



UNIVERSIDAD AUTONOMA CHAPINGO

DIVISION DE CIENCIAS FORESTALES

PROGRAMA DE POSTGRADO

**CONTROL GENETICO DE ALGUNAS CARACTERISTICAS DE PROGENIES
DE MEDIOS HERMANOS DE *Pinus patula* Schiede y Deppe, PROCEDENTES
DE SUDAFRICA Y PROBADAS EN VERACRUZ, MEXICO.**

TESIS

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRO EN CIENCIAS FORESTALES

POR:

CUAUHTEMOC SAENZ ROMERO



DIRECCION GENERAL DE
DEPT. OBSERVACIONES Y
OFICINA DE EXAMENES PROFESIONALES

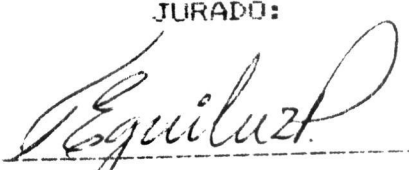
CHAPINGO, MEXICO. 1991.

Esta Tesis fue realizada bajo la dirección del Comité Asesor integrado por los dos primeros y el cuarto miembro del Jurado de examen de grado abajo mencionado, y ha sido revisada y aprobada por este último como requisito parcial para obtener el grado de:

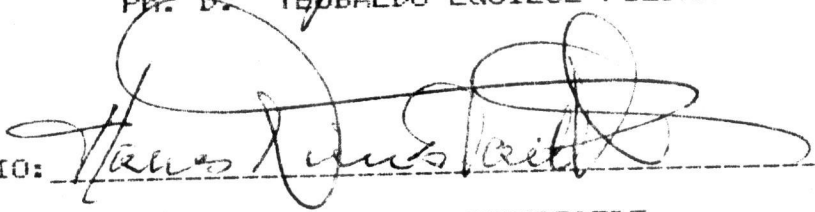
MAESTRO EN CIENCIAS FORESTALES.

JURADO:

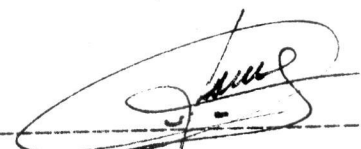
PRESIDENTE: _____


Ph. D. TEOBALDO EGUILUZ PIEDRA

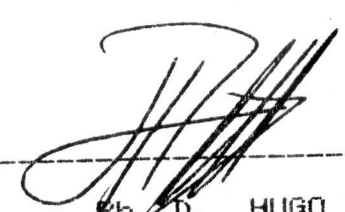
SECRETARIO: _____


Ph. D. HANS NIENSTAEDT

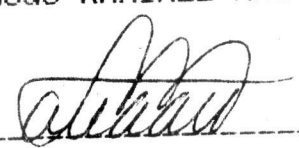
VOCAL: _____


Ph. D. JESUS VARGAS HERNANDEZ
(Representante de la Coordinación Departamental de Postgrado).

SUPLENTE: _____


Ph. D. HUGO RAMIREZ MALDONADO

SUPLENTE: _____


Ph. D. JAIME SAHAGUN CASTELLANOS
(Representante de la Coordinación General de Postgrado)

Chapingo, México, abril de 1991.

23773

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Teobaldo Equiluz por crear las condiciones que hicieron posible este trabajo.

Al Dr. Hans Nientaedt por su enorme paciencia, invaluable asesoría e interés por el trabajo.

Al Dr. Hugo Ramírez por su asesoría estadística y gestiones ante CONACYT.

Al Dr. Francisco Zamudio, por sus comentarios sobre el diseño estadístico e innumerables consejos.

Valiosos comentarios y correcciones sobre el informe final fueron aportados por el Dr. Jesus Vargas, Colegio de Postgraduados (C.P.), y el Dr. Jaime Sahagun, Fitotecnica, UACH.

Se agradece la beca recibida por la Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos (SARH), Delegación Puebla, durante el período VIII/1988-XII/1989, y a todas las personas que hicieron posible este apoyo, particularmente el L.A.E. Marco Antonio Carbajal, Ing. Hugo Paredes e Ing. Alfredo Regalado.

Se agradece al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), la beca recibida durante el período I-XII/1990.

Al Ing. Carlos González Vicente, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias, por su apoyo para gestiones ante CONACYT.

El proyecto ha sido financiado principalmente por la Universidad Autónoma Chapingo (UACH), la empresa Genética Forestal, S.R.L. de C.V., el Centro de Genética Forestal (CGF), A.C. .

Especial agradecimiento al Dr. William S. Dvorak, Director de la Central America and Mexico Coniferous Resource Cooperative, de Raleigh, North Carolina, USA, por el envío de la semilla utilizada y su interés permanente por el trabajo.

Al Dr. J.P. Van Buijtenen, Jefe del Dpto. de Reforestación, Texas Forest Service, por el envío de bibliografía.

Bibliografía sobre la especie *Pinus patula* fué proporcionada amablemente por el M.C. Baldemar Arteaga, UACH.

Las evaluaciones tempranas de altura en Huayacocotla fueron realizadas por el Dr. Hans Nienstaedt, la Biól. Gabriela Barbosa y el M.C. Eduardo Catalán.

Las mediciones de campo han sido posibles gracias a:
Marco A. Carbajal (Delegado Estatal), J.M. Duarte (Subdelegado Forestal), Rubén Montiel (q.d.e.p.), Fabián Pérez, Raúl Martínez (q.d.e.p.) y Néstor Solís de la SARH-Veracruz;
Juan Alba y Armando Fuerte del CGF-Xalapa (y múltiples apoyos);

José María Arrazate, Santiago y Andrés Lozada de la Dir. de Asuntos Ecológicos del Gobierno del Estado de Veracruz.

Apoyo de cómputo por Talía Arvizú, Centro de Estadística y Cálculo, C.P.

DEDICATORIA

A mis padres, Salvador Sáenz y Oliva Romero.

A la memoria de mi tío Renato Leduc.

INDICE

PAG.

INDICE DE CUADROS, FIGURAS Y MAPAS	vii
RESUMEN	viii
1. INTRODUCCION	1
2. OBJETIVOS	4
3. HIPOTESIS	4
4. REVISION DE LITERATURA	5
4.1 CONCEPTOS DE GENETICA Y MEJORAMIENTO	5
4.1.1 Conceptos generales	5
4.1.2 Variación	5
4.1.3 Selección	6
4.1.4 Heredabilidad y ganancia genética	6
4.1.5 Ensayos de progenie	7
4.1.5.1 Necesidad de los ensayos	7
4.1.5.2 Objetivos de los ensayos	8
4.1.5.3 Tipos de pruebas	8
4.2 LA ESPECIE <i>Pinus patula</i> Schiede y Deppe	10
4.2.1 Taxonomía	10
4.2.2 Descripción botánica	10
4.2.3 Aspecto y hábito de crecimiento	11
4.2.3.1 Altura	11
4.2.3.2 Fuste	11
4.2.3.3 Ramas y verticilos	11
4.2.3.4 Copa	11
4.2.3.5 Crecimiento terminal	12
4.2.3.6 Floración	12
4.2.3.7 Producción de semilla	12
4.2.4 Distribución natural	13
4.2.4.1 Localización	13
4.2.4.2 Altitud	13
4.2.4.3 Clima	13
4.2.4.4 Suelos	15
4.2.5 Caracterización ecológica	15
4.2.6 Propiedades de la madera	15
4.2.6.1 Aspecto	15
4.2.6.2 Propiedades físicas	15
4.2.7 Usos e importancia económica	16
4.2.8 Crecimiento y rendimiento	16
4.2.9 Importancia como exótica	17
4.2.10 Mejoramiento genético	18

5. METODOLOGIA	21
5.1 ORIGEN DEL MATERIAL PROBADO	21
5.2 ESTABLECIMIENTO Y DISEÑO DE CAMPO	21
5.3 MEDICIONES	23
5.4 ANALISIS ESTADISTICO	23
5.4.1 Análisis de la varianza	25
5.4.2 Comparación entre medias	26
5.4.3 Estimación de la heredabilidad	27
5.4.4 Estimación de la respuesta a la selección	28
5.4.5 Correlaciones	28
6. RESULTADOS Y DISCUSION	29
6.1 COMPARACION DE FAMILIAS SUDAFRICANAS vs. TESTIGO LOCAL	29
6.2 CONTRIBUCION A LA VARIANZA TOTAL, HEREDABILIDAD Y RESPUESTA A LA SELECCION	38
6.2.1 Prueba de Huayacocotla	38
6.2.1.1 Crecimiento en altura	38
6.2.1.2 Análisis de ALT, DIA, VER, COPA, FUS, ANG, FEN y HEL a los 26 y 38 meses de edad	41
6.3.1.2.1 Contribución a la varianza total	41
6.3.1.2.2 Heredabilidad	44
6.3.1.2.3 Respuesta esperada a la seleccion	46
6.2.2 Prueba de Oxtlapa	47
6.3.2.1 Contribución a la varianza total	47
6.3.2.2 Heredabilidad	50
6.3.2.3 Respuesta esperada a la seleccion	50
6.2.3 Comparación Huayacocotla vs. Oxtlapa	51
6.3 CORRELACIONES FENOTIPICAS SIMPLES	53
6.3.1 Correlaciones Huayacocotla	53
6.3.2 Correlaciones Oxtlapa	57
6.4 FLORACION E INCIDENCIA DE PLAGAS Y ENFERMEDADES	57
7. CONCLUSIONES	60
8. RECOMENDACIONES	61
9. BIBLIOGRAFIA	62

