

PARÁMETROS GENÉTICOS Y EFICIENCIA DE LA SELECCIÓN TEMPRANA EN *Pinus ayacahuite* EHREN. VAR. *ayacahuite*

GENETIC PARAMETERS AND EFFICIENCY OF EARLY SELECTION ON *Pinus ayacahuite* EHREN. VAR. *ayacahuite*

Emanuel de Guadalupe Farfán Vázquez^{1,2*}, Jesús Jasso Mata¹, Javier López Upton¹,
J. Jesús Vargas Hernández¹ y Carlos Ramírez Herrera¹

¹ Programa Forestal, Instituto de Recursos Naturales, Colegio de Postgraduados. Montecillo, Méx. 56230. Tel: 01(595) 952-0200 Ext 1468, ² Semillas Forestales de Alta Calidad, Tocuila Texcoco, Estado de México. C.P. 56208. Tel y Fax: 01(595) 955-2268. Correos electrónicos: efarfanv@avantel.net, jjama@colpos.mx, uptonj@colpos.mx, vargashj@colpos.mx

*Autor responsable

RESUMEN

Con el propósito de evaluar la eficiencia de la selección temprana en *Pinus ayacahuite* Ehren. var. *ayacahuite*, se estimó el control genético en el crecimiento en altura y diámetro de los árboles en edades de 3 a 13 años, así como las correlaciones genéticas edad-edad en un ensayo con 42 familias de polinización libre. En el ensayo se incluyeron dos grupos de poblaciones, un grupo del Sur de México y otro de Centroamérica. En ambas características se presentó una amplia variación genética, tanto entre grupos como entre familias dentro de grupos. La heredabilidad individual para la altura total y el diámetro a la base del fuste varió de 0.31 a 0.54 con la edad, y a nivel de familia, de 0.71 a 0.83. Además se encontró una fuerte correlación genética entre la altura y el diámetro a la base ($r_{Gxy} = 0.90$) a los 13 años de edad, por lo que al utilizar la altura o el diámetro como criterio de selección a esa edad, se obtiene prácticamente la misma respuesta. Las correlaciones genéticas edad-edad para las características evaluadas a diferentes edades (3, 4, 5 y 13 años) fueron altas en general y ascendentes con el tiempo (de 0.72 a 0.78 para altura y de 0.75 a 0.85 para el diámetro). Debido a lo anterior, la selección temprana (a los 3 años de edad) tendría una eficiencia cercana a 60 % con respecto a la respuesta de la selección directa a los 13 años de edad.

Palabras clave: *Pinus ayacahuite*, ensayo de progenies, heredabilidad, correlación genética, correlación edad-edad.

SUMMARY

To evaluate the efficiency of early selection in *Pinus ayacahuite* Ehren. var. *ayacahuite*, genetic control and age-age genetic correlations for total height and diameter at ground level were assessed on trees at ages 3 to 13 years. Populations from southern Mexico and from Central America, with a total of 42 open-pollinated families were included in this trial. Both traits showed broad genetic variation between groups of populations and among families within groups. Individual-tree heritability for height and ground-leaves diameter ranged from 0.31 to 0.54, whereas family heritability ranged from 0.71 to 0.83, both increasing with age. At age 13, height and diameter showed a strong genetic correlation ($r_{Gxy} = 0.90$), so that any of them could be used as selection criterion for growth. Age-age correlations for both traits were high and increased with age (they ranged from 0.72 to 0.78 for height and 0.75 to 0.85 for diameter at ground level). These results suggest that early selection (at 3 years of age) would be

about 60 % as efficient as the response from direct selection at age 13.

Index words: *Pinus ayacahuite*, progeny test, heritability, genetic correlation, age-age genetic correlation.

INTRODUCCIÓN

Pinus ayacahuite Ehren. var. *ayacahuite* se distribuye desde Guatemala, Honduras y El Salvador hasta la región central de México; crece en suelos profundos, húmedos y bien drenados, en elevaciones que van de 1 800 msnm en México hasta 3 200 msnm en Centroamérica (Perry, 1991). Aunque las poblaciones naturales no forman masas puras, esta especie tiene potencial económico para utilizarse en plantaciones comerciales, debido a su alta tasa de crecimiento, buena calidad de la madera y su resistencia a plagas y enfermedades. En una plantación sin manejo silvícola establecida en el Estado de México se estimó un crecimiento anual similar al de otras especies del género *Pinus* de la región, pero con menor incidencia de enfermedades (Caballero y Zerecero, 1972). Además, la madera de *P. ayacahuite* tiene amplia demanda y mayor precio que la de otras especies de pino (Huerta, 1978), porque presenta características deseables en productos sólidos por lo que se utiliza también como pasta para papel y como madera aserrada, en la elaboración de lápices, muebles y marcos para puertas y ventanas (Donahue *et al.*, 1991).

