (ed). Avances en la producción de semillas forestales en América Latina: memoria del simposio*. Managua. pp: 63-69.
- Vargas H., J. J., and W. T. Adams. 1992. Age-age correlation and early selection for wood density in young coastal Douglas-Fir. *For. Sci.* 38: 467-477.
- Vencovsky, R. 1987. Herança quantitativa. *In: Paterniani, E. (ed). Melhoramento e Produção do Milho no Brasil*. Edição da Fundação Cargill. Instituto de Genética, Esc. Sup. Agricultura Luis de Queiroz, Universidad de São Paulo. Piracicaba. São Paulo. pp: 122-199.
- White, T. L., and G. R. Hodge. 1989. *Predicting Breeding Values with Applications in Forest Tree Improvement*. Kluwer Academic Publishers. The Netherlands. 368 p.
- White, T. L., W. T. Adams and D. B. Neale. 2007. *Forest Genetics*. CABI. Oxfordshire. 682 p.
- Wormald, P. J. 1975. *Pinus patula*. Tropical Forestry Paper No. 7. Tropical Forestry Institute. Commonwealth Forestry Institute. Oxford, England. 172 p.
- Wright, J. A., L. F. Osorio, and W. S. Dvorak. 1995. Recent developments in a tree improvement program with *Pinus patula* in Colombia. *For. Ecol. Manage.* 72: 229-234.
- Yamada, Y. 1962. Genotype by environment interaction and genetic correlation of the same trait under different environments. *Japan J. Genet.* 37: 498-509.