



SUPERVIVENCIA Y CONTROL GENÉTICO SOBRE CARACTERÍSTICAS FENOTÍPICAS DE UN ENSAYO DE PROGENIES DE *Pinus patula*

SURVIVAL AND GENETIC CONTROL ON PHENOTYPIC CHARACTERISTICS IN A *Pinus patula* PROGENY TEST

Alberto Pérez-Luna¹, Javier López-Upton^{1*},
José Ángel Prieto-Ruiz² y Rosa Elvira Madrid-Aispuro¹

¹Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo, Texcoco, Estado de México, México. ²Universidad Juárez del Estado de Durango, Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales, Durango, Durango, México.

*Autor de correspondencia (jlopezupton@gmail.com)

RESUMEN

La evaluación de progenitores de árboles con potencial comercial es primordial para su propagación masiva. El objetivo del presente estudio fue evaluar la supervivencia en campo y control genético en altura y diámetro al cuello de la raíz a los 8, 10 y 12 meses de edad en un ensayo de procedencias - progenies de *Pinus patula* en Durango, México. Se evaluaron 42 familias de siete procedencias de los estados de Puebla (Ahuazotepec, Zacatlán y Aquixtla), Hidalgo (Zacualtipán y Acaxochitlán), Querétaro (Pinal de Amoles) y Veracruz (Huayacocotla), México. Se utilizó un diseño de bloques completos al azar con 15 repeticiones. Se realizó análisis de varianza, se estimó la heredabilidad individual (h^2) y las correlaciones fenotípicas (r_{pf}) y genéticas (r_g) entre las características evaluadas, mismas que correlacionaron con variables geográficas y climáticas de los sitios de procedencia. Se encontraron diferencias ($P \leq 0,05$) en supervivencia, altura y diámetro entre procedencias y familias en las tres edades evaluadas. Las familias de Aquixtla presentaron la mayor supervivencia con 79 % y las de Huayacocotla tuvieron los mayores valores en altura (59 cm) y diámetro (9.5 mm) a los 12 meses después de la plantación. El control genético fue moderado para la altura ($0.11 \leq h^2_i \leq 0.23$) y diámetro ($0.20 \leq h^2_i \leq 0.23$). Las correlaciones fenotípicas y genéticas fueron altas y significativas ($0.43 \leq r_{pf} \leq 0.68$; $0.65 \leq r_g \leq 0.87$). La altura correlacionó negativamente con la elevación ($r \geq -0.50$) y el índice de sequía (IS) ($r \geq -0.33$), y positivamente con la precipitación media anual (PMA) ($r \leq 0.69$) y la temperatura mínima ($r \leq 0.50$) de los sitios de procedencia. La supervivencia correlacionó negativamente con PMA ($r \geq -0.45$) y positivamente con IS ($r \leq 0.45$). Aunque las plantas provenientes de sitios con mayor elevación y menor precipitación mostraron el menor crecimiento, fueron las de mayor tasa de supervivencia, lo que podría favorecer su adaptabilidad.

Palabras clave: Control genético, correlaciones fenotípicas, correlaciones genéticas, heredabilidad, procedencias.

SUMMARY

Evaluation of parents of trees with commercial potential is essential for its massive propagation. The aim of this study was to evaluate field survival and genetic control on height and diameter at the root neck at 8, 10 and 12 months of age in a progeny-provenance test of *Pinus patula* in Durango, Mexico. Forty-two families from seven provenances of the states of Puebla (Ahuazotepec, Zacatlán and Aquixtla), Hidalgo (Zacualtipán and Acaxochitlán), Querétaro (Pinal de Amoles) and Veracruz (Huayacocotla), Mexico were evaluated. A randomized complete block design with 15 repetitions was used. Analysis of variance was performed and individual heritability (h^2_i) and phenotypic (r_{pf}), and

genetic (r_g) correlations between characteristics were estimated, which were correlated with geographic and climatic variables of the sites of provenance. Differences were found ($P \leq 0.05$) in survival, height and diameter between provenances and families at the three ages evaluated. The families from Aquixtla had the highest survival rate with 79 % and those from Huayacocotla had the highest values in height (59 cm) and diameter (9.5 mm) at 12 months after planting. Genetic control was moderate for height ($0.11 \leq h^2_i \leq 0.23$) and diameter ($0.20 \leq h^2_i \leq 0.23$). Phenotypic and genetic correlations were high and significant ($0.43 \leq r_{pf} \leq 0.68$; $0.65 \leq r_g \leq 0.87$). Height correlated negatively with elevation ($r \geq -0.50$) and the drought index (DI) ($r \geq -0.33$), and positively with average annual precipitation (AAP) ($r \leq 0.69$) and minimum temperature ($r \leq 0.69$) of the provenance sites. Survival correlated negatively with AAP ($r \geq -0.45$) and positively with DI ($r \leq 0.45$). Although plants from sites with higher elevation and lower precipitation showed the lowest growth, they had the highest survival rate, which could favor their adaptability.

Key words: Genetic control, genetic correlations, heritability, phenotypic correlations, provenance.

INTRODUCCIÓN

Pinus patula Schiede ex Schltdl. et Cham. tiene amplia distribución en la sierra Madre Oriental y el este del Eje Neovolcánico Transversal de México, es de gran importancia económica debido a su rápido crecimiento y buena calidad de madera (Velázquez *et al.*, 2004). Es la especie más aprovechada del género *Pinus* en México (Flores y Moctezuma-López, 2021), por lo que desde hace tiempo se iniciaron programas de mejora en países del hemisferio sur, para su uso extensivo en plantaciones forestales comerciales (Velázquez *et al.*, 2004). En los programas de mejoramiento genético se establecen ensayos de progenie para evaluar el control genético (heredabilidad) de los progenitores sobre las características de interés en sus progenies (White *et al.*, 2007); además, debe evaluarse el mayor número posible de procedencias y familias para realizar la selección adecuada de los orígenes y genotipos superiores con base en una característica deseada (Vallejo y Cob, 2021).