Pinus ayacahuite var. *ayacahuite* ha sido utilizado en varios ensayos genéticos con el propósito de evaluar su potencial adaptativo y productivo en diferentes regiones geográficas (Wright *et al.*, 1996). Se han establecido varios ensayos de procedencias-progenie con ésta y otras especies de pinos en Brasil, Colombia y Sudáfrica (Donahue *et al.*, 1991). En uno de estos ensayos, establecido en Peñas Negras, Colombia, se encontraron volúmenes promedio

por árbol de 0.015 a 0.039 m³ a los 8 años de edad, con una productividad similar a la de *P. oocarpa* Schiede ex Schltdl. a la misma edad (Wright *et al.*, 1996). *Pinus ayacahuite* es susceptible a la competencia con pastos durante las primeras fases de desarrollo, pero al controlar esa competencia su tasa de crecimiento aumenta en forma notoria.

Los ensayos de procedencias-progenie permiten apoyar programas de conservación de recursos genéticos a mediano y largo plazo, estimar los componentes genéticos y ambientales de la variación fenotípica entre árboles de diferentes localidades y sirven como base para iniciar programas de mejoramiento genético forestal (Zobel y Talbert, 1988). Sin embargo, uno de los problemas asociados al mejoramiento genético de árboles forestales es el tiempo requerido para su evaluación, debido a la longevidad de estas especies. Una opción para acelerar este proceso es utilizar la selección temprana, que consiste en seleccionar genotipos con base en una característica que se manifiesta a edades jóvenes, con el fin de mejorar una característica en edades posteriores (Vargas-Hernandez y Adams, 1992).

Aunque la selección temprana se puede emplear con diferentes propósitos, el más común es para acortar el intervalo entre generaciones y con ello reducir el ciclo de mejoramiento (Wu, 1999). La eficiencia de la selección temprana depende de los parámetros genéticos de las características involucradas, incluyendo su heredabilidad y la correlación genética entre ellas. 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. Además, con la selección temprana la respuesta por unidad de tiempo podría ser mayor, debido a la reducción en el periodo de evaluación, como se ha demostrado en diferentes especies de pino (Lambeth, 1980; White *et al.*, 1993; Wu, 1999).

Debido a la amplia distribución geográfica de *Pinus ayacahuite* var. *ayacahuite* en forma natural, se espera que exista una amplia variación genética en características de importancia económica y adaptativa. En 1987 se estableció un ensayo de procedencias-progenie con esta especie en Zacualpan, Ver. En ese ensayo se incluyó un total de 42 progenies con material procedente de Centroamérica y del sur de México, con el propósito de evaluar la capacidad de adaptación de esta especie a las condiciones ambientales de la región, e iniciar un programa de selección. En este trabajo se analiza la información obtenida hasta los 13 años de edad con los objetivos específicos de (1) estimar el nivel de control genético en las características de crecimiento de los árboles a diferentes edades y (2) determinar las co-

rrelaciones genéticas edad-edad y la eficiencia de la selección temprana para estas características.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material biológico

El ensayo se estableció con semilla de polinización libre colectada de 42 árboles (familias de hermanos maternos) de seis poblaciones naturales de Centroamérica y del sur de México (Cuadro 1). La Cooperativa de Recursos de Coníferas de América Central y México "CAMCORE", efectuó la colecta de semilla de 1982 a 1984; la siembra de cada lote de semilla (familia) se efectuó en 1985. Cuando las plantas tenían 16 meses de edad se establecieron en campo, en el Ejido Canalejas de Otates, municipio de Zacualpan, Ver. (20°25' L.N. y 98°23' L.W.). El sitio del ensayo se encuentra a una elevación de 2 250 msnm, con una temperatura media anual de 13.0 °C y una precipitación promedio anual de 2 000 mm; el suelo es arcillolimoso y la pendiente de 15 % con exposición sur. La plantación se hizo en un diseño de bloques al azar con 10 repeticiones con un arreglo en parcelas divididas, ubicando las procedencias en las parcelas grandes y las familias en las parcelas chicas. Se utilizaron unidades experimentales de cuatro árboles por familia en hilera, plantados a un espaciamiento de 2 x 2 m. Se plantaron dos hileras de árboles como franja de protección en todo el perímetro del ensayo para asegurar una competencia uniforme entre plantas. En los primeros cuatro bloques se incluyeron todas las familias; sin embargo, debido a problemas en la disponibilidad de plantas de algunas familias, en los bloques 5 y 6 sólo se incluyeron 38 de ellas, en los bloques 7 y 8 se plantaron 34 familias y en los dos últimos bloques sólo 32 familias. A los 13 años de edad se tenía una supervivencia de 83.5 % en todo el ensayo.

Cuadro 1. Procedencias y progenies de *Pinus ayacahuite* Ehren. var. *ayacahuite* de México y Centroamérica, establecidas en Canalejas de Otates, Ver.