INDICE DE CUADROS, FIGURAS Y MAPAS

	CUADROS	Pag.
1.	Origen del material sudafricano plantado en dos localidades de Veracruz.	22
2.	Descripción de las localidades en donde se establecieron los ensayos.	22
3.	Variables cunatificadas en los ensayos de Huayacocotla y Oxtlapa.	24
4.	Tabla de análisis de la varianza.	26
5.	Prueba de t de Student entre la media del conjunto de las familias sudafricanas y la media de la procedencia local (testigo), a la edad de 3, 10, 17, 23, 26 y 38 meses en Huayacocotla y 28 y 38 meses en Oxtlapa. . . .	30
6.	Medias por familia, prueba de Huayacocotla, 26 y 28 meses de edad, y prueba de Dunnett contra el testigo local. . .	35
7.	Medias por familia, prueba de Oxtlapa a la edad de 28 y 38 meses, y prueba de Dunnett.	36
8.	Prueba de Huayacocotla. Altura a la edad de 3, 10, 17, 23, 26 y 38 meses. Contribución a la varianza total, medias y heredabilidad.	39
9.	Prueba de Huayacocotla a la edad de 26 y 38 meses, contribución a la varianza total, medias, heredabilidad y respuesta esperada a la selección	42
10.	Heredabilidades estimadas por otros autores para progenies de medios hermanos de <i>Pinus patula</i>	45
11.	Medias del testigo, de todas las familias sudafricanas, de las mejores familias y de los mejores individuos de las mejores familias.	48
12.	Prueba de Oxtlapa a la edad de 28 y 38 meses, contribución a la varianza total, medias, heredabilidad y respuesta esperada a la selección.	49
13.	Coefficientes de correlación fenotípica. Prueba de Huayacocotla.	54
14.	Coefficientes de correlación fenotípica. Prueba de Oxtlapa.	58

	FIGURAS	Pag.
1.	Medias de altura de familias sudafricanas y del testigo. Prueba de Huayacocotla.	31
2.	Cambios de la heredabilidad de altura con la edad. Prueba de Huayacocotla.	31
3.	Comparación de heredabilidad entre Huayacocotla y Oxtlapa.	52
4.	Comparación de respuesta a la selección entre Huayacocotla y Oxtlapa.	52
5.	Regresión LOGe (tasa edad) vs. correlación edad-edad de altura total. Prueba de Huayacocotla.	56

	MAPAS	Pag.
1.	Distribución de <i>Pinus patula</i> en México y ubicación de los ensayos de progenies del presente trabajo.	14

RESUMEN

Se evaluaron 22 progenies de medios hermanos segunda generación de selección de *Pinus patula* Schiede y Deppe, procedentes de Sudáfrica y probadas en Huayacocotla, Ver., y 47 progenies de primera generación de selección probadas en Oxtlapa, Ver. Las familias sudafricanas fueron superiores al testigo local en altura (ALT), diámetro basal (DIA), número de verticilos (VER), ancho de copa (COPA), y precocidad en la elongación del brote líder (FEN), pero las primeras fueron más susceptibles al daño por heladas que el segundo. En Huayacocotla, las heredabilidades por individuo (h^2_I) de ALT a los 3, 10, 17 y 23 meses de edad después de la plantación fueron de 1.05, 0.03, 0.02 y 0.06, respectivamente. A los 26 meses de edad, la h^2_I para las siguientes variables fue de: ALT=0.04, DIA=0.11, VER=0.13, COPA=0.19; como estos valores son bajos en general, la respuesta esperada a la selección de los mejores individuos₂ de las mejores familias es modesta. En cambio, en Oxtlapa las h^2_I son altas a los 28 meses (ALT=0.41, DIA=0.46, VER=0.44 y COPA=0.44), y la respuesta esperada a la selección es prometedora. Los resultados a los 38 meses de edad en ambas pruebas muestran la misma tendencia, pero con heredabilidades en general ligeramente más bajas. En la prueba de Huayacocotla, las correlaciones fenotípicas simples indican que ALT a los 17 meses de edad es útil para predecir ALT, DIA y COPA a los 26 y 38 meses de edad; en Oxtlapa, ALT a los 28 meses permite predecir satisfactoriamente ALT y DIA a los 38 meses.

1. INTRODUCCION

La riqueza de los recursos forestales de las zonas templadas de México no radica únicamente en su extensión y volumen aprovechable, sino también en su diversidad ecológica. El país cuenta de manera natural con especies del género *Pinus* desde regiones tropicales hasta de alta montaña, pasando por las extensas áreas semiáridas. En esta inmensa gama de climas y suelos, se encuentra aproximadamente la mitad de especies del género *Pinus* conocidas en el mundo, muchas de ellas endémicas. Esto ha convertido a México en uno de los principales "donadores" de germoplasma forestal a nivel mundial para desarrollar plantaciones. En otras palabras, la diversidad de los pinos mexicanos permite seleccionar especies capaces de adaptarse a una gran cantidad de ambientes de todo el mundo, y esto es extraordinariamente importante si consideramos que en el Hemisferio Sur prácticamente no hay representantes del género *Pinus* de manera natural.

Esto explica el hecho de que especies mexicanas del género *Pinus* han sido utilizadas extensiva e intensivamente en el sur y sureste de África, en donde la especie más difundida sin duda es *Pinus patula* Schiede y Deppe. En Sudáfrica, por ejemplo, la superficie plantada con esta especie representa el 44 % de las áreas plantadas con pinos (Darrow y Coetzee, 1983).

La difusión del *P. patula* en particular se debe a la combinación de sus cualidades de rápido crecimiento y buena calidad de la madera para aserrío y pulpa para papel. Esto es en rodales naturales en México y en plantaciones como exótica.

Su uso en plantaciones se ha acompañado de investigaciones enfocadas a variación natural y mejoramiento genético, con el consiguiente desarrollo de ensayos de procedencias y progenies, y huertos semilleros. En la actualidad, la rentabilidad económica de las plantaciones es posible, en buena medida, gracias al uso de material mejorado genéticamente.

La situación descrita contrasta con la nacional, en donde la explotación de los recursos forestales en gran parte ha sido sólo extractiva. Los métodos silvícolas prescritos para el manejo (en donde supuestamente lo hay) de rodales naturales, usualmente no se cumplen del todo, particularmente en lo que se refiere a garantizar el establecimiento de la regeneración natural. Las plantaciones forestales se han hecho tradicionalmente para protección, con resultados más bien pobres. Las plantaciones para producción son realmente escasas, si bien hay que reconocer el enorme esfuerzo que representan las plantaciones de *P. caribaea* en La Sabana, Oaxaca, realizadas por la Fábrica de Papel Tuxtepec, S.A.

Si se llegaran a realizar plantaciones a gran escala en México, cerca de los caminos, con elevada calidad genética y productividad por hectárea, muy probablemente se solucionarían parcialmente los problemas actuales de abastecimiento de la

industria forestal nacional y disminuiría la presión sobre los bosques naturales. La elevada calidad genética de las plantaciones y la protección de árboles superiores en rodales naturales, podría compensar en parte el deterioro causado por cortas disgénicas producto de talas clandestinas y métodos silvícolas mal entendidos.

Las plantaciones exitosas no son producto de la suerte (al menos la mayor parte de ellas), sino de una combinación afortunada de decisión política, recursos materiales y humanos, y conocimientos técnicos y científicos. Recientemente existe en nuestro país una mayor sensibilidad hacia la importancia de invertir recursos en plantaciones forestales; muestra de ello es el acopio de recursos que ha hecho el Centro de Genética Forestal, A.C. en sólo cinco años ⁽¹⁾. Esto puede ser producto de la escasez de materia prima para la industria, el reconocimiento del fracaso en muchos casos de los métodos de regeneración aplicados en bosques bajo manejo, y la presión de grupos ecologistas.

Esto hace más evidente la necesidad de desarrollar en nuestro país investigación básica y aplicada en materia forestal en general, y para el caso que nos ocupa, en lo relacionado a genética, mejoramiento genético, establecimiento y manejo de plantaciones. No es posible impulsar nuevos sistemas silvícolas sin impulsar la investigación.