Al establecer plantaciones forestales comerciales se reduce la presión sobre los bosques naturales, aumenta el abasto de materias primas y se favorece la reconversión de tierras agrícolas poco productivas a terrenos con vegetación forestal (Ramírez y Simonetti, 2011). En ese sentido, es deseable evaluar el rendimiento de las especies y sus procedencias con potencial para lugares diferentes a su sitio de origen, como en el caso de *Pinus patula*, para su uso en plantaciones comerciales en el estado de Durango, entidad que posee aproximadamente 1,000,000 de hectáreas con potencial para plantaciones forestales, pero cuyas especies nativas cuentan con turnos de corta que superan los 60 años (Vázquez-Cisneros *et al.*, 2018), además de presentar supervivencia menor de 50 % al año de plantado (Burney *et al.*, 2015). El alto potencial productivo de *P. patula* lo hace una opción atractiva de introducción, dado al éxito en su cultivo extensivo en países como Colombia, Ecuador y Sudáfrica (Gotore *et al.*, 2014); sin embargo, uno de los problemas en la mejora genética de los árboles forestales es su longevidad, lo que extiende el tiempo necesario para evaluar los resultados de las progenies. Para acelerar este proceso se usa la selección temprana, consistente en seleccionar genotipos con base en un rasgo que se manifieste a edades jóvenes para mejorar una característica en edades posteriores, lo que puede reducir el ciclo de mejoramiento (Wu, 1999).

La eficacia de la selección temprana depende de la variabilidad entre procedencias y familias, así como de los parámetros genéticos de las características involucradas, como la heredabilidad y la correlación genética entre ellas; además, se espera que los genotipos expresen su potencial de forma diferenciada en ambientes contrastantes. Si la característica juvenil tiene mayor heredabilidad y está fuertemente correlacionada con la característica de interés, la selección temprana será más eficiente que la selección directa en edad adulta (White *et al.*, 2007).

El objetivo del presente estudio fue evaluar la supervivencia y el control genético sobre altura y diámetro de planta en progenies de *Pinus patula* a los 8, 10 y 12 meses después de la plantación (edad) de un ensayo establecido en Durango, México, además de determinar la correlación entre las características evaluadas y variables geográficas y ambientales de las procedencias. Las hipótesis fueron: i) la procedencia-progenie influye en la supervivencia, altura y diámetro de *P. patula* establecido en campo en Durango, México, ii) existe control genético sobre la altura y diámetro de las progenies en el ensayo de campo evaluado y, iii) existe correlación alta y significativa entre las características (supervivencia, altura y diámetro) con al menos una variable geográfica o ambiental de las procedencias.

MATERIALES Y MÉTODOS

Características del área de estudio

La semilla se recolectó de 42 árboles superiores ubicados en rodales naturales de siete procedencias distribuidas en los estados de Puebla (Ahuazotepec, Zacatlán y Aquixtla – cinco, cuatro y nueve árboles, respectivamente), Querétaro (Pinal de Amoles – siete árboles), Hidalgo (Zacualtipán y Acaxochitlán – cuatro y seis árboles, respectivamente) y Veracruz (Huayacocotla – siete árboles) (Figura 1). La planta se produjo en el vivero de la Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales de la Universidad Juárez del Estado de Durango, ubicada a 24° 00' 48.38" N y 104° 41' 03.64" O, a 1860 m de altitud.

Establecimiento, diseño experimental y manejo del ensayo

La siembra se realizó el 18 de febrero de 2022 en charolas de 98 tubetes individuales de 170 mL. Como sustrato se utilizó una mezcla de turba de musgo (40 %), corteza de pino compostada (30 %) y aserrín de pino crudo (30 %), más 10 g L⁻¹ de fertilizante de lenta liberación (ocho meses) Multicote™ 18-6-12 (N-P-K) más micronutrientes. La planta se mantuvo en forma secuenciada dos meses bajo condiciones de invernadero, tres meses bajo malla sombra de 60 % de retención de luz y un mes en intemperización.

A los seis meses de edad de las plantas (5 de septiembre de 2022; 15.8 cm de altura y 2.78 mm de diámetro al cuello de la raíz en promedio) se estableció el ensayo de procedencias-progenies en una parcela del ejido Aquiles Serdán, municipio de Durango, Durango, México, ubicada en las coordenadas 23° 53' 39.24" N y 104° 33' 43.94" O, a 1898 m de elevación. Se utilizó un espaciamiento de 2.5 × 2.5 m en un diseño experimental de bloques completos al azar con 15 repeticiones. En cada bloque se colocó una planta de cada familia de forma aleatorizada. Al fondo de cada cepa se agregaron 10 g de fertilizante de lenta liberación (ocho meses) Multicote™ 18-6-12 (N-P-K) más micronutrientes. En el periodo de estiaje (marzo-agosto de 2023) se aplicaron riegos de auxilio cada 15 días (12 riegos en total con 5 L de agua por planta en cada riego). Por la presencia de hormiga arriera (*Atta mexicana* Fabricius y *A. cephalotes* L.) se aplicó mensualmente insecticida Lorsban® [clorpirifos etil (0,0-dietil 0-3,5,6-tricloro-2-piridil fosforotioato)], 0.5 kg sobre los hormigueros y 5 g alrededor de cada planta.

Variables climáticas registradas

La temperatura y grados-día mayor a 5 °C en el periodo de evaluación del ensayo (septiembre de 2022 a agosto de