Procedencia	Latitud/ longitud	Elevación (msnm)	Precipit. (mm/año)	Temp. media (°C)	Fami- lias (núm.)
Plan del Rancho, Oco- tepeque; Honduras	14°25'N/ 89°08'O	2100-2700	1269	—	5
Chuipachec, Totonic- pan; Guatemala	14°56'N/ 91°21'O	2500-2730	969	15.0	7
Palestina, Quetzalte- nango; Guatemala	14°56'N/ 92°18'O	2580-2720	868	15.0	4
El Porvenir, Chiapas; México	15°25'N/ 92°20'O	2645-2760	2032	14.4	12
Buena Vista, Chiapas; México	16°31'N/ 92°14'O	2290-2375	1238	16.9	8
Arcotete, Chiapas; México	16°44'N/ 92°33'O	2290-2350	1238	17.0	6

Variables evaluadas y análisis estadístico

En 1990, 1991, 1992 y 2000, se midieron la altura total del árbol con una pértiga graduada en cm y el diámetro en la base del fuste con un vernier digital (a los 3, 4 y 5 años de edad) o con una cinta diamétrica (a los 13 años de edad). El análisis estadístico inicial (Farfán, 2001) mostró que las procedencias se separaron en dos grupos con base en las diferencias de crecimiento en altura y diámetro. En el primer grupo se incluyeron las procedencias de Centroamérica y en el segundo grupo las del sur de México. Esto permitió aumentar el número de familias dentro de cada grupo a 16 y 26, respectivamente. De acuerdo con Cotterill (1990), el número mínimo de familias por procedencia debe ser de 5 a 10. El análisis estadístico de las variables de crecimiento se basó en el siguiente modelo lineal:

$$Y_{ijkl} = \mu + B_i + G_j + BG_{ij} + F(G)_{kj} + BF(G)_{ikj} + \varepsilon_{(ijkl)} \quad (1)$$

donde: Y_{ijkl} es el valor observado del l -ésimo individuo de la k -ésima familia, dentro del j -ésimo grupo, en el i -ésimo bloque (repetición); μ es la media poblacional; B_i es el efecto del i -ésimo bloque; G_j es el efecto del j -ésimo grupo; BG_{ij} es el efecto de la interacción del i -ésimo bloque con el j -ésimo grupo; $F(G)_{kj}$ es el efecto de la k -ésima familia dentro del j -ésimo grupo; $BF(G)_{ikj}$ es el efecto de la interacción entre el i -ésimo bloque y la k -ésima familia dentro del j -ésimo grupo (o efecto de parcela); $\varepsilon_{(ijkl)}$ es el error de muestreo (árboles dentro de parcelas) $\varepsilon_{(ijkl)} \sim \text{NID}(0, \sigma^2_e)$; $i = 1, 2, \dots, 10$; $j = 1, 2$; $k = 1, 2, \dots, n$; $l = 1, 2, \dots, m$; donde n representa el número de familias por grupo y m representa el número de árboles vivos por parcela (1-4).

Con el propósito de estimar los componentes de varianza entre grupos y entre familias dentro de grupos y su contribución a la varianza fenotípica total, todos los factores en el modelo se consideraron de efectos aleatorios, excepto el factor bloque, ya que los parámetros son estimados para esta población. Posteriormente, con el propósito de estimar heredabilidades y otros parámetros genéticos, el factor grupos se consideró de efectos fijos. En todos los análisis se utilizó el paquete estadístico SAS (SAS Institute, 1988) con el procedimiento PROC MIXED que usa el método de máxima verosimilitud restringida o REML, y se utilizó la opción Satterthwaite para determinar los grados de libertad correctos para los diseños en parcelas divididas (Littell *et al.*, 1996).

De acuerdo con Falconer y Mackay (1996), la polinización libre genera familias de medios hermanos por árbol, por lo que el componente de varianza de familias dentro de grupos ($\sigma^2_{f(g)}$), representa $1/4$ de la varianza genética

aditiva (σ^2_A). Esta aseveración supone que los padres no están emparentados y que la endogamia es cero. Esto por lo general no se cumple en especies forestales, ya que la correlación intraclase de hermanos obtenidos por polinización libre generalmente es mayor de $1/4$ (Squillace, 1974), lo que generaría una sobreestimación de la varianza aditiva (σ^2_A) y, por tanto, de la heredabilidad y de las ganancias genéticas esperadas (Namkoong, 1966). Por lo anterior, se empleó un coeficiente de determinación genética de 3 para el cálculo de la varianza genética aditiva, suponiendo que la correlación genética entre hermanos obtenidos por polinización libre es de 0.33. Con los componentes de varianza obtenidos se estimaron las heredabilidades en sentido estricto, tanto a nivel individual (h^2_i) como de las medias de familia (h^2_f), con las siguientes ecuaciones:

$$h^2_i = 3 \sigma^2_{f(g)} / [\sigma^2_{f(g)} + \sigma^2_{pl} + \sigma^2_e] \quad (2)$$

$$h^2_f = \sigma^2_{f(g)} / [(\sigma^2_{f(g)} + (\sigma^2_{pl}/b) + (\sigma^2_e/kb))] \quad (3)$$

donde: $\sigma^2_{f(g)}$ es la varianza de familias dentro de grupos; σ^2_{pl} es la varianza de parcelas; σ^2_e es la varianza dentro de parcelas; b es la media armónica del número de repeticiones para cada familia; y k es la media armónica del número de árboles por parcela. En este caso, b fue igual a 8.19 en todas las edades, y k fue igual a 3.44, 3.25, 3.24 y 3.03 a los 3, 4, 5 y 13 años de edad, respectivamente.