Regresando al caso específico del *P. patula*, su uso en el mundo es la mejor muestra de sus enormes posibilidades potenciales en México. Actualmente se aprovechan rodales naturales bajo el Método de Desarrollo Silvícola y se realizan plantaciones a pequeña escala sin mejoramiento genético, tanto para producción como para protección.

La investigación que se ha hecho en México sobre esta especie es, si bien valiosa, poca y no obedece a un plan general. La mayoría de los trabajos son tesis a nivel licenciatura, y muy contadas de maestría y doctorado. Los temas de investigación predominantes están relacionados con la regulación de la densidad en rodales naturales. Por ello, es imprescindible generar información de variación genética y mejoramiento genético de *P. patula* en México y para México. La investigación disponible sobre este tema por el momento sólo es extranjera. Si no se cubre este hueco de información, es difícil pensar que habrá en el futuro un desarrollo exitoso de plantaciones comerciales de esta especie en nuestro país.

(1) Asociación Civil con sede en Chapingo, México, fundada en 1984 por la Universidad Autónoma Chapingo y la Universidad Veracruzana, con el objetivo de promover el mejoramiento genético de los bosques mexicanos. En ella participan también asociaciones de industriales e instituciones gubernamentales.

En el contexto descrito se inscribe el presente trabajo, que consiste en una evaluación temprana (2 y 3 años de edad después de la plantación), de dos ensayos de progenies de medios hermanos de *P. patula* en el estado de Veracruz. La parte medular de la evaluación consiste en estimar la heredabilidad en sentido estricto de varios caracteres de fuste y copa.

Estos ensayos se establecieron con el objetivo final de transformarlos en huertos semilleros de producción. Los dos ensayos tienen una peculiaridad: las progenies proceden de árboles superiores y huertos semilleros de Sudáfrica, y el testigo es una procedencia mexicana sin mejoramiento genético.

Lo anterior no obedece a la decisión de basar el mejoramiento genético de *P. patula* en México a partir de germoplasma únicamente sudafricano, sino al hecho de que en 1986, cuando se inició el ensayo, no se tenían seleccionados árboles superiores en rodales mexicanos, ni había recursos para seleccionarlos y coleccionar semilla de ellos. Por otro lado, resultaba interesante reintroducir un material mejorado después de varias generaciones de plantación en Sudáfrica, y compararlo con material nativo. Desde luego, la pretensión de establecer los ensayos para ser convertidos a huertos semilleros, se basaba en la suposición, de que el material sudafricano tendría un desarrollo superior al testigo mexicano.

El programa para establecer los ensayos de progenies/huertos semilleros, lo elaboró el Dr. Hans Nienstaedt y la Biol. Gabriela Barbosa, del Centro de Genética Forestal, A.C. La semilla de Sudáfrica se obtuvo a través de la Central America and México Coniferous Resource Cooperative (CAMCORE), con sede en Raleigh, Carolina del Norte, U.S.A.

En el establecimiento y mantenimiento de los ensayos participó el ejido Canalejas, Mpio. de Zacualpan, y el ejido Oxtlapa, Mpio. de Xico, ambos en Veracruz. En las actividades anteriores y en las mediciones de campo, colaboró el Gobierno del Estado de Veracruz, a través de la Dirección de Asuntos Ecológicos, y la Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos, a través de la Delegación Veracruz y el Distrito de Desarrollo Rural de Huayacocotla. En la evaluación participó el Programa de Postgrado de la División de Ciencias Forestales de la Universidad Autónoma Chapingo. En el financiamiento (directo e indirecto) del programa, participan todas las instituciones mencionadas y la empresa Genética Forestal S.R.L. de C.V.

2. OBJETIVOS

Los objetivos de este trabajo son cinco:

2.1. Determinar la variación entre las familias de procedencia sudafricana y comparar su crecimiento con los testigos de procedencia local.

2.2. Estimar la heredabilidad en el sentido estricto de algunas características como altura, diámetro, ancho de copa y rectitud de fuste, entre otras, a la edad de dos y tres años.

2.3. Estimar la respuesta a la selección que se tendría en cada una de las características anteriores y con respecto al testigo, al seleccionar los mejores individuos de las mejores familias.

2.4. Calcular las correlaciones fenotípicas entre diferentes características a la misma edad y a edades distintas, así como entre distintas edades de una misma característica.

2.5. Conocer la proporción de individuos con floración y con daños por ataque de plagas y enfermedades.

La utilidad de los objetivos anteriores consiste en que permitirá en un futuro cercano decidir lo siguiente: (a) si el material de sudafrica es útil para convertir los ensayos en huertos semilleros y/o para mejoramiento de generaciones avanzadas, (b) cuáles individuos y familias deberían permanecer de hacerse un aclareo genético, y (c) si existen altas correlaciones juvenilidad-madurez, se podrían hacer selecciones tempranas en otros ensayos similares.

3. HIPOTESIS

3.1 El crecimiento de las familias sudafricanas será superior al testigo local.

3.2. Existe control genético aditivo de características de fuste y copa.

3.3. El valor de las ganancias genéticas estimadas, a partir de la selección teórica de los mejores individuos de las mejores familias, hacen promisoría la idea de convertir los ensayos de progenies en huertos semilleros de producción.

3.4. Es posible hacer una selección temprana de los mejores individuos y familias, en base a las correlaciones edad-edad de las distintas características evaluadas.

4. REVISION DE LITERATURA

4.1 CONCEPTOS DE GENETICA Y MEJORAMIENTO

4.1.1. CONCEPTOS GENERALES

El mejoramiento genético forestal tiene por objetivo incrementar la productividad y calidad del bosque. Es una combinación de genética forestal, genotecnia forestal y silvicultura. La genética se ocupa del estudio de la variación y el cruzamiento; la genotecnia, del mejoramiento de características deseadas; la silvicultura, de la preparación del sitio y manejo del bosque. Las disciplinas que conforman el mejoramiento genético forestal son interdependientes: para mejorar una característica es necesario conocer su variación natural, y para que se exprese óptimamente un genotipo mejorado se requiere condiciones ambientales propicias (Eguiluz, 1978; Zobel y Talbert, 1988).

La materia prima del mejorador forestal es la variación genética natural (Nienstaedt, 1990), y su trabajo consiste en reconocerla, aislarla, reunirla y "empaquetarla" en algunos árboles deseables y multiplicar a éstos masivamente, como un recurso renovable y fácilmente cosechable (Libby, 1973).

4.1.2 VARIACION

En los árboles forestales existen varios niveles de variación, que pueden agruparse en especies, procedencias, rodales, árboles individuales y variabilidad dentro de árboles individuales (Libby, 1973). Se ha encontrado que la variación geográfica (entre procedencias), es la más importante para características como sobrevivencia y adaptabilidad. En cambio, la variabilidad entre árboles individuales es la más importante para características de relevancia económica (como rectitud de fuste o peso específico) (Zobel y Talbert, 1988).

El estudio de la variación genética de un carácter cuantitativo se basa en la partición de ésta variación en componentes atribuibles a diferentes causas. La varianza total es la fenotípica, compuesta a su vez por la varianza genética, ambiental y de interacción entre ambas. La varianza genética se puede dividir en aditiva (causada por efectos acumulados de loci), y no aditiva; esta última compuesta por dominancia (interacción de alelos dentro de locus), y epistasis (interacción entre loci) (Falconer, 1986). Los ensayos de progenies permiten estimar varios de los componentes de varianza mencionados, dependiendo del grado de parentesco del material probado y el diseño experimental utilizado.

La mayoría de las características de importancia económica de los árboles forestales están bajo algún grado de control genético aditivo. Este control es mayor en características cualitativas como rectitud de fuste y peso específico de la

madera, y menor en las cuantitativas relacionadas al crecimiento, como altura y diámetro (Zobel y Talbert, 1988).

4.1.3 SELECCION

El mejoramiento genético o genotecnia utiliza como método general la selección y la hibridación. La selección opera fundamentalmente sobre la varianza aditiva, y la hibridación sobre la varianza no aditiva. La eficacia de la selección depende de la proporción de la varianza aditiva respecto a la fenotípica, es decir, de la heredabilidad en sentido estricto o estrecho (Márquez, 1987).

Los métodos más usuales de selección son los siguientes:

(a) Selección masal. Un número limitado de progenitores se selecciona con base en su fenotipo; se permite la polinización completamente libre y se utiliza su semilla para establecer la siguiente generación. Usualmente es aplicada en bosques naturales al inicio de los programas de mejoramiento (Namkoong, 1979), o de manera rutinaria en métodos de manejo silvícola con aclareos por lo bajo.

(b) Selección recurrente simple. Similar a la anterior, pero se permite la cruce únicamente entre los progenitores seleccionados. con la siguiente generación se hace lo mismo y así sucesivamente. se practica en huertos semilleros clonales (Namkoong, 1979).