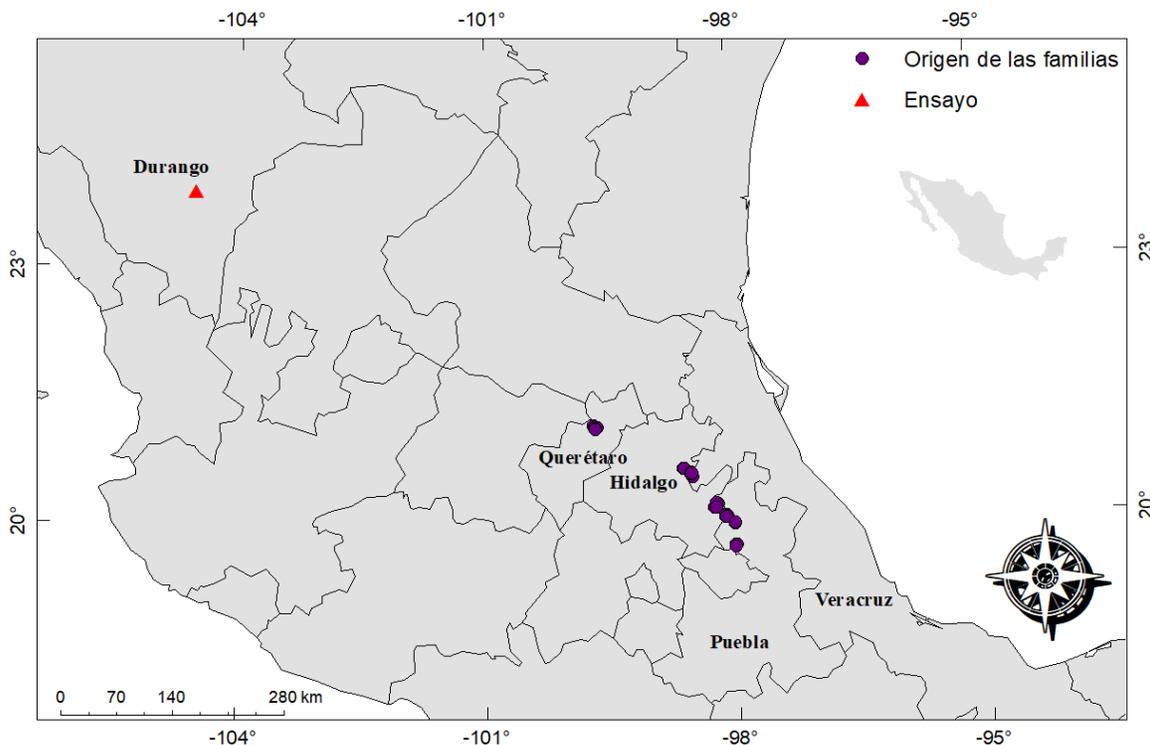


Figura 1. Ubicación de los sitios de origen de las familias de medios hermanos y del ensayo de progenies de *Pinus patula*.

2023) se obtuvieron con un termohigrómetro (Datalogger Elitech® modelo Rc-4hc, Elitech Technology, San Jose, California, EUA). La precipitación en el sitio del ensayo se midió con un pluviómetro rústico bajo la metodología descrita por Ponce-Rodríguez et al. (2021). La temperatura media anual en el sitio de plantación en el periodo de evaluación fue 19.3 °C. La temperatura máxima se registró en mayo de 2023 (40.6 °C) y la mínima en enero de 2024 (3.1 °C). La precipitación media anual fue 236 mm, con índice de sequía de 0.3. Las principales características físico-químicas del suelo fueron: 33.1 % de arena, 41.1 % de limo y 25.8 % de arcilla, textura franca, 1.0 % de materia orgánica, 6.9 de pH, 0.04 dS m⁻¹ de conductividad eléctrica, 18.67 ppm de nitrógeno-amonio (N-NH₄), 4.63 ppm de fósforo y 1.07 ppm de potasio.

Variables respuesta evaluadas

A los 8, 10 y 12 meses de edad del ensayo se evaluó la supervivencia, la altura y el diámetro al cuello de la raíz. La supervivencia se registró con variables dicotómicas: planta viva (1) o muerta (0). También se determinó la causa de mortalidad. La altura se midió con un flexómetro marca Truper® con aproximación en cm y el diámetro con un vernier digital marca SureBilt® con aproximación en mm.

Análisis estadístico y estimación de parámetros genéticos

Se realizaron los análisis de varianza con los procedimientos Mixed y GLM de SAS v9.4 (SAS Institute, 2022) con un nivel de significancia de P ≤ 0.05 de las variables respuesta a los 8, 10 y 12 meses de edad del ensayo. El modelo lineal utilizado fue:

$$Y_{ijk} = \mu + \beta_i + P_j + BP_{ij} + F_{k(i)} + e_{ijk} \tag{Ec. 1}$$

Donde Y_{ijk} es el valor observado de la planta en la k-ésima familia, dentro de la j-ésima procedencia en el i-ésimo bloque, μ es la media poblacional, β_i es el efecto fijo del i-ésimo bloque (i = 1, 2,...15), P_j es el efecto fijo de la j-ésima procedencia, BP_{ij} es el efecto fijo de la interacción bloque x procedencia, F_{k(i)} es el efecto aleatorio de la k-ésima familia anidada en procedencia (k = 1, 2,...42) ~NID (0, σ_f²) y e_{ijk} es el error experimental ~NID (0, σ_e²).

Los componentes de varianza de familias (σ_f²) y del error (σ_e²) se calcularon para definir el comportamiento de los parámetros genéticos en altura y diámetro, y con ellos se estimó la heredabilidad en sentido estricto a nivel individual (h_v²) (Ec. 2) (Falconer y Mackay, 2006). El error estándar de la heredabilidad individual se estimó con la Ec. 3 (Dickerson, 1969). La varianza aditiva se obtuvo con un

coeficiente de determinación genética de 3 (i.e., $\sigma_A^2 = 3\sigma_p^2$); es decir, una correlación genética entre hermanos de 0.33 en familias de polinización libre (Sorensen y White, 1988). Se calculó el coeficiente de variación genética aditiva (Ec. 4) (Morales et al., 2013).

$$h^2_i = 3 \sigma_f^2 / \sigma_p^2 \quad (\text{Ec. 2})$$

$$EE(h^2) = \sqrt{(3^2) \text{Var}(\sigma_f^2) / (\sigma_p^2)^2} \quad (\text{Ec. 3})$$

$$CV_{GA} = \sqrt{\sigma_A^2} / \bar{X} \times 100 \quad (\text{Ec. 4})$$

Dónde: σ_f^2 es la varianza de familias, σ_p^2 es la varianza fenotípica ($\sigma_p^2 = \sigma_f^2 + \sigma_e^2$), $EE(h^2)$ es el error estándar de la heredabilidad individual, CV_{GA} es el coeficiente de variación genética aditiva (%), σ_A^2 es la varianza aditiva y \bar{X} es la media general para la variable altura o diámetro.