También se estimaron las correlaciones genéticas y fenotípicas entre la altura y el diámetro medidas a una misma edad y entre la misma variable registrada a diferentes edades (correlación edad-edad). Debido a la heterogeneidad de varianzas entre fechas y bloques, las variables altura y diámetro a la base se estandarizaron dividiendo cada observación entre la raíz cuadrada de su respectiva varianza total para cada combinación fecha-bloque (Hodge *et al.*, 1996). Para obtener las correlaciones genéticas (r_{GXY}) entre pares de variables se utilizó la fórmula:

$$r_{GXY} = \sigma_{fXY} / \sigma_{fX} \sigma_{fY} \quad (4)$$

donde: σ_{fXY} es la covarianza de familias entre X e Y; y σ_{fX} y σ_{fY} son las desviaciones estándares de familias para las variables X e Y. σ_{fXY} se estimó como:

$$\sigma_{fXY} = [\sigma^2_{f(X+Y)} - (\sigma^2_{fX} + \sigma^2_{fY})]/2 \quad (5)$$

donde: $\sigma^2_{f(X+Y)}$ es la varianza de familias de la variable X + Y; σ^2_{fX} es la varianza de familias de la variable X; y σ^2_{fY} es la varianza de familias de la variable Y. Las correlaciones fenotípicas entre cada par de variables se estimaron con base en el coeficiente de correlación de Pearson, usando las variables estandarizadas.

La respuesta esperada a la selección (R_y) o ganancia genética se estimó con la siguiente ecuación (Falconer y Mackay, 1996):

$$R_y = 2 i h_y^2 \sigma_{Py} \quad (6)$$

donde: i es la intensidad de selección; h_y^2 es la heredabilidad en sentido estricto de la característica Y ; y σ_{Py} es la desviación estándar fenotípica de Y . Esta ecuación supone que los árboles seleccionados serán clonados y establecidos en un huerto semillero, de donde se obtendrá posteriormente la semilla para el establecimiento de las plantaciones. La intensidad de selección (i) fue 1.4, equivalente a seleccionar 20 % de los mejores árboles dentro de cada grupo de poblaciones para la característica deseada (Falconer y Mackay, 1996). La respuesta esperada se obtuvo también en porcentaje, al dividir el valor absoluto de R_y entre la media de la población original. Para el cálculo de la respuesta indirecta a la selección (R_{Cy}) se empleó la fórmula (Falconer y Mackay, 1996):

$$R_{Cy} = 2 i h_x h_y r_{Gxy} \sigma_{Py} \quad (7)$$

donde: i es la intensidad de selección; h_x es la raíz cuadrada de la heredabilidad de la variable X (a los 3, 4 o 5 años de edad); h_y es la raíz cuadrada de la heredabilidad de la variable Y (a los 13 años de edad); r_{Gxy} es la correlación genética entre las variables X e Y ; y σ_{Py} es la desviación estándar fenotípica de la variable Y (a los 13 años de edad).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Componentes de varianza

Se encontró una variación altamente significativa en la altura y diámetro de los árboles, tanto a nivel de grupos como de familias dentro de grupos, en todas las edades evaluadas. A los tres años de edad, el grupo de poblaciones de México presentó una altura y un diámetro promedio 15.3 % mayor que el grupo de poblaciones de Centroamérica; a los 13 años las diferencias eran de 18.8 % a favor de las mismas poblaciones. Como era de esperarse, a pesar de las diferencias notorias entre grupos, la mayor variabilidad se presentó dentro de parcelas (σ_e^2) en ambas variables, aportando entre 50 y 65 % de la variación total en los diferentes años de medición (Cuadro 2), valores similares a los obtenidos en otras especies forestales (Reimenschneider, 1988; Magnussen y Yeatman, 1990). Esto indica que existe un amplio nivel de variación entre árboles dentro de las familias, lo que permitiría hacer selección dentro ellas. Sin embargo, el éxito de esta selección depende de que las diferencias observadas entre árboles dentro de parcelas

tengan un origen genético. Desde el punto de vista teórico se sabe que en familias de medios hermanos una porción importante de la varianza aditiva se encuentra entre los árboles de la misma familia, pero las diferencias entre árboles de la misma parcela también puede tener origen ambiental. La contribución porcentual de la varianza entre árboles dentro de parcelas (σ_e^2) disminuyó con la edad en las dos características de crecimiento evaluadas (Cuadro 2). Esta misma tendencia se encontró en *P. virginiana* Mill. entre los 1 y 8 años de edad (Meir y Goggans, 1977).

Cuadro 2. Componentes de varianza de grupos (σ_g^2), familias dentro de grupos ($\sigma_{f(g)}^2$), entre parcelas (σ_{pl}^2) y dentro de parcelas (σ_e^2) para altura y diámetro a la base a diferentes edades, en un ensayo de *Pinus ayacahuite* Ehren. var. *ayacahuite*.