(c) Selección por familias (familiar). Se seleccionan para su propagación únicamente las mejores familias en base a su promedio. Estas pueden ser de medios hermanos o hermanos completos (Namkoong, 1979). Los padres originales pueden ser o no retenidos (Wright, 1976).

(d) Selección dentro de familias. Los individuos se seleccionan en base a su desviación de la media de la familia, y los valores de ésta no se consideran. Es útil para reducir significativamente los riesgos de la endogamia.

(e) Mejores individuos dentro de mejores familias. Consiste en seleccionar a las mejores familias y dentro de éstas a los mejores individuos (Wright, 1976).

4.1.4 HEREDABILIDAD Y GANANCIA GENETICA

La heredabilidad es la proporción de la variación atribuible a causas genéticas. La heredabilidad en sentido amplio (h_{sa}^2), se define como el cociente de la varianza genética total (aditiva + no aditiva), sobre la varianza fenotípica. La heredabilidad en sentido estricto o estrecho (h_{se}^2), es el cociente de la varianza genética aditiva sobre la varianza total (Falconer, 1986).

En ambos casos, teóricamente los valores van de 0 a 1. La h_{se}^2 siempre es menor que h_{sa}^2 . Las estimaciones de heredabilidad son aplicables únicamente a la población bajo estudio que crece

en un ambiente particular en un periodo particular, y puede cambiar con la edad de la población (Zobel y Talbert, 1988).

La utilidad principal del concepto de heredabilidad, es indicar la intensidad general del control genético y la mejor forma de utilizarlo en los programas de mejoramiento genético, así como predecir las ganancias genéticas. Estas últimas son el resultado de multiplicar el valor de la heredabilidad por el diferencial de selección, o bien, por la intensidad de selección y la varianza fenotípica (Wright, 1976; Namkoong et al., 1988; Zobel y Talbert, 1988).

4.1.5 ENSAYOS DE PROGENIE

4.1.5.1 NECESIDAD DE LOS ENSAYOS

Los programas de mejoramiento genético forestal constan de cinco pasos generales (Zobel y Talbert, 1988):

1. Determinación de las especies y/o procedencias que deben utilizarse en determinada área.
2. Determinación de la cantidad, tipo y causas de la variabilidad dentro de la especie.
3. Agrupamiento de las cualidades deseadas en individuos mejorados.
4. Producción a gran escala de los individuos mejorados con fines de reforestación.
5. Desarrollo y mantenimiento de una población con una base genética lo bastante amplia para satisfacer las necesidades de poblaciones avanzadas.

El punto (4) usualmente se logra mediante huertos semilleros de producción. Estos son una plantación de progenies o clones, seleccionados por sus características genéticas sobresalientes, que se manejan para producir cosechas frecuentes, abundantes y fácilmente obtenibles de semillas de calidad genética.

El material que se utiliza para establecer los huertos semilleros de primera generación usualmente proviene de los árboles que han sido seleccionados en el bosque natural o en plantaciones por tener un fenotipo superior. Para determinar en que medida la superioridad del fenotipo se debe a la influencia del genotipo, del ambiente y de la interacción entre ambos, se establecen ensayos de progenie.

Sin embargo, como es muy costoso en tiempo establecer los ensayos de progenie y después establecer los huertos semilleros basándose en los resultados de los primeros, se han encontrado dos alternativas: (a) Establecer los huertos injertando púas de árboles seleccionados y simultáneamente establecer pruebas de progenie; cuando éstas últimas reportan resultados años después, se eliminan los clones indeseables de los huertos. (b) Establecer ensayos de progenie a partir del cruzamiento (controlado o no) de los árboles superiores; las progenies que presenten el mejor crecimiento permanecen y todos los demás se remueven, convirtiendo el mismo ensayo en huerto.

4.1.5.2 OBJETIVOS DE LOS ENSAYOS

Los objetivos más comunes de las pruebas de progenies son (McKinley, 1983; van Buijtenen, 1983; Lowe, Stonecypher y Hatcher, 1983):

- a) Proveer información para evaluar los padres y realizar aclareos genéticos en los huertos semilleros.
- b) Estimar parámetros genéticos.
- c) Producir una población para selección en generaciones avanzadas.
- d) Estimar directamente la ganancia genética obtenida

No siempre es posible cumplir todos los objetivos enlistados en una sola prueba, por lo cual es común asignar prioridades, las cuales dependerán de las metas de la organización interesada, del tiempo y financiamiento disponible y de que generación de mejoramiento se está trabajando (van Buijtenen, 1983).

4.1.5.3 TIPOS DE PRUEBAS

Las pruebas de progenies para árboles forestales se dividen en dos grupos: de polinización libre y de polinización controlada. En el primer tipo, las semillas se colectan de clones de huertos semilleros o de árboles seleccionados en rodales naturales y plantaciones, y se mantiene la semilla separada por individuo progenitor. Cada conjunto de semillas tendrá al menos la mitad de su constitución genética en común, proveniente de la madre, y por tanto son medios hermanos. Se asume que el polen proviene de una mezcla aleatoria de los árboles cercanos (Sáenz y Plancarte, 1991).

El tipo más simple de cruce controlado es la polimezcla, que produce progenies de medios hermanos. En ésta se utiliza una mezcla de polen de árboles usualmente seleccionados por su abundante producción de polen y/o su elevada aptitud combinatoria general (ACG). Con los dos tipos de pruebas citados, polinización libre y polimezcla, sólo es posible estimar la ACG y la h_{se}^2 .

En el resto de pruebas con cruces controladas, éstas se hacen manteniendo la identidad individual del polen, por tanto se conocen ambas fuentes parentales y la progenie es de hermanos completos. Es posible conocer la ACG y la aptitud combinatoria específica (ACE), así como la h_{sa}^2 y la h_{se}^2 .

Existen varios diseños básicos de cruces controladas y gran cantidad de variantes. Una descripción detallada de esos diseños excede la pretensión del presente trabajo, que además se basa en un ensayo a partir de polinización libre; por esto se describirán muy brevemente los diseños básicos (van Buijtenen y Namkoong, 1983; van Buijtenen, 1983; van Buijtenen y Bridgwater, 1986; Zobel y Talbert, 1988; Sáenz y Plancarte, 1991):

a) Diseño anidado o jerárquico (North Carolina I). Cada macho se cruza con un grupo distinto de varias hembras. La progenie resultante es de grupos de hermanos completos respecto al macho y medios hermanos respecto a hembras, por lo que la ACG y ACE sólo es posible estimarla para los machos.

b) Diseño factorial (North Carolina II). Un grupo de machos se cruza con todas las hembras disponibles. La progenie es de hermanos completos y se puede estimar ACG y ACE para machos y hembras. Una variante es el diseño factorial desconectado, en los que se divide a los progenitores en varios grupos.

c) Diseño dialélico completo. Cada individuo se cruza con todos los demás en todas las combinaciones posibles (como machos y como hembras), incluyendo las recíprocas. Es el diseño más completo posible y que genera la mayor información, pero también el más costoso y difícil de realizar, por la gran cantidad de cruzas y falta de conillos femeninos en el mismo individuo. Usualmente se utilizan sus variantes, como el dialélico medio en que no se usan las cruzas recíprocas ni autofecundaciones, y aún más frecuentemente el dialélico parcial desconectado, en que se hacen pocas cruzas en subgrupos.

Los diseños de campo y los modelos estadísticos están en función de los diseños de cruzamiento, los objetivos de la prueba, la naturaleza del material experimental y las características del terreno.

En cuanto al carácter de los efectos de bloque y familia, ambos se consideran aleatorios si el objetivo es estimar parámetros genéticos. Familia se puede considerar fijo si el objetivo es decidir el aclareo de un huerto semillero (Lowe, Stonecypher y Hatcher, 1983; van Buijtenen y Tuskan, 1987).

En cuanto al análisis de los resultados, los aspectos medulares son la determinación de diferencias significativas entre familias y la estimación de los componentes de la varianza, a partir de los cuales se puede estimar la heredabilidad. (van Buijtenen y Tuskan, 1987; Sáenz y Plancarte, 1991).

Con frecuencia, algunas dificultades en el análisis se deben al gran número de datos y particularmente al desbalance de los mismos causado por la mortalidad. Sin embargo, los modernos grabadores de datos electrónicos y portátiles y los poderosos paquetes estadísticos de cómputo simplifican estos problemas (Lowe, Stonecypher y Hatcher, 1983; Littell y McCutchan, 1987).

4.2. LA ESPECIE *Pinus patula* Schiede y Deppe

4.2.1 TAXONOMIA

Pinus patula Schiede y Deppe especie fué descrita por D. Von Schlechtendal y A.D. Von Chamisso en 1831 (Linnaea 6:354 (1831)), en base a dos ejemplares de herbario colectados por Schiede y Deppe, uno entre Cruz Blanca y Jalacingo, y otro en La Jova, ambas localidades en el Estado de Veracruz (Barrett, 1972; Wormald, 1975; Vela, 1980).