Correlaciones genéticas y fenotípicas

Las correlaciones fenotípicas por familia se estimaron con el coeficiente de correlación de Pearson por medio del procedimiento Corr de SAS v9.4 (SAS Institute, 2022), mientras que las correlaciones genéticas fueron calculadas con la Ec. 5 (Falconer y Mackay, 2006). La covarianza de familias (Ec. 6) y el error estándar de las correlaciones genéticas (Ec. 7) se estimaron con las ecuaciones descritas por White y Hodge (1989) y Falconer y Mackay (2006), respectivamente.

$$r_{g(x,y)} = \text{Cov}_{f(x,y)} / \sqrt{\sigma_{f(x)}^2 \sigma_{f(y)}^2} \quad (\text{Ec. 5})$$

$$\text{Cov}_{f(x,y)} = [\sigma_{f(x+y)}^2 - (\sigma_{f(x)}^2 + \sigma_{f(y)}^2)] / 2 \quad (\text{Ec. 6})$$

$$EE_{(rg)} = (1 - r_{g(x,y)}^2) \sqrt{EE(h^2_{ix}) EE(h^2_{iy})} / 2 h^2_{ix} h^2_{iy} \quad (\text{Ec. 7})$$

Dónde: $r_{g(x,y)}$ es la correlación genética entre las variables "x" y "y", $\text{Cov}_{f(x,y)}$ es la covarianza de familias entre "x" y "y", $\sigma_{f(x)}^2$ y $\sigma_{f(y)}^2$ son las varianzas de familias de "x" y "y", $\sigma_{f(x+y)}^2$ es la varianza de familias para la suma de x + y, $EE_{(rg)}$ es el error estándar de la correlación genética, $r_{g(x,y)}^2$ es el cuadrado del coeficiente de correlación genética entre "x" y "y", $EE(h^2_{ix})$ y $EE(h^2_{iy})$ son los errores estándar de la heredabilidad individual de "x" (h^2_{ix}) y de "y" (h^2_{iy}).

Correlaciones entre las variables respuesta con variables geográficas y climáticas del origen de las familias

Con el procedimiento Corr de SAS v9.4 (SAS Institute,

2022) se obtuvieron las correlaciones de Pearson entre las medias de supervivencia, altura y diámetro al cuello de la raíz a los 8, 10 y 12 meses de edad del ensayo con los valores de ubicación geográfica y variables bioclimáticas de las procedencias.

La temperatura media anual, la temperatura máxima y mínima registradas, la precipitación media anual y los grados-día mayores de 5 °C de los sitios de origen de las familias y del sitio de plantación se obtuvieron con el programa ClimateNA v5.3 (Wang et al., 2016). Las variables climáticas reportadas corresponden al periodo 1961 a 2022 (Cuadro 1), mismas que se usaron para obtener las correlaciones.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Supervivencia

Se detectaron diferencias significativas ($P \leq 0.05$) en la supervivencia en los tres periodos de evaluación (Cuadro 2), la cual se mantuvo por encima del promedio reportado como media nacional (36 %) para plantaciones de un año de edad establecidas en México (Burney et al., 2015), al registrarse valores de 84.1 ± 1.4 , 76.1 ± 1.6 y 67.9 ± 1.8 % en promedio a los 8, 10 y 12 meses después de la plantación, respectivamente.

El 97 % de la mortalidad fue debido a sequía y 3 % por ataque de tuzas (*Thomomys umbrinus* Richardson). Lo anterior indica que los riegos de auxilio no fueron del todo eficientes, debido quizá a la elevada temperatura en los meses de estiaje, lo que pudo elevar la tasa de evaporación. El 35 % de las plantas del ensayo (220) fueron atacadas por defoliadores (hormiga arriera, *Atta cephalotes*), aunque se observó rebrote en el 36 % (79) de las plantas afectadas. El 54 % de los brinzales muertos por sequía fueron dañados previamente por el defoliador citado. El 100 % de la mortalidad de las familias de Ahuazotepec, Zacualtípán y Huayacocotla y el 91 % de las plantas muertas de las familias de Aquixtla se debió a la sequía. Las plantas de las familias con mayor daño por defoliador fueron las de Zacualtípán (76 %), mientras que las de Acaxochitlán presentaron el menor daño (55 %). El mayor y menor porcentaje de rebrote se observó en las familias de Aquixtla (40 %) y Zacatlán (26 %).

En dos ensayos de progenies de *Pinus patula* establecidos en dos sitios de Aquixtla, Puebla, México (2600 y 2980 m de elevación) se reportó supervivencia de 66 a 83 % a los cinco años de edad (Morales et al., 2013). Por su parte, Salaya-Domínguez et al. (2012) registraron 73 y 90 % de supervivencia en ensayos en Aquixtla (2930 m) y Acaxochitlán (2200 m), respectivamente, con daño por

Cuadro 1. Valores de ubicación geográfica y variables climáticas de los sitios de procedencia.

Procedencia	Lat (N)	Long (O)	Altitud (msnm)	TMA (°C)	TMáx (°C)	TMín (°C)	PMA (mm)	GD5	IS
Ahuazotepec	20° 04.1'	98° 06.3'	2386	13.9	24.0	3.5	1361	3926	0.05
Pinal de Amoles	21° 07.3'	99° 39.8'	2641	13.7	24.5	2.5	962	3864	0.06
Zacualtipán	20° 37.6'	98° 36.2'	2076	13.4	23.4	4.2	1410	3722	0.04
Acaxochitlán	20° 12.0'	98° 12.9'	2209	14.4	24.4	4.6	1160	4084	0.06
Zacatlán	20° 02.2'	98° 03.1'	2338	13.9	23.9	3.4	1201	3956	0.05
Aquixtla	19° 46.4'	98° 00.8'	2756	12.3	24.3	0.8	777	3506	0.08
Huayacocotla	20° 34.1'	98° 30.6'	2003	13.9	24.0	4.2	1319	3892	0.05
Ensayo	23° 53.6'	104° 33.7'	1898	17.5	29.6	4.5	576	4574	0.11

Lat (N): latitud en el punto central de la procedencia, Long (O): longitud en el punto central de la procedencia, TMA: temperatura media anual, TMáx: temperatura máxima registrada, TMín: temperatura mínima registrada, PMA: precipitación media anual, GD5: grados-día mayor de 5 °C, IS: índice de sequía ($IS = \sqrt{GD5/PPMA}$), Ensayo: Sitio de plantación.

Cuadro 2. Supervivencia promedio (\pm error estándar) de *Pinus patula* por procedencia.