	Edad (años)	Componentes de varianza (%)			
		σ_g^2	$\sigma_{f(g)}^2$	σ_{pl}^2	σ_e^2
Altura	3	19.88	8.36	9.70	62.06
	4	19.37	10.14	6.63	63.86
	5	18.65	10.99	7.73	62.63
	13	32.25	11.82	5.90	50.03
Diámetro	3	14.87	9.12	10.36	65.65
	4	15.05	10.16	9.21	65.57
	5	19.36	10.55	7.11	62.98
	13	32.67	12.31	3.62	51.40

La variabilidad entre parcelas (σ_{pl}^2) presentó un patrón similar al observado para σ_e^2 , aunque en este caso la contribución porcentual fue más baja en todas las edades consideradas (Cuadro 2). Esto implica que al aumentar la edad de los árboles, las diferencias entre árboles dentro de parcelas y entre parcelas disminuyen; es decir, se reduce el "ruido" (error) ambiental en la medición.

A diferencia de los componentes anteriores, la varianza entre familias dentro de grupo ($\sigma_{f(g)}^2$) se mantuvo relativamente estable con la edad en las dos variables evaluadas. Esto quizás se deba a que aún no se ha establecido una competencia plena entre las parcelas asociada con el cierre de copas de los árboles. En otros estudios (Nienstaedt y Reimenschneider, 1985; Svensson *et al.*, 1999) se ha encontrado que después del cierre de copas generalmente aumentan las diferencias entre familias, ya que las que llevan ventaja en crecimiento empiezan a dominar a las de menor tamaño. Por tanto, se espera que en los próximos años aumente la variabilidad entre las familias de *P. ayacahuite* en este ensayo, debido a la mayor competencia por el espacio de crecimiento, lo que ocasionaría que las familias aumenten sus diferencias en altura y diámetro.

El componente de varianza entre grupos (σ_g^2) para altura total y diámetro a la base del fuste aumentó con la edad, lo que indica que las procedencias (agrupadas) se van diferenciando más al pasar el tiempo, por lo que aumenta su contribución a la variabilidad total. En síntesis, la

variación entre grupos de procedencias resultó mayor que la variación de familias en el crecimiento de los árboles, por lo que se deberá dar énfasis en la selección de la procedencia (o población) más apropiada y después seleccionar las mejores familias dentro de ésta.

Control genético del crecimiento en altura y diámetro

Las dos variables de crecimiento (altura y diámetro) presentaron un control genético moderado y similar entre ellas. En ambos casos se observó un incremento gradual en el control genético asociado con la edad de los árboles, con valores de heredabilidad individual cercanos a 0.30 a los tres años de edad, hasta valores mayores de 0.50 a los 13 años de edad (Cuadro 3). La heredabilidad de las medias de familia fue mayor que la heredabilidad individual (entre 60 y 120 % mayor), con un comportamiento similar a ésta, tanto entre variables como con respecto a la edad de los árboles (Cuadro 3). Los valores estimados de la heredabilidad en *Pinus ayacahuite* son similares a los encontrados para estas mismas variables en otras especies de coníferas, como en *P. caribaea* Morelet (Otegbeye, 1988). En cuanto al patrón del control genético asociado con la edad, Johnson *et al.* (1997) también encontraron una tendencia creciente en *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco hasta la edad de 25 años. Similarmente Dean *et al.* (1986) encontraron un incremento en la heredabilidad entre los 4 y los 11 años de edad en *Pinus caribaea* var. *hondurensis* Barr. *et* Golf., que atribuyen al aumento de la competencia intergenotípica conforme aumenta el tamaño de los árboles, lo que acentuó las diferencias entre familias.

Cuadro 3. Valores medios, varianza fenotípica total (σ_p^2) y de familias (σ_{pf}^2), varianza aditiva (σ_A^2) y heredabilidades individuales (h^2_i) y de familias (h^2_f), de la altura y diámetro a la base del fuste a diferentes edades, en un ensayo de *Pinus ayacahuite* Ehren. var. *ayacahuite*.

Variable	Edad (años)	Media	σ_p^2	σ_{pf}^2	σ_A^2	h^2_i	h^2_f
Altura	3	1.72 m	0.233	0.034	0.073	0.31	0.71
	4	2.30 m	0.304	0.050	0.115	0.38	0.76
	5	3.38 m	0.490	0.086	0.199	0.40	0.77
	13	7.48 m	1.460	0.314	0.764	0.52	0.81
Diámetro	3	4.0 cm	0.803	0.120	0.258	0.32	0.71
	4	6.2 cm	1.511	0.245	0.542	0.36	0.74
	5	8.9 cm	3.676	0.628	1.442	0.39	0.76
	13	18.4 cm	22.479	4.951	2.333	0.55	0.83

Los valores obtenidos para *P. ayacahuite* en este estudio son ligeramente mayores a los valores mostrados por Cornelius (1994), quien al comparar datos de 67 estudios con especies forestales encontró una heredabilidad promedio de 0.28 para altura y de 0.23 para diámetro. En otros estudios es común encontrar que la precisión en la estimación del control genético de estas características varía grandemente de un sitio a otro; por ejemplo, en *P. caribaea* a los 6 años de edad se estimó una heredabilidad de

0.79 y de 0.27 para altura y diámetro, en un sitio, mientras que en otro los valores estimados fueron de 0.66 y 0.59, respectivamente (González y Pérez, 1980).