Forma parte del grupo de pinos serotinos, subsección Oocarpae, junto con otras seis especies: *Pinus radiata* Don, *P. attenuata* Lemm, *P. muricata* Don, *P. oocarpa* Schiede, *P. greggii* Engelm. y *P. pringlei* Shaw (Critchfield y Little, 1966, citado por Barnes y Styles, 1983).

Martínez (1948), sugiere la variedad *longipedunculata* para poblaciones de *P. patula* en Oaxaca, en las cuales el cono presenta un pedúnculo, a diferencia del típico que es sésil. Sin embargo, posteriormente se ha observado que el tipo pedunculado ocurre esporádicamente a todo lo largo de la distribución de la especie. Incluso, se han observado árboles individuales, en los que se presentan ambas formas (Wormald, 1975).

Por otra parte, la especie *P. tecunumanii* Equiluz y Perry fue descrita inicialmente como *Pinus tecumumani* por Schwerdtfeger (1953), y posteriormente con detalle y corrigiendo el nombre al actual por Equiluz y Perry (1983). Su distribución natural incluye Guatemala, Honduras y el Salvador. Morfológicamente *P. tecunumanii* tiene gran parecido con las poblaciones sureñas de *P. oocarpa* y de *P. patula*, lo que ha dado lugar a una controversia sobre su taxonomía. Básicamente, existen dos posiciones al respecto: (a) Que *P. tecunumanii* Equiluz y Perry es una especie, basándose en un análisis multivariado de características morfológicas y de terpenos entre *P. patula* var. *longipedunculata*, *P. oocarpa* var. *ochoterense* y *P. tecunumanii* (Equiluz 1982; Equiluz y Perry 1983; Equiluz 1988); en el mismo sentido apuntan los resultados de un análisis multivariado entre caracteres morfológicos de *P. oocarpa* var. *ochoterense* y *P. tecunumanii* (Silva, 1990). (b) Que *P. tecunumanii* no es una especie, sino una subespecie de *P. patula*, que podría denominarse *P. patula* Schiede y Deppe subespecie *tecunumanii* (Equiluz y Perry) Styles, basándose en un análisis de oleoresinas entre *P. tecunumanii*, *P. patula* y *P. oocarpa* (Burley y Green, 1978, citado por Barnes y Styles, 1983), la similitud morfológica, ecológica y fenológica con *P. patula* (Styles, 1985), y un análisis multivariado de caracteres morfológicos entre *P. oocarpa* y *P. patula* ssp. *tecunumanii* (McCarter y Birks, 1985).

4.2.2 DESCRIPCION BOTANICA

"Arbol de 20-30 m de altura, ocasionalmente de 30-40 m. Fuste usualmente recto y cilíndrico. Ramas laterales verticiladas. La corteza y ramas de la parte superior del tallo

color rojizo, un poco escamosa, áspera y fisurada en árboles viejos" (Wormald, 1975).

Acículas persistentes por dos a cuatro años, en fascículos de 3 o 4, raramente 2 o 5, de 15 a 30 cm de largo, usualmente de 20 cm; delgadas y colgantes; de 1 a 5 ductos de resina, normalmente 2-3 en posición variable (Wormald, 1975).

Los conos maduros muy persistentes, en grupos de 3 a 4, muy variables en tamaño, de 4 a 12 cm largo x 2.5 a 4 cm de ancho; usualmente cónicos o estrechamente cónicos, reflexos, asimétricos y curvados, de color gris pálido o café. Pedúnculo ausente o de más de 1.5 cm de largo. Semillas pequeñas, de 3-5 mm de largo, negras cafésáceas. (Wormald, 1975). El número de semillas por kilogramo va de 97,000 a 157,000, con un promedio de 147,000 semillas/Kg (Barrett, 1972).

4.2.3 ASPECTO Y HABITO DE CRECIMIENTO

4.2.3.1 ALTURA

En México, *P. patula* alcanza a alturas de 30 m o más, pero en Zimbabwe (antes Rodesia) una pequeña plantación alcanzó cerca de los 50 m de altura a los 51 años de edad. En Kenia, algunas plantaciones tienen una altura dominante de 35 m a menos de 20 años de edad (Wormald, 1975).

4.2.3.2 FUSTE

La forma del fuste es de moderada a buena. Los mejores árboles tienen fustes cilíndricos y rectos, con dominancia apical hasta la edad de 30 años o más. Entre los defectos comunes se encuentra la bifurcación, algunas veces causado por daño mecánico, pero también bajo control genético, al igual que fustes torcidos, curvados, inclinados, sinuosos y con abultamientos nodales (Wormald, 1975).

4.2.3.3 RAMAS Y VERTICILLOS

Loock (1950), observó que el hábito de ramas en México era irregular, mientras que en plantaciones exóticas las ramas nacen de verticilos bastante regulares. usualmente hay cuatro ramas por verticilo, pero llega a haber hasta ocho. La mayoría de los fustes son multiverticilados con cortas distancias entre verticilos; sin embargo, algunos árboles producen un sólo verticilo al año (Wormald, 1975).

Las ramas de árboles jóvenes de plantaciones exóticas comúnmente nacen en un ángulo por arriba de la horizontal. Paterson, en 1967 (citado por Wormald, 1975), estimó la media del ángulo en 21.5 °, pero notó que el ángulo tiende a incrementarse hasta 30 ° hacia la punta.

4.2.3.4 COPA

Los árboles que crecen en lugares abiertos tienen copas extendidas, pero en rodales cerrados las ramas inferiores son rápidamente suprimidas y las copas son relativamente angostas. Sin embargo, es mucha la variación tanto en rodales abiertos como

cerrados (Wormald, 1975).

4.2.3.5 CRECIMIENTO TERMINAL

En Hawaii se observó que los brotes vegetativos presentan actividad visible a partir de diciembre o enero, y continúan hasta septiembre, mes en el que se inicia la dormancia (Lanner, 1966). También se observaron en Hawaii brotes que llegaron al periodo de dormancia elongados pero sin extender sus acículas, lo que parece semejante a los brotes tardíos de verano o "lammas growth" del *P. banksiana* (Rudolph, 1964).

Las observaciones en Hawaii son importantes porque se hicieron a una latitud de 19° a 22° N., que es la misma latitud a la que se distribuye *P. patula* en México, y en una localidad con una precipitación, también muy semejante a la de su distribución natural en México (1180 mm anuales) (Lanner, 1966).

4.2.3.6 FLORACION

En nuestro país, la floración, entendida como el periodo en que el polen madura, ocurre de enero a abril. En Oaxaca, en cambio, la floración se limita a enero y febrero. Sin embargo, la variación de la floración en el tiempo entre individuos es muy grande, tanto en México como en las plantaciones en Africa (Wormald, 1975).

Barnes y Mullin (1974, citados por Wormald 1975), consideraron que la sincronización de flores masculinas y femeninas en Zimbabwe fué buena a altitudes de 1500 msnm o mayores, pero a altitudes menores la floración masculina fue progresivamente tardía y su sincronización pobre. Los mismos autores consideran que buenas lluvias en primavera, seguidas de un verano seco y caliente, inducen una buena producción de flores.

En cuanto a la edad de floración, *Pinus patula* en general es precoz. En Zimbabwe las flores femeninas han aparecido en vivero en plantas de 2 años (Barrett y Mullin, 1966, citados por Wormald, 1975). Estos autores señalan que las flores femeninas aparecen usualmente al tercer año, mientras que las masculinas al cuarto, y la semilla viable al quinto. Sin embargo, la producción de conos puede ser importante hasta el octavo o décimo año. Este patrón es típico en Africa desde los 2° N hasta los 28° S (Wormald, 1975).

4.2.3.7 PRODUCCION DE SEMILLA

La producción de semillas viables por cono varía de 35 a 80. El rendimiento promedio de semilla respecto al peso del cono es de aproximadamente 1 a 2 % (Wormald, 1975). En la región Zacatlán-Chignahuapan, Pue., el rendimiento promedio por cono de 30 Kg de cono es de 250 g de semilla limpia; esto significa un rendimiento del 0.83 % de semilla limpia respecto al peso de los conos antes del beneficio (observación personal, 1987).

4.2.4 DISTRIBUCION NATURAL

4.2.4.1 LOCALIZACION

Se puede decir que *P. patula* es una especie endémica de México, se considera que *Pinus tecunumanii* es una especie aparte y no una subespecie de la primera. Su distribución natural ocupa una angosta franja discontinua de las pendientes orientales de la Sierra Madre Oriental, la parte oriental del Eje Neovolcánico y de la Sierra de Oaxaca. Esta franja ocupa desde los 24° N en Tamaulipas, hasta los 18° N en Oaxaca (Ver Mapa 1) (Wormald, 1975; Eguiluz, 1978).