Procedencia	Supervivencia promedio (%)		
	8 meses ($P \leq 0.0059$)	10 meses ($P \leq 0.0001$)	12 meses ($P \leq 0.0001$)
Ahuazotepec	73.3 \pm 5.7 c	65.0 \pm 6.3 c	53.3 \pm 5.3 c
Pinal de Amoles	81.9 \pm 3.7 b	80.9 \pm 3.8 b	74.3 \pm 4.3 b
Zacualtipán	83.3 \pm 4.8 b	80.0 \pm 5.2 b	80.0 \pm 5.2 a
Acaxochitlán	85.5 \pm 3.7 b	85.5 \pm 3.7 a	73.3 \pm 4.6 b
Zacatlán	81.3 \pm 4.5 b	62.6 \pm 5.6 c	58.6 \pm 5.7 c
Aquixtla	88.1 \pm 2.7 b	87.4 \pm 2.8 a	79.2 \pm 3.5 a
Huayacocotla	95.2 \pm 2.1 a	71.4 \pm 4.4 b	57.1 \pm 4.8 c

Medias con letras iguales en las columnas no son estadísticamente diferentes (Tukey, $P \leq 0.05$).

heladas y sequía como las principales causas de mortalidad. Si bien, la supervivencia observada en esta investigación es menor que los valores reportados en aquellos establecidos en el centro de México, debe considerarse que las condiciones a las que fue sometida la especie son contrastantes con respecto a las condiciones de los sitios de origen del germoplasma, dada la distancia geográfica que recorrieron vía migración asistida, particularmente en movimiento latitudinal; sin embargo, una supervivencia mayor de 50 % en plantaciones de especies exóticas al primer año de plantado puede considerarse prometedora (Vázquez-Cisneros *et al.*, 2018).

La mortalidad a los 12 meses de edad es entendible,

dadas las condiciones contrastantes entre el sitio de plantación y el origen de las familias, pues a pesar de haber aplicado riegos de auxilio, las elevadas temperaturas en los meses de estiaje (> 35 °C de abril a julio) pudieron impactar a los brinzales. La sequía y el calor excesivo son causas de proliferación de plagas forestales, pues las masas arbóreas reducen su capacidad de resistencia a agentes bióticos (Lencinas *et al.*, 2021). Aunque no existe registro de ensayos de progenies en Durango, México se han reportado algunas experiencias en el uso de especies exóticas, principalmente *Pinus greggii*. Vázquez-Cisneros *et al.* (2018) obtuvieron 62.4 % de supervivencia en *Pinus greggii* Engelm. ex Parl. var. *greggii* al año de plantado en campo. Por otra parte, Álvarez *et al.* (2018) advirtieron de

la presencia del barrenador de yemas (*Rhyacionia* sp.) en plantaciones de *P. greggii* establecidas en Durango, presencia que aumentó posiblemente por la disminución de la precipitación, lo que incrementó su tasa de mortalidad. Lencinas *et al.* (2021) señalaron que las plagas nativas son agresivas con especies introducidas debido a la poca resistencia que presentan cuando existe debilidad por la falta de agua o bajas temperaturas. En el ensayo de *P. patula* evaluado, la principal causa de mortalidad fue la sequía, particularmente de los brinzales atacados por hormiga arriera, la cual defolia a la planta. Por otra parte, se observó que el rebrote de las plantas se relacionó con su origen; en ese sentido, Aparicio-Rentería *et al.* (2014) observaron mayor capacidad de rebrote en plantas de *P. patula* propagadas por estacas de familias de procedencias de mayor elevación.

Características fenotípicas de las familias de *Pinus patula* evaluadas

Se observaron diferencias significativas ($P \leq 0.05$) en la altura y diámetro de planta en los tres periodos de evaluación (Cuadro 3). Las alturas promedio en cada evaluación fueron de 22.8, 30.7 y 43.9 cm, mientras que los diámetros promedio fueron 5.9, 7.7 y 9.3 mm a los 8, 10 y 12 meses después de la plantación, respectivamente.

Gotore *et al.* (2014) reportaron altura de 0.9 a 1.1 m en plantaciones de *P. patula* al año de plantado en Zimbabwe en dos sitios de 1000 y 1960 m de altitud, con precipitación media anual de 753 y 1524 mm, respectivamente; aunque

no se describe el tamaño inicial ni el método de producción de planta, la altura en dicho estudio fue el doble con respecto a la del presente ensayo, lo que podría deberse principalmente a la baja precipitación del sitio de plantación (296 mm, muy inferior al registro histórico de 576) con respecto al promedio de precipitación del origen de las procedencias (1120 mm). Ante esto, se recomienda el uso de materiales que permitan aumentar el aprovechamiento de la precipitación y reducir los riegos de auxilio, como el uso de hidrogel (Mudhanganyi *et al.*, 2018). Los periodos prolongados de sequía limitan el intercambio de gases y la fijación de CO₂ debido al cierre de estomas y afecta el proceso de fotosíntesis (Ding *et al.*, 2020; Laanisto y Niinemets, 2015), lo que se traduce en mayor asignación de recursos al crecimiento radicular y disminución al de altura (Shao *et al.*, 2008).

Componentes de varianza y control genético

Las varianzas de familias y del error incrementaron con la edad del ensayo en las características de altura y diámetro de planta (Cuadro 4), y se espera que la varianza de familias aumente con el paso del tiempo al diferenciarse el crecimiento entre familias. Se ha documentado aumento similar en las mismas variables en progenies de *Pinus oocarpa* Schiede ex Schltdl. (Fabián-Plesníková *et al.*, 2020) y de *P. patula* (Salaya-Domínguez *et al.*, 2012). La h^2_i en las características de altura y diámetro al cuello de la raíz fueron de bajas (< 0.20) a moderadas (0.20 a 0.50) (White *et al.*, 2007) (Cuadro 4). Los valores de heredabilidad sobre las características de altura y diámetro observados para

Cuadro 3. Valores promedio ± error estándar y comparación de medias de Tukey en altura y diámetro de *Pinus patula* por procedencia.

Procedencia	Tiempo después de la plantación (meses)					
	8		10		12	
	Altura (m) ($P \leq 0.0002$)	Diámetro (mm) ($P \leq 0.0001$)	Altura (m) ($P \leq 0.0001$)	Diámetro (mm) ($P \leq 0.0001$)	Altura (m) ($P \leq 0.0001$)	Diámetro (mm) ($P \leq 0.0222$)
Ahuazotepec	23.7 ± 0.8 c	6.01 ± 0.10 c	32.1 ± 1.6 c	7.55 ± 0.13 b	50.9 ± 2.1 b	9.19 ± 0.23 b
Pinal de Amoles	20.3 ± 0.5 d	6.03 ± 0.07 b	27.6 ± 0.9 d	7.72 ± 0.09 b	36.1 ± 0.8 d	9.52 ± 0.13 a
Zacualtipán	25.2 ± 0.6 b	6.01 ± 0.11 c	35.1 ± 1.3 b	7.56 ± 0.14 b	51.5 ± 1.7 b	9.32 ± 0.14 b
Acaxochitlán	20.6 ± 0.5 d	5.93 ± 0.08 d	30.2 ± 1.0 d	7.46 ± 0.10 c	39.1 ± 1.2 c	9.20 ± 0.12 b
Zacatlán	20.3 ± 0.6 d	5.65 ± 0.10 e	25.7 ± 1.2 e	7.03 ± 0.15 d	39.0 ± 1.4 c	9.11 ± 0.15 c
Aquixtla	19.9 ± 0.4 d	5.89 ± 0.06 d	22.9 ± 0.6 f	7.56 ± 0.07 b	32.4 ± 0.7 e	9.26 ± 0.09 b
Huayacocotla	29.9 ± 0.5 a	6.33 ± 0.06 a	41.4 ± 1.0 a	8.02 ± 0.09 a	58.7 ± 1.3 a	9.53 ± 0.14 a