Correlaciones genéticas y fenotípicas entre características

Las correlaciones genéticas estimadas entre las características evaluadas fueron más elevadas que las respectivas correlaciones fenotípicas, lo cual es consistente con los resultados obtenidos en otras especies leñosas (Riemensneider, 1988; Gwaze *et al.*, 1997). Como era de esperarse, la correlación genética entre la altura total y el diámetro a la base del fuste a los 13 años de edad ($r_G = 0.90$) resultó muy alta y positiva (Cuadro 4). Esto indica que si se selecciona con base en el diámetro a la base del fuste, también se obtendrá una respuesta correlacionada elevada en la altura de los árboles. El uso del diámetro como criterio de selección es más apropiado que la altura debido a que la primera variable es más fácil y precisa de medir, especialmente cuando se trata de árboles mayores a 5 m, que requieren una regla telescópica o clinómetro para medirse. En un análisis previo, (Farfán, 2001) encontró que la correlación genética entre la altura y el diámetro a 1.30 m a los 13 años de edad también es muy elevada ($r_G = 0.94$), así como entre el diámetro medido a la base del fuste y a 1.30 m de altura ($r_G = 0.90$). Esto muestra que todas estas variables están estrechamente relacionadas entre sí, debido a que son interdependientes.

Cuadro 4. Correlaciones genéticas (r_{Gxy}) y fenotípicas (r_p) estimadas entre la altura y el diámetro a la base del fuste a diferentes edades, en un ensayo de *Pinus ayacahuite* Ehren. var. *ayacahuite*.

Variable (X)	(Y)	r_{Gxy}	r_p
Altura 13 (ALT)	DB13	0.90	0.71
	ALT3 [†]	0.77	0.30
	ALT4 [†]	0.72	0.31
	ALT5 [†]	0.78	0.32
Diámetro 13 (DB)	DB3 [†]	0.75	0.40
	DB4 [†]	0.83	0.45
	DB5 [†]	0.85	0.52

[†] Correlación genética edad-edad.

Las correlaciones genéticas edad-edad obtenidas para las dos características (altura y diámetro) evaluadas a los 13 años, con respecto a las mediciones efectuadas a los 3, 4 y 5 años de edad, fueron altas en general y ascendentes con el tiempo (Cuadro 4). De esta manera, para las dos características consideradas, la selección de los árboles o familias se podría hacer desde los 3 años de edad. La Cooperativa de Mejoramiento Genético del Sureste de los E.U.A. (CFGRP) realiza selecciones de los mejores genotipos de *P. elliotii* var. *elliotii* Engelm. a los 8 años de edad, lo cual equivale a un tercio del turno para la producción de pulpa para papel (White *et al.*, 1993). Un turno

apropiado para la producción de madera aserrada para *P. ayacahuite* en la región donde se estableció el ensayo, es de alrededor de 40 años. Una tercera parte de ese turno equivale a 13 años de edad, por lo que se podría establecer que ésta es la edad base de selección para esta especie.

Si se considera imperativo maximizar la respuesta genética a la selección por unidad de tiempo, entonces es importante evaluar la posibilidad de hacer selección en edades tempranas (Lambeth, 1980). Dado que las correlaciones genéticas edad-edad son altas en esta especie, se podría reducir notablemente la duración del ciclo de mejoramiento genético. Este ensayo de *P. ayacahuite* deberá evaluarse en edades posteriores para determinar, entre otros aspectos, si hay una correlación genética elevada entre el crecimiento a los 13 años y a la edad del turno (40 años). Sin embargo, dado que existe una correlación genética fuerte entre el crecimiento en edades juveniles (3 a 5 años) y el crecimiento a los 13 años de edad, es posible que evaluaciones efectuadas en edades juveniles permitan estimar con suficiente precisión el desarrollo de los mejores genotipos al final del turno. De hecho, existe un gran interés a nivel internacional por reducir el tiempo de los ensayos genéticos con el uso de pruebas de manejo intensivo (López *et al.*, 1999), mediante reducción del espaciamiento de la plantación para acelerar el cierre de copas y la competencia entre genotipos (Li *et al.*, 1992; Woods *et al.*, 1995).

Eficiencia de la selección temprana

Si se seleccionaran 20 % de los árboles con base en la altura a los 13 años de edad se esperaría un aumento de 23.4 % en la altura promedio de los árboles a esa edad en la siguiente generación; al mismo tiempo, esto ocasionaría un aumento de 34.6 % en el diámetro en la base de los árboles a los 13 años de edad (Cuadro 5). Si en lugar de la altura se utiliza el diámetro a esa misma edad como criterio de selección, se obtendría prácticamente la misma respuesta en altura (21.7 %) y en diámetro (39.6 %) a los 13 años de edad (Cuadro 5). Desde el punto de vista de productividad, lo que interesa es el volumen de madera; sin embargo, dado que el volumen del fuste es una función de la altura y el diámetro de los árboles, podemos esperar que en ambos casos se obtenga un incremento similar en volumen de madera en la población seleccionada. Si esto es cierto sería recomendable hacer la selección de los árboles con base únicamente en el diámetro, ya que en *P. ayacahuite* esta variable es más fácil y rápida de medir a los 13 años de edad.