Las poblaciones más septentrionales se ubican en los límites de Tamaulipas y Nuevo León, al NO de Cd. Victoria, y en la Sierra de Guatemala, Tamps. Hacia el sur, su distribución se interrumpe por el Valle del Río Pánuco y reaparece en Pinal de Amoles y el Madroño, Querétaro. Al sureste, reaparece en Molango, Hidalgo, en una gran franja que se continúa en la dirección mencionada a través de Huayacocotla, Ver., Agua Blanca, Hgo., Honey, Zacatlán y Chignahuapan, Pue., y Tlaxco, Tlaxcala. Ahí la franja cambia hacia el este hacia Las Vigas, cerca de Xalapa, Ver., para continuar hacia el sur hasta cerca de Orizaba, Ver. y Coyomiapan, Pue. Su distribución se ve interrumpida para reaparecer en Concepción, los Etias y Sierra Juárez, Oax. (Barrett, 1972; Wormald, 1975; Vela, 1980).

4.2.4.2 ALTITUD

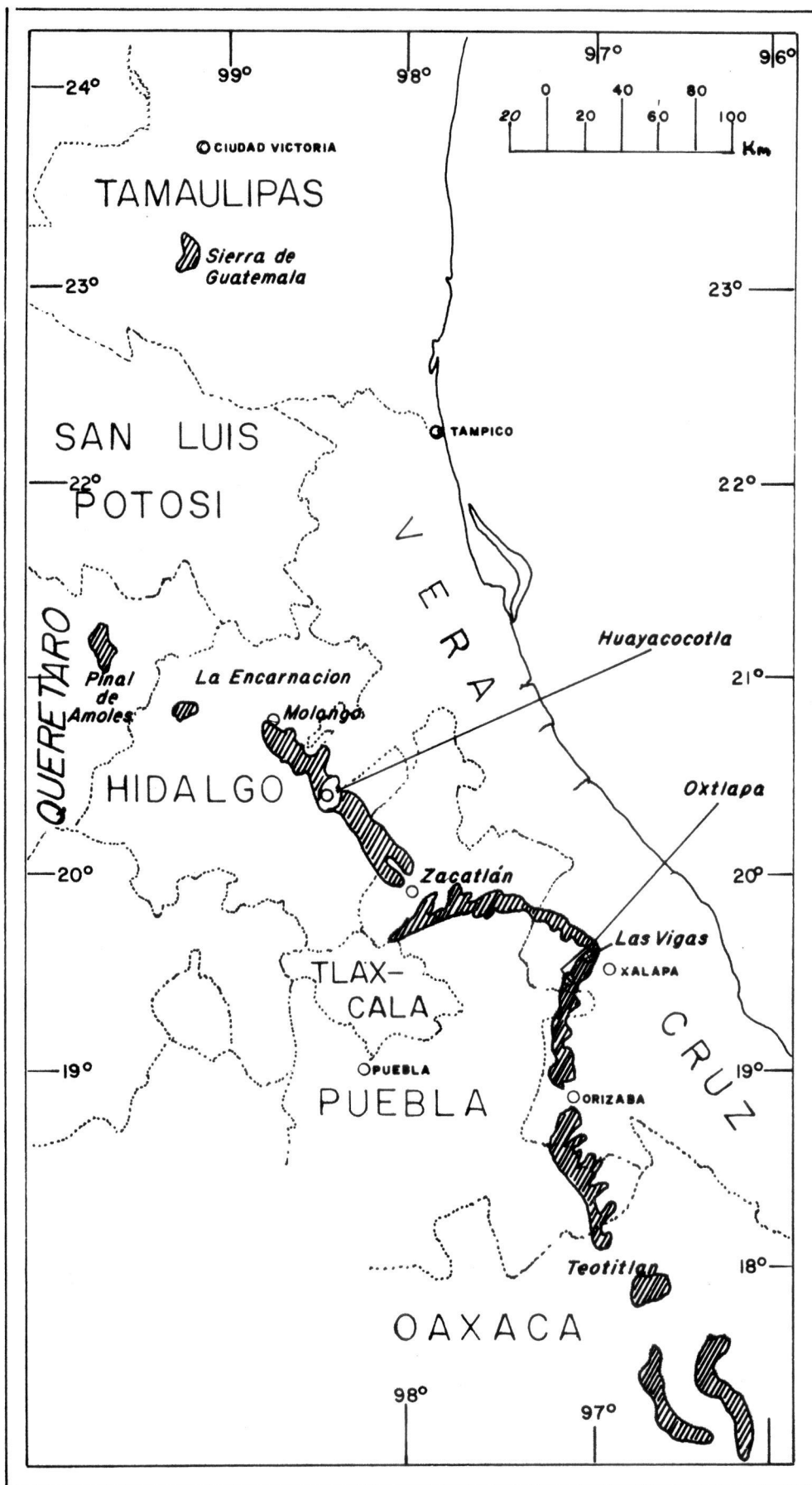
En cuanto a su distribución altitudinal, los lugares más bajos están en la Sierra de Guadalupe, Tamps., Zacualpan, Ver. y Tetela de Ocampo, Pue., a 1650 msnm, mientras que la mayor altitud es de alrededor de los 3000 msnm en El Peñón, Chignahuapan, Pue., en el Pico de Orizaba, Ver. y en Concepción, Oax. (Barrett, 1972; Vela, 1980). Sin embargo, los principales bosques están entre los 2000 y los 3000 msnm (Madrigal, 1967).

4.2.4.3 CLIMA

El clima que predomina en las áreas que ocupa la distribución natural de esta especie es templado húmedo o subhúmedo. Las temperaturas medias anuales van de 10 a 16 °C; las medias del mes más frío de 7.6 a 12 °C, y las del mes más caliente entre 12.7 y 20 °C; máximas extremas de 26 °C (Jalacingo) a 38 °C (Zacualtipán), y mínimas extremas de - 9 °C (Teziutlán) y - 0.3 °C (Altotonga) (Wormald, 1975; Eguiluz, 1978; Vela, 1980; INEGI, 1987; Sáenz, 1989).

La precipitación varía de 1000 a 1500 mm, pudiendo ser mayor, de hasta 2000 a 2500 mm, pero aparentemente nunca inferior a 1000 mm (Wormald, 1975; Vela, 1980; INEGI, 1987; Sáenz, 1989).

Existen reportadas precipitaciones muy bajas, hasta de 700 mm; sin embargo, es muy probable que correspondan a estaciones meteorológicas situadas en lugares relativamente distantes de los bosques de *P. patula*, o al menos fuera de éstos, pero en sitios definitivamente más secos; seguramente estos datos han sido incluidos por los investigadores a falta de datos de estaciones más cercanas. Un ejemplo es el Municipio de Chignahuapan, Pue.



MAPA 1. Distribución de *Pinus pátula* en México (tomado de Wormald, 1975) y ubicación de los ensayos de progenies del presente trabajo.

con grandes rodales de esta especie en la parte más alta y húmeda del municipio; sin embargo, la estación meteorológica está ubicada en la cabecera municipal del mismo nombre, en un valle bastante más seco, con una media total anual de alrededor de 700 mm, que definitivamente no corresponde a las condiciones en las que crece *P. patula*.

A la precipitación total anual directa hay que sumar el efecto de la niebla, que parece muy importante, al punto que Vela (1980), observó que el límite inferior de la zona de niebla coincide con el límite inferior de *P. patula*.

Por otra parte, esta especie es aparentemente susceptible a vientos fuertes, ya que éstos producen lesiones mecánicas en raíces y yemas apicales (Whitesell y LeBarron, 1976; Vela, 1980).

4.2.4.4 SUELOS

En general son profundos, con buen drenaje, de textura frecuentemente areno-arcillosa y ligeramente ácidos (Wormald, 1975; Vela, 1980).

4.2.5 CARACTERIZACION ECOLOGICA

Forma masas puras y densas, pero también se encuentra mezclado con *P. pseudostrobus*, *P. teocote*, *P. ayacahuite* y *Abies religiosa* (Vela, 1980).

Algunos bosques que forma no parecen ser climax climático, pero se mantienen como tales por perturbaciones como incendios. El climax climático podría ser un bosque de *Quercus*. En este mismo sentido, se sugiere que la especie se comporta como colonizadora de áreas desprovistas de vegetación. Por ejemplo, se ha observado que la presencia de vegetación abundante ya establecida, sea arbórea, arbustiva o herbácea, impide o dificulta la regeneración natural (Vela, 1980; Mastache, 1988); en cambio, los incendios ligeros, al eliminar la hojarasca y al aumentar la dehiscencia de los conos en el suelo, ayudan a la regeneración natural (Vela, 1980).