Medias con letras iguales en las columnas no son estadísticamente diferentes (Tukey, $P \leq 0.05$).

el ensayo son mayores que los reportados por Fabián-Plesníková *et al.* (2020) para altura ($h^2_i = 0.003$) y diámetro de planta ($h^2_i = 0.0$) con un coeficiente de determinación genética de 3, en un ensayo de progenies de *P. oocarpa* a un año de plantado. También son mayores que los reportados para *P. radiata*, donde a los siete años de edad h^2_i fue de 0.08 a 0.13 para altura y de 0.0 a 0.13 para diámetro de planta, con coeficiente de determinación genética de 4 (Mora y Zamudio, 2006), aunque son similares a los obtenidos para *P. ayacahuite* Ehren. var. *ayacahuite* en altura ($h^2_i = 0.31$) y diámetro ($h^2_i = 0.32$) a los tres años de edad con un coeficiente de determinación genética de 3 (Farfán *et al.*, 2002).

Viveros-Viveros *et al.* (2005), en *P. oocarpa* en ensayos de vivero, determinaron una $h^2_i = 0.38$ en altura a los seis meses y $h^2_i = 0.28$ en diámetro de planta a los cinco meses, pero emplearon un coeficiente de determinación genética de 4, lo que pudo sobreestimar la heredabilidad. Estos resultados y los obtenidos en la presente investigación indican un control genético moderado en estas características en especies de pino de rápido crecimiento en edades tempranas. Se observó una tendencia de disminución de la heredabilidad entre los 10 y los 12 meses de edad del ensayo. Se espera que la heredabilidad del ensayo en el presente estudio se incremente conforme aumente la edad de las plantas y se estabilice cuando éstas alcancen un punto de madurez; por ejemplo, Bustillos-Aguirre *et al.* (2018) reportaron a los 7 y 10 años una $h^2_i = 0.16$ (no mayor a la obtenida en edades tempranas) en la altura de progenies de *P. patula*. Por su parte, Farfán *et al.* (2002) observaron aumento con la edad en la heredabilidad de diámetro del fuste de 0.31 a 0.54 en *P. ayacahuite*, lo que se debió, según los autores, al cierre de las copas y a la dominancia de algunos individuos de ciertas familias sobre otros.

Los coeficientes de variación genética aditiva (CV_{GA}) obtenidos para las dos características evaluadas son mayores que los reportados para altura (0.0 a 5.8) y diámetro (0.0 a 3.9) en *P. oocarpa* en diferentes edades (uno a cinco años) (Fabián-Plesníková *et al.*, 2020). Por su parte, Morales *et al.* (2013) reportaron que para *P. patula* el CV_{GA} para altura fue de 6.5 y 9.9 % a los cuatro y cinco años de edad, respectivamente, valores que también fueron superados por el ensayo evaluado en el presente estudio.

La disminución en el CV_{GA} con respecto al aumento en edad (de 10 a 12 meses) podría deberse a que los árboles estaban aún en crecimiento (septiembre) creando disparidades en el desarrollo dentro de cada familia (Fabián-Plesníková *et al.*, 2020; Farfán *et al.*, 2002). Es de esperarse que el CV_{GA} aumente una vez que incremente la diferenciación entre familias por la superioridad en algunas

de sus características (Farfán *et al.*, 2002). Aunque el CV_{GA} permite estimar el potencial en la ganancia genética por selección (Vencovsky, 1987), no sería adecuado el realizar una selección temprana (a un año de edad) hasta tener resultados posteriores de supervivencia y crecimiento. Estos resultados pueden mejorar en futuras evaluaciones del ensayo, pues Cotterill y Dean (1988) indicaron que a corta edad no suele expresarse a plenitud el potencial de crecimiento de cada familia; sin embargo, dada la heredabilidad obtenida, dichos autores mencionaron que se podría mejorar la altura total y el diámetro en 12 y 5 % de la siguiente generación si se selecciona el 10 % de las mejores familias para obtener semilla al cruzar entre ellas.

Correlaciones fenotípicas y genéticas

Las correlaciones fenotípicas fueron relativamente altas a los 8 y 10 meses de edad y moderadas a los 12 meses, mientras que las correlaciones genéticas podrían considerarse altas, todas ellas positivas y con tendencia decreciente con el aumento en edad del ensayo (Cuadro 5). Mayor correlación genética se ha observado en *P. oocarpa* (Viveros-Viveros *et al.*, 2005).

La disminución en las correlaciones con el aumento en edad también ha sido documentada por Bustillos-Aguirre *et al.* (2018), pues observaron una disminución en ambas correlaciones con el aumento en edad de un ensayo de *P. patula*. Esto también fue reportado para *P. oocarpa* (Fabián-Plesníková *et al.*, 2020), al menos para la correlación genética de altura-diámetro, al disminuir de 0.91 a 0.74 entre los tres y cinco años de edad, respectivamente. En ese sentido, es de esperarse que las condiciones poco controladas (sequía y ataque de plagas) causen disminución en la correlación de las características por la afectación sobre su desarrollo (Farfán *et al.*, 2002); aun así, los resultados confirman la elevada correlación que existe entre altura y diámetro en especies de coníferas (Morales *et al.*, 2013).

Correlaciones entre las variables respuesta y las variables climáticas del origen de las familias

Se encontraron correlaciones altas negativas y significativas de la altura a las tres edades evaluadas con la elevación y el índice de sequía; alta y positiva con la temperatura mínima, precipitación media anual de los sitios de origen de las familias, mientras que la supervivencia estuvo correlacionada negativamente con la precipitación y positivamente con el índice de sequía a los 10 y 12 meses de edad (Cuadro 6).