Cuadro 5. Respuesta directa e indirecta esperada en valores absolutos (R) y relativos (%) para la altura y diámetro a la base del fuste a los 13 años de edad, al utilizar criterios de selección a diferentes edades, en un ensayo de *Pinus ayacahuite* Ehren. var. *ayacahuite*.

Criterio de selección	Edad	Respuesta esperada ⁺			
		Altura (13)		Diámetro (13)	
		R(m)	%	R(cm)	%
Altura	13	1.76	23.4	6.38	34.6
	3	1.04	14.0	4.19	22.7
	4	1.08	14.4	4.41	24.0
	5	1.21	16.2	4.80	26.1
Diámetro	13	1.62	21.7	7.30	39.6
	3	0.75	10.0	4.18	22.7
	4	0.88	11.7	4.88	26.5
	5	0.99	13.1	5.25	28.5

⁺ Respuesta esperada al seleccionar el 20 % ($i=1.40$) superior de individuos en la población.

La selección temprana (a 3, 4 y 5 años), ya sea con base en la altura o en el diámetro a la base del fuste también sería bastante eficiente para mejorar estas características a los 13 años de edad. Por ejemplo, la selección con base en la altura a los 3 años produciría en la siguiente generación un aumento de 14 % en la altura promedio y de 22.7 % en el diámetro a los 13 años de edad (Cuadro 5), lo cual representa eficiencias de alrededor de 60 % con respecto a la respuesta esperada si la selección se hiciera hasta los 13 años de edad. Si la selección temprana (a los 3 años de edad) se hace con base en el diámetro a la base del fuste, la eficiencia se reduce ligeramente (a valores entre 57 y 60 %), pero sigue siendo aceptable, considerando el ahorro en el tiempo de evaluación del ensayo. Retrasar la selección temprana hasta los 5 años de edad permitiría aumentar la eficiencia de ésta a valores de 60-70 % con respecto a la selección directa a los 13 años de edad.

Los datos anteriores muestran que en este ensayo la selección temprana para altura y diámetro del árbol sería relativamente eficiente en *Pinus ayacahuite*. Si el ciclo de mejoramiento genético es de 13 años, se obtendría una reducción de más de la mitad del periodo, ya que la ganancia esperada por unidad de tiempo con la selección temprana a los 3 años sería mayor que con la selección a los 13 años de edad. Adicionalmente, al reducir el periodo de evaluación se tendrían ahorros económicos importantes en los costos de mantenimiento y medición de los ensayos de campo.

Dado que la eficiencia de la selección temprana fue similar al utilizar como criterio de selección a la altura o al diámetro en la base del fuste, sería indistinto utilizar cualquiera de estas variables, ya que a los 3 años de edad no hay mucha diferencia en la facilidad y costos de medición de estas variables. Incluso se podría considerar el utilizar ambas variables en forma conjunta, en una función que permita estimar el volumen de madera del árbol, que es la

variable de productividad que realmente interesa. En un análisis de optimización de la edad de selección en *Pseudotsuga mensiezii* se encontró que la máxima ganancia esperada por año para altura se obtienen cuando la selección se realiza a los 10 años de edad, y para el diámetro cuando la selección se efectúa a los 13 años de edad (Johnson *et al.*, 1997). Sin embargo, en esa especie la tasa de crecimiento es mucho menor que en *P. ayacahuite*, por lo que es lógico esperar que en esta especie la edad óptima de la selección sea menor que en aquella. Frecuentemente se encuentra que las ganancias genéticas en edades jóvenes están altamente correlacionadas con las ganancias obtenidas a la edad de rotación (White *et al.*, 1993; Gwaze *et al.*, 1997; Wu, 1999); aún así, es necesario investigar más al respecto.

CONCLUSIONES

Se encontró una variación significativa entre los grupos de procedencias en el crecimiento en altura y diámetro de los árboles, la cual aumentó con la edad de la plantación. Las procedencias del Sur de México tuvieron un mayor crecimiento que las originarias de Centroamérica. La varianza de familias dentro de grupos también aumentó con la edad pero en una proporción muy pequeña. Las heredabilidades para altura y diámetro a la base del fuste fueron moderadas y similares entre sí en este estudio, aunque en ambos casos dichas heredabilidades aumentaron ligeramente con la edad de la plantación.

La correlación genética entre la altura y diámetro a la base del fuste a los 13 años de edad fue muy elevada ($r_G = 0.90$). Esto permite elegir la variable más fácil de medir, (por ejemplo, el diámetro del fuste en lugar de la altura) para hacer la selección de los individuos o familias con mayor crecimiento. Las altas correlaciones edad-edad entre la evaluación a los 13 años y a los 3, 4 y 5 años hacen factible seleccionar en edades tempranas tanto para altura como para el diámetro a la base del fuste, con un riesgo mínimo de eliminar individuos con desempeño superior a los 13 años de edad. Esta posibilidad se deberá corroborar con evaluaciones cercanas al turno para la especie.