4.2.6 PROPIEDADES DE LA MADERA

4.2.6.1 ASPECTO

La madera temprana es casi blanca, mientras que la tardía es café pálida con canales resiníferos numerosos y pequeños. Sin embargo, el contenido de resina no es alto: 1 a 3 % del peso total (Tissot, 1968, citado por Wormald, 1975); Gil Arroyo, 1951, citado por Vela, 1980).

4.2.6.2 PROPIEDADES FISICAS

La longitud de fibra varía de 2 a 5 mm, con una media de 3.2mm (Paterson, 1967, citado por Wormald, 1975).

Se han estimado diversos valores de densidad de la madera. En los bosques naturales de México, en la región de Cuignahuapan y en la de Zacatlán, ambas en Puebla, se estimaron valores de

0.470 gr/cm³ y 0.487 gr/cm³, respectivamente (Quiñones, 1974). En las plantaciones de Angola, Kenia, Madagascar, Sudáfrica, Suazilandia, Tanzania y Uganda, los valores encontrados van de 0.369 a 0.609 gr/cm³, con una media de 0.452 gr/cm³ (Wormald, 1975).

4.2.7 USOS E IMPORTANCIA ECONOMICA

En México, en la región de Zacatlán-Chignahuapan, Pue., existe una importante industria forestal establecida, con un volumen de corta anual autorizado de aproximadamente 200,000 m³ rollo-total-árbol. La especie que más contribuye a este volumen es *Pinus patula*. La madera se destina a la elaboración de postes, tablas, polines, cimbras, contenedores para productos de exportación, empaques para frutas y muebles. En la región de Huayacocotla, Ver., existe una situación similar: el *P. patula* es la especie de mayor importancia y se le da el uso señalado. Ocasionalmente, trozas de cortas dimensiones son vendidas para pulpa y papel a la fábrica de Tuxtepec, Oax., o a la de San Rafael, Edo. de Mex.

Las partes externas de trozas grandes, de elevada densidad, eran utilizadas para fabricar duela en Apulco, Hgo. (Loock, 1950).

En Sudáfrica, la madera de esta especie se utiliza para techos, muebles, cajas de empaques, tablones para la construcción, duela y pulpa para papel (Wormald, 1975).

Como se puede ver, *P. patula* tiene amplias aptitudes para madera y como celulósico. Si a esto agregamos su rápido crecimiento y buena forma, es evidente que es una especie de gran importancia forestal.

4.2.8 CRECIMIENTO Y RENDIMIENTO

El *P. patula* es una de las especies de pinos mexicanos que muestran mayor velocidad de crecimiento (Vela, 1980). En los bosques naturales cercanos a Ixaco, Ixaco., en donde hay rodales puros de esta especie, se reportan incrementos medios anuales en volumen de 14.7 m³/ha/año (Flores, 1986). En una plantación de 12 años, originada de semilla sin mejoramiento genético y prácticamente sin manejo silvícola en Las Vigas, Ver., los incrementos medios son de 21.8 m³/ha/año (Valenzuela, 1980).

En el Sur y Este de Africa, los rendimientos reportados son muy variados. Evidentemente, depende de la calidad del sitio y del manejo silvícola de la densidad. Por ejemplo, en Malawi es posible que el rendimiento promedio sea de 20 m³/ha/año; en los mejores sitios no aclareados es de 29 m³/ha/año. Un rendimiento máximo se da en sitios con elevada precipitación en Tanzania, en donde tienen incrementos anuales de 40 m³/ha/año (Wormald, 1975).

4.2.9 IMPORTANCIA COMO EXOTICA

Los pinos mexicanos se han considerado como la "elección lógica" cuando se requiere ensayar especies y procedencias en países con grandes áreas que se desea convertir a uso forestal. La conocida variedad y adaptabilidad de las especies mexicanas a muchos sitios diferentes, ha permitido introducirlos con gran éxito en áreas tales como Sudamérica, Sur de África, Asia Central, Australia y Nueva Zelanda (Saylor y McElwee, 1963; Equiluz, 1987).

De los pinos nativos de México y el Caribe, *Pinus patula* es el que más se ha utilizado a elevadas altitudes en países tropicales y subtropicales. Su éxito ha sido tal que en Sudáfrica y Nueva Zelanda, las plantaciones de pinos exóticos como *Pinus patula* están ganando terreno a los bosques naturales, suprimiendo especies nativas de gran valor botánico (Zobel et al., 1987).

Las plantaciones más importantes en el mundo de esta especie se encuentran en Sudáfrica, en donde ocupa el 44 % del total del área de pino de la República de Sudáfrica (Darrow y Coetzee, 1983). *P. patula* fue introducido a Sudáfrica en 1908 de procedencia desconocida. En 1925 se iniciaron reforestaciones a gran escala con esta especie, importándose grandes cantidades de semilla a granel durante 1926-1931, siempre de procedencia desconocida. Esta es la razón por la que actualmente se desconoce el origen de la mayor parte de las plantaciones sudafricanas. Fue hasta 1969 que se empezaron a introducir procedencias conocidas (Darrow y Coetzee, 1983).

Sin embargo, en un interesante estudio de Burgers (1975), se hizo una correlación entre las características morfológicas de *Pinus patula* a lo largo de su distribución en rodales naturales estudiados previamente por Barrett (1972) y las características de esta especie en plantaciones de Sudáfrica. Lo anterior permitió inferir que la semilla que se introdujo originalmente a Sudáfrica probablemente procede de manchones aislados ubicados en el noroeste de su distribución natural, de localidades como Sierra de Guatemala, Tams., El Madroño y Pinal de Amoles, Qro. y Boca de Mármoles, Hgo., y también de localidades del sur de su distribución, como Sierra de Papalos, Oax.

En Nueva Zelanda se introdujo en 1877. En la India en 1929, en las estribaciones interiores del Himalaya (Ghosh y Guhathakurta, 1973). En 1966-1970 se establecieron numerosos ensayos con procedencias de Kenia, Malawi, Sudáfrica y Australia. En todos los lugares en donde se ha ensayado en la India, ha sido capaz de crecer más de 1 m por año (Pande, 1982). Actualmente existe una gran demanda de semilla en ese país y un programa de establecimiento de huertos semilleros (Kapoor, et al., 1977).

En Hawaii, que tiene una latitud y áreas con clima y suelo muy semejantes a los sitios en donde crecen pinos en México, se ensayaron diez especies de pinos mexicanos. El que tuvo el mayor crecimiento fue *P. patula* (Whitesell y LeBarron, 1976).

En Zimbabwe, *P. patula* se introdujo en 1921. Actualmente cuenta con 77,000 ha plantadas con esta especie (Barnes, 1977). En Tanzania, en la región de Kilimanjaro, *P. patula* tiene un crecimiento satisfactorio, y es una de las dos especies más importantes de plantaciones comerciales a gran escala (Mwihomeke, s/a).

También se han desarrollado plantaciones importantes de *P. patula* en Angola, Mozambique, Madagascar, Malawi, Kenia, Uganda, Etiopía, Ruanda, Burundi, Camerún, Nigeria, Zaire, Australia, Papúa - Nueva Guinea, Sri Lanka, Argentina, Brasil, Venezuela, Colombia, Ecuador y Jamaica (Wormald, 1975; Eguiluz, 1987).

En la mayoría de los países mencionados, la principal fuente de semillas para establecer las plantaciones a gran escala fue Sudáfrica. En 1970, las plantaciones de *P. patula* en África ocupaban 424,000 ha. En aquellos países africanos en donde se ha plantado *P. patula*, esta especie representa el 50 % del total de áreas plantadas para maderas blandas. Fuera de África, en 1970 existían otras 14,000 ha plantadas con esta especie (Wormald, 1975).

4.2.10 MEJORAMIENTO GENÉTICO

Los programas de mejoramiento genético usualmente cuentan con ensayos de especies, procedencias y progenies. Existen numerosos reportes sobre ensayos de especies y procedencias con referencia a *Pinus patula*. Sin embargo, por los objetivos de este trabajo, a continuación citaremos únicamente reportes de evaluaciones de ensayos de progenie de esa especie.

Los ensayos de progenie de *Pinus patula* que han sido reportados con mayor amplitud, son los realizados por R.D. Barnes y colaboradores en Zimbabwe. En este país se establecieron durante 30 años unas 30,000 ha de plantaciones de *Pinus patula* sin mejoramiento genético.

A partir de 1950 se inició un importante programa de pruebas de progenie. Partiendo de 47 clones de árboles superiores, obtenidos de seleccionar 1:31,000 árboles de plantaciones de cuarta generación (a partir de la introducción de esta especie de México), se establecieron en 1968-1969 ensayos de progenies con diversos diseños: policruza, factorial Carolina del Norte II y cruza recíprocas. El objetivo de las pruebas era identificar los genotipos con mejor aptitud combinatoria general y obtener información genética de la plantación. Esto encaminado a establecer huertos semilleros de producción (Burley *et al.*, 1966).