Las correlaciones negativas indican que la altura es menor en las familias de procedencias de mayor elevación.

Cuadro 4. Parámetros de control genético en las características fenotípicas.

Variable (meses de edad)	Parámetro de control genético			
	σ_f^2	σ_e^2	$h_i^2 \pm EE$	CV_{GA} (%)
Altura (8)	0.61	15.70	0.11 ± 0.01	6.5
Altura (10)	8.81	60.61	0.38 ± 0.14	17.2
Altura (12)	6.12	73.38	0.23 ± 0.13	10.4
Diámetro (8)	0.02	0.42	0.20 ± 0.01	4.9
Diámetro (10)	0.07	0.66	0.29 ± 0.11	6.1
Diámetro (12)	0.07	0.93	0.23 ± 0.10	4.5

Dónde: σ_f^2 : varianza de familias, σ_e^2 : varianza del error, $h_i^2 \pm EE$: heredabilidad individual \pm error estándar, CV_{GA} : coeficiente de variación genética aditiva.

Cuadro 5. Correlaciones fenotípicas (r_{pf}) y genéticas (r_g) entre las características fenotípicas.

Correlación	Edad (meses)		
	8	10	12
r_{pf}	0.67	0.68	0.43
r_g	0.87 ± 0.01	0.76 ± 0.10	0.65 ± 0.25

Cuadro 6. Correlaciones de Pearson entre altura y supervivencia con las variables de origen.

Variable del origen de las familias	Altura (m)			Supervivencia (%)	
	8 meses	10 meses	12 meses	10 meses	12 meses
Elevación	-0.50**	-0.70***	-0.73***	NS	NS
Temperatura mínima	0.50**	0.58**	0.63**	NS	NS
Precipitación media anual	0.33**	0.58**	0.69**	-0.45**	-0.45**
Índice de sequía	-0.33**	-0.58**	-0.69**	0.45**	0.45**

** y ***: correlación significativa con $P \leq 0.01$ y ≤ 0.001 , respectivamente; NS: correlación no significativa.

Las poblaciones de sitios más elevados tienen un crecimiento más lento (Sáenz-Romero *et al.*, 2016), lo que les permite tolerar o evitar daños por bajas temperaturas (Ishizuka *et al.*, 2015), situación que confiere capacidad de sobrevivir en condiciones climáticas adversas (Bansal *et al.*, 2016); además, la altura fue mayor en las familias provenientes de sitios con mayor precipitación, lo cual es normal, puesto que las progenies de estas procedencias suelen crecer más rápido que las provenientes de sitios secos; sin embargo, es de esperarse que las familias de procedencias con mayor precipitación presenten una elevada mortalidad al plantarse en sitios secos, situación que se observó en la presente investigación. Ishizuka

et al. (2015) señalaron que las condiciones climáticas, particularmente la precipitación del sitio de origen, influyen de manera importante en el crecimiento de especies forestales.

CONCLUSIONES

La respuesta de *Pinus patula* a sitios de plantación en Durango, México es variable y depende de su origen, se observó mayor supervivencia en las plantas provenientes de mayor elevación y menor precipitación, aunque fueron las que tuvieron menor crecimiento. Las familias evaluadas mostraron variabilidad genética

en las características de altura y diámetro en edades tempranas. Aunque los resultados obtenidos no son concluyentes para realizar selección temprana de familias, son de utilidad para estudios posteriores que evalúen el comportamiento inicial de especies introducidas.

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías (CONAHCYT) por la beca otorgada al primer autor (CVU 561686) en la convocatoria "Estancias Posdoctorales por México 2022(1)".