BIBLIOGRAFÍA

Caballero D M, G A Zerecero (1972) Estudio de una Plantación Comercial de Coníferas. S.F. Unidad Industrial de Explotación Forestal San Rafael, Edo. de México. Boletín No. 2. 109 p.
 Cornelius J (1994) Heritabilities and genetic coefficients of variation in forest trees. Can. J. For. Res. 24: 372-379.
 Cotterill P P (1990) Short note: Numbers of families and progeny required for provenance testing. Silvae Gen. 39(2): 82-83.
 Dean C A, P P Cotterill, R Eiseman (1986) Genetic parameters and gains expected from selection in *Pinus caribaea* var. *hondurensis* in Northern Queensland, Australia. Silvae Gen. 35(5-6): 229-236.

Donahue J K, W S Dvorak, E A Gutiérrez (1991) The distribution, ecology, and gene conservation of *Pinus ayacahuite* and *P. chiapensis* in Mexico and Central America. CAMCORE Bulletin on Tropical Forestry No 8. Raleigh, N.C. 28 p.
 Falconer D S, T F C Mackay (1996) Introduction to Quantitative Genetics. 4ta. ed. Longman, Exxex, UK. 464 p.
 Farfán V E de G (2001) Evaluación del crecimiento en un ensayo de procedencias-progenie de *Pinus ayacahuite* Ehren. var. *ayacahuite*. Tesis de Maestría, Colegio de Postgraduados. Montecillo, Edo. de México. 65 p.
 González R A, M Pérez S (1980) Comportamiento de las progenies de polinización libre y controlada de un huerto semillero de *Pinus caribaea* var. *caribaea*. Rev. Forestal Baracoa 10(1-2): 7-29.
 Gwaze D P, J A Woolliams, P J Kanowski (1997) Optimum selection age for height in *Pinus taeda* L. in Zimbabwe. Silvae Gen. 46(6) 358-365.
 Hodge G R, P W Volker, B M Potts, 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(1): 53-63.
 Huerta C J (1978) Anatomía de la madera de 12 especies de coníferas mexicanas. Bol. Téc. No. 51. INIF, México, D.F. 56 p.
 Johnson G R, R A Sniezko, N L Mandel (1997) Age trends in Douglas-fir genetic parameters and implication for optimum selection age. Silvae Gen. 46(6): 349-358.
 Lambeth C C (1980) Juvenile-mature correlations in *Pinaceae* and implications for early selection. For. Sci. 26(4): 571-580.
 Li B, C G Williams, W G Carson, C A Harrington, C E Lambeth (1992) Gain efficiency in short-term testing: experimental results. Can. J. For. Res. 22(3): 290-297.
 Littell R C, G A Milliken, W W Stroup, R D Wolfinger (1996) SAS System for Mixed Models. SAS, Cary, N.C. 633 p.
 López U J, T L White, 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 Gen. 48(6): 284-293.
 Magnussen S, C W Yeatman (1990) Predictions of genetic gain from various selection methods in open pollinated *Pinus banksiana* progeny trials. Silvae Gen. 39(3-4): 140-153.
 Meir R J, J F Goggans (1977) Heritabilities of height, diameter and specific gravity of young Virginia pine. For. Sci. 23 (4): 450-456.
 Namkoong G (1966) Inbreeding effects on estimation of genetic additive variance. For. Sci. 12(1): 8-13.
 Nienstaedt H, D E Riemenschneider (1985) Changes in heritability estimates with age and site in white spruce, *Picea glauca* (Moench) Voss. Silvae Gen. 34(1): 34-41.
 Otegbeye G O (1988) Genetic variation in growth and form characteristics of *Pinus caribaea*. Silvae Gen. 37(5-6): 232-236.
 Perry J Jr (1991) The Pines of Mexico and Central America. Timber Press. Portlad, Or. U.S.A. pp: 52-54.
 Riemenschneider D E (1988) Heritability, age-age correlations, and inferences regarding juvenile selection in jack pine. For. Sci. 34(4): 1076-1082.
 SAS Institute (1988) SAS/STAT Guide for Personal Computers. SAS, Cary, N.C. 378 p.
 Squillace A E (1974) Average genetic correlations among offspring from open-pollinated forest trees. Silvae Gen. 23(5): 149-156.
 Svensson J C, S E Mckeand, H L Allen, R G Campbell (1999) Genetic variation in height and volume of loblolly pine open-pollinated families during canopy closure. Silvae Gen. 48(3-4): 204-208.
 Vargas-Hernández J, W T Adams (1992) Age-age correlations and early selection for wood density in young coastal Douglas-Fir. For. Sci. 38(2): 467-477.
 White T L, G R Hodge, G L Powell (1993) An advanced-generation tree improvement plan for slash pine in the Southeastern United States. Silvae Gen. 42(6): 354-371.

- Woods J H, D Kotolelo, A D Yanchuk. (1995)** Early selection of coastal Douglas fir in a farm-field test environment. *Silvae Gen.* 44(4): 178-186.
- Wright J A, A Marín, W S Dvorak (1996)** *Ex situ* conservation of *Pinus ayacahuite*. *For. Genet. Resources* 24:48-51.
- Wu H X (1999)** Study of early selection in tree breeding. II. Advantage of early selection through shortening the breeding cycle. *Silvae Gen.* 48(2): 78-83.
- Zobel B J, J Talbert (1988)** Técnicas de Mejoramiento Genético de Árboles Forestales. Ed. Limusa. México, D.F. 545 p.