Una evaluación temprana en vivero (1-12 meses de edad), sugiere que el número y longitud de cotiledones, número de verticilos y ramas tienen control genético a nivel de familias. Como dato inesperado, los efectos de la aptitud combinatoria general sobre la altura desaparecen progresivamente después de

los 6 meses, y no existe correlación entre la altura al primer mes y al doceavo; esto sugiere que diferentes genes controlan la altura al principio y al final de la fase de vivero (Barnes y Schweppenhauser, 1978) (También es posible que parte de las diferencias en la altura antes de los 6 meses sea producto de efectos maternos).

Una amplia evaluación de las progenies, métodos de cruzamiento y diseños de campo a los 1 1/2 años de edad a partir de la plantación, indican lo siguiente (Barnes y Schweppenhauser, 1979):

- a) Las heredabilidades más altas corresponden al número, distribución y tamaño de las ramas, así como al volumen.
- b) El control genético aditivo que existe los 1 1/2 años de edad puede ser utilizado para una selección temprana, si existe una alta correlación juvenilidad-madurez.
- c) Las correlaciones genéticas son favorables en tipo y magnitud, lo cual podría ser aprovechado para aplicar un índice múltiple de selección. Por ejemplo, el área basal de ramas está correlacionado negativamente con el volumen, lo que permitiría seleccionar a favor de árboles "eficientes", de alta productividad y copa angosta.
- d) Para un amplio rango de heredabilidades que son de importancia para el mejorador, un factorial de 9 hembras x 5 machos provee de estimadores con precisión satisfactoria.
- e) La mayor parte de la varianza total es explicada por la variación entre árboles dentro de parcela. Si se desea aumentar la precisión de las estimaciones, es preferible aumentar el número de parcelas, manteniendo un número de árboles por parcela de 3 a 5.

Valores de heredabilidad de la altura estimados por Barnes y Schweppenhauser (1979), y por otros autores, se resumen en el Cuadro 10.

Los resultados de otros reportes sobre ensayos de progenies de *Pinus patula* se resumen a continuación.

Paterson (1968), basándose en diversos ensayos de progenies de árboles plus de *Pinus patula*, estima que se pueden esperar ganancias genéticas del 60 % para volumen.

Václav (1972), evaluó en Tanzania ensayos de progenies procedentes de Kenia, Tanzania y Zimbabwe a la edad de 4 y 11 meses a partir de la plantación. Se encontraron diferencias no significativas a nivel de las procedencias citadas, pero sí grandes diferencias a nivel de familia. Esto hace prometedora una selección de mejores individuos dentro de mejores familias.

Denison (1973, citado por Wormald, 1975), encontró diferencias, a nivel de familias de huertos semilleros sexuales en Sudáfrica, en DAP, volumen y número de conillos. Con menos diferencias pero significativas, el número de ramas por verticilo, diámetro de ramas y ancho de copa. Las diferencias en ángulo de rama, longitud de rama y la relación diámetro de

rama/DAP no fueron sinificativas.

Kageyama *et al.*, (1977), evaluó en Brasil progenies de medios hermanos procedentes de árboles superiores de Zimbabwe a la edad de 1 a 5 años. En una localidad, el crecimiento en altura es extraordinario: 11.5 m en promedio a los 5 años. Las heredabilidades se describen en el Cuadro 10. Con una intensidad de selección del 50 % de las mejores familias y 20 % de mejores individuos dentro de familia, se esperan ganancias genéticas de 6.1 % en altura, 7.1 % en diámetro y 13 % en rectitud de fuste.

Falkenhagen (1979), en una evaluación en Sudáfrica de procedencias y progenies de Puebla, Hidalgo y Oaxaca, encontró cierto nivel de control genético a nivel de progenies, ya que la contribución de éstas a la varianza total es de 30 % para altura, 55 % para DAP, 55 % para forma de tallo y 45 % para forma de copa en una localidad y 13 % en otra localidad.

Darrow y Coetzee (1983), encontraron que no hay correlación estrecha entre elevado volumen y buena forma de fuste. Sin embargo, muchos de los lotes que produjeron los mejores volúmenes tienen un promedio de forma de fuste ligeramente superior al promedio de la localidad ensayada.

Barnes y Mullin (1984, citados por Zobel *et al.*, 1987)..
en evaluaciones hechas en Zimbabwe, reportan que la rectitud del fuste y la altura se encuentran bajo fuerte control genético a nivel de procedencias, al contrario de la densidad de la madera, que presentó un bajo control genético.

En Colombia, Ladrach (1987) comparó el crecimiento de progenies de medios hermanos procedentes de plantaciones en Sudáfrica contra progenies locales; las primeras resultaron superiores, presumiblemente por efecto de selecciones anteriores. El comportamiento de la heredabilidad de la altura total cambió con el tiempo, con tendencia a disminuir entre 1 y 5 años de edad, y estabilizarse a los 7 años.

Barnes *et al.*, (1987), encontraron en un ensayo de Zimbabwe algo verdaderamente inesperado: segregación aparentemente mendeliana de la característica diámetro (y en consecuencia, volumen). En tres progenies de hermanos completos se encontró en proporción 3:1 árboles grandes:pequeños. Los autores sugiere que probablemente el diámetro está controlado por un sólo locus; cuando se presenta el homocigoto recesivo hay un creecimiento muy pobre, mientras que en el heterocigoto hay sobredominancia a favor de un crecimiento rápido.

5. METODOLOGIA

5.1. ORIGEN DEL MATERIAL PROBADO

El Centro de Genética Forestal A.C., obtuvo en 1985, a través de la Central American and México Coniferous Resources Cooperative (CAMCORE), con sede en Raleigh, Carolina del Norte, U.S.A., semilla de polinización abierta de diferentes familias de segunda generación de selección, por polinización abierta, de un huerto semillero sexual de Sudáfrica, colectada en 1982. También se recibió semilla de polinización abierta de primera generación de selección, de un huerto semillero clonal y varios árboles superiores seleccionados en plantación/ (Nienstaedt, 1986). Por lo anterior, todas las familias son de medios hermanos, y se les llamará en lo sucesivo indistintamente familias o progenies.

Una vez descartadas las familias que presentaron bajo porcentaje de germinación, se decidió agrupar los lotes de semilla en dos grupos/ (Cuadro 1):

- (a) 22 familias de segunda generación de selección (todas de huerto semillero sexual), para probarse en Huayacocotla, Ver.
- (b) 47 familias de primera generación de selección (4 de huerto semillero clonal y 43 de árboles superiores), para probarse en Oxtlapa, Ver.

5.2. ESTABLECIMIENTO Y DISEÑO DE CAMPO DE LAS PRUEBAS

La semilla del grupo (a) mencionado arriba, se sembró del 28 al 31 de enero de 1986. La planta se produjo en el vivero experimental del Centro de Genética Forestal, A.C. en Chapingo, México, utilizando bolsas negras de 6.5 x 22 cm y tierra de monte como sustrato. Se plantó en campo del 9 al 13 de diciembre de 1986, en un terreno en donde crecía un rodal natural de *Pinus patula* de muy buena calidad y que se desmontó *ex-professo* para el experimento; el terreno es propiedad del Ejido Canalejas de Otates, Mpio. de Zacualpan, cerca de Huayacocotla, Ver. El diseño de campo es de 12 bloques completos al azar con 4 árboles en hilera por parcela, a un espaciamiento de 2 x 2 m (Nienstaedt, 1986a).

La semilla del grupo (b) se sembró del 5 al 13 de mayo de 1986 (31 familias) y del 4 al 5 de junio de 1986 (16 familias). La planta se produjo de la misma forma que en la prueba anterior. Se sembró en campo en noviembre de 1987, previa eliminación manual de la vegetación existente, en un terreno del ejido Oxtlapa, Mpio. de Xico, Ver., originalmente forestal, desmontado aproximadamente en 1985 y convertido a pastizal. Este terreno forma parte de una extensión mayor, actualmente en comodato con la Dirección de Asuntos Ecológicos del Gobierno del Estado de Veracruz, en donde se encuentra ubicado un gran vivero forestal. El diseño de campo es de 9 bloques completos al azar con 4 árboles en hilera por parcela, a un espaciamiento de 2 x 2 m.

CUADRO 1. ORIGEN DEL MATERIAL SUDAFRICANO PLANTADO EN DOS LOCALIDADES DE VERACRUZ. Todas las familias son de medios hermanos.

ENSAYO DE HUAYACOCOTLA
22 FAMILIAS DE SEGUNDA GENERACION DE SELECCION.

Número-clave de familia	Origen
22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 36, 38, 39, 40, 92, 93, 94, 95.	Huerto semillero sexual de Rietfontein

ENSAYO DE OXTLAPA
47 FAMILIAS DE PRIMERA GENERACION DE SELECCION

Número-clave	Origen
3, 4, 10, 13, 16, 20.	Huerto semillero clonal de