BIBLIOGRAFÍA

- Álvarez Z. R., M. M. Correa R., J. L. Reyes M. y D. G. Castañeda A. (2018) Insectos en plantaciones de *Pinus greggii*, en Durango, México. *Revista Latinoamericana el Ambiente y las Ciencias* 9:1205-1215.
- Aparicio-Rentería A., S. F. Juárez-Cerrillo y L. R. Sánchez-Velásquez (2014) Propagación por enraizamiento de estacas y conservación de árboles plus extintos de *Pinus patula* procedentes del norte de Veracruz, México. *Madera y Bosques* 20:85-96, <https://doi.org/10.21829/myb.2014.201178>
- Bansal S., C. A. Harrington and J. B. St. Clair (2016) Tolerance to multiple climate stressors: a case study of Douglas-fir drought and cold hardiness. *Ecology and Evolution* 6:2074-2083, <https://doi.org/10.1002/ece3.2007>
- Burney O., A. Aldrete, R. Alvarez R., J. A. Prieto R., J. R. Sánchez V. and J. G. Mexal (2015) México—addressing challenges to reforestation. *Journal of Forestry* 113:404-413, <https://doi.org/10.5849/jof.14-007>
- Bustillos-Aguirre C. V., J. J. Vargas-Hernández, J. López-Upton y G. Ramírez-Valverde (2018) Repetibilidad de parámetros genéticos de las características de ramificación en progenies de *Pinus patula*. *Madera y Bosques* 24:e2411131, <https://doi.org/10.21829/myb.2018.2411131>
- Cotterill P. P. and C. A. Dean (1988) Changes in the genetic control of growth of radiata pine to 16 years and efficiencies of early selection. *Silvae Genetica* 37:138-146.
- Dickerson G. E. (1969) Techniques for research in quantitative animal genetics. In: *Techniques and Procedures in Animal Science Research*. American Society of Animal Science. University of Wisconsin. Madison, Wisconsin, USA, pp:36-79.
- Ding J., E. A. Johnson and Y. E. Martin (2020) Optimization of leaf morphology in relation to leaf water status: a theory. *Ecology and Evolution* 10:1510-1525, <https://doi.org/10.1002/ece3.6004>
- Fabián-Plesniková I., C. Sáenz-Romero, J. Cruz L., M. Martínez-Trujillo y N. M. Sánchez-Vargas (2020) Parámetros genéticos de caracteres de crecimiento en un ensayo de progenies de *Pinus oocarpa*. *Madera y Bosques* 26:e2632014, <https://doi.org/10.21829/myb.2020.2632014>
- Falconer D. y T. F. Mackay (2006) *Introducción a la Genética Cuantitativa*. Acribia. Zaragoza, España. 469 p.
- Farfán V. E. G., J. Jasso M., J. López U., J. J. Vargas H. y C. Ramírez H. (2002) Parámetros genéticos y eficiencia de la selección temprana en *Pinus ayacahuite* Ehren. var. *ayacahuite*. *Revista Fitotecnia Mexicana* 25:239-246, <https://doi.org/10.35196/rfm.2002.3.239>
- Flores G. A. y G. Moctezuma-López (2021) Cosecha de madera de 20 coníferas en zonas de movimiento de germoplasma. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 12:122-140, <https://doi.org/10.29298/rmcf.v12i66.829>
- Gotore T., R. Murepa and W. J. Gapare (2014) Effects of nitrogen, phosphorus and potassium on the early growth of *Pinus patula* and *Eucalyptus grandis*. *Journal of Tropical Forest Science* 26:22-31.
- Ishizuka W., K. Ono, T. Hara and S. Goto (2015) Influence of low- and high-elevation plant genomes on the regulation of autumn cold acclimation in *Abies sachalinensis*. *Frontiers in Plant Science* 6:890, <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00890>
- Laanisto L. and Ü. Niinemets (2015) Polytolerance to abiotic stresses: how universal is the shade-drought tolerance trade-off in woody species? *Global Ecology and Biogeography* 24:571-580, <https://doi.org/10.1111/geb.12288>
- Lencinas M. V., F. J. Zamora y G. J. Martínez P. (2021) Ataque de *Aegorhinus nodipennis* (Curculionidae) en forestaciones y huertas de estancias de Tierra del Fuego: ¿Una invasión incipiente? *Anales del Instituto de la Patagonia* 49:1-8, <https://doi.org/10.22352/AIP202149010>
- Mora F. y F. Zamudio (2006) Variabilidad genética del crecimiento en progenies selectas de *Pinus radiata*. *Ciência Florestal* 16:399-405, <https://doi.org/10.5902/198050981921>
- Morales G. E., J. López U., J. J. Vargas H., C. Ramírez H. y A. Gil M. (2013) Parámetros genéticos de *Pinus patula* en un ensayo de progenies establecido en dos altitudes. *Revista Fitotecnia Mexicana* 36:155-162, <https://doi.org/10.35196/rfm.2013.2.155>
- Mudhanganyi A., H. G. T. Ndagurwa, C. Maravanyika and R. Mwase (2018) The influence of hydrogel soil amendment on the survival and growth of newly transplanted *Pinus patula* seedlings. *Journal of Forestry Research* 29:103-109, <https://doi.org/10.1007/s11676-017-0428-1>
- Ponce-Rodríguez M. C., F. O. Carrete-Carreón, G. A. Núñez-Fernández, J. J. Muñoz-Ramos and M. E. Pérez-López (2021) Keyline in bean crop (*Phaseolus vulgaris* L.) for soil and water conservation. *Sustainability* 13:9982, <https://doi.org/10.3390/su13179982>
- Ramírez P. A. and J. A. Simonetti (2011) Conservation opportunities in commercial plantations: the case of mammals. *Journal for Nature Conservation* 19:351-355, <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2011.06.003>
- Sáenz-Romero C., R. A. Lindig C., D. G. Joyce, J. Beaulieu, J. B. St. Clair y B. C. Jaquish (2016) Migración asistida de las poblaciones forestales para la adaptación de árboles ante el cambio climático. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 22:303-323, <https://doi.org/10.5154/r.rchscfa.2014.10.052>
- Salaya-Domínguez J. M., J. López-Upton y J. J. Vargas-Hernández (2012) Variación genética y ambiental en dos ensayos de progenies de *Pinus patula*. *Agrociencia* 46:519-534.
- SAS Institute (2022) SASv9. The SAS Institute Inc. Cary, North Carolina, USA. 378 p.
- Shao H. B., L. Y. Chu, C. A. Jaleel and C. X. Zhao (2008) Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants. *Comptes Rendus Biologies* 331:215-225, <https://doi.org/10.1016/j.crv.2008.01.002>
- Sorensen F. C. and T. L. White (1988) Effect of natural inbreeding on variance structure in tests of wind-pollination Douglas-fir progenies. *Forest Science* 34:102-118, <https://doi.org/10.1093/forestscience/34.1.102>
- Vallejo R. M. Á. y J. V. Cob U. (2021) Tópicos y perspectivas de la investigación científica sobre el mejoramiento genético de especies perennes en INIFAP. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 12:154-176, <https://doi.org/10.29298/rmcf.v12iEspecial-1.1089>
- Vázquez-Cisneros I., J. A. Prieto-Ruiz, M. Á. López-López, C. Wehenkel, P. A. Domínguez-Calleros y F. E. Muñoz-Sáez (2018) Crecimiento y supervivencia de una plantación de *Pinus greggii* Engelm. ex Parl. var. *greggii* bajo diferentes tratamientos de fertilización. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 24:251-264, <https://doi.org/10.5154/r.rchscfa.2017.05.036>
- Velázquez M. A., G. Ángeles P., T. Llanderal O., A. Román J. y J. V. Reyes H. (2004) Monografía de *Pinus patula*. CONAFOR/Colegio de Postgraduados. México, D. F. 124 p.
- Vencovsky R. (1987) Herança quantitativa. In: *Melhoramento e Produção do Milho no Brasil*. E. Paterniani (ed.). Universidad de São Paulo. Piracicaba, São Paulo, Brasil. pp:122-199.
- Viveros-Viveros H., C. Sáenz-Romero y R. R. Guzmán-Reyna (2005)

- Control genético de características de crecimiento en vivero de plántulas de *Pinus oocarpa*. *Revista Fitotecnia Mexicana* 28:333-338, <https://doi.org/10.35196/rfm.2005.4.333>
- Wang T., A. Hamann, D. Spittlehouse and C. Carroll (2016)** Locally downscaled and spatially customizable climate data for historical and future periods for North America. *PLoS ONE* 11:e0156720, <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0156720>
- White T. L. and G. R Hodge (1989)** Predicting Breeding Values with Applications in Forest Tree Improvement. Kluwer Academic Publishers. Alphen aan den Rijn, The Netherlands. 368 p.
- White T. L., W. T. Adams and D. B. Neale (2007)** Forest Genetics. CABI. Oxford, UK. 682 p.
- Wu H. X. (1999)** Study of early selection in tree breeding. 2. Advantage of early selection through shortening the breeding cycle. *Silvae Genetica* 48:78-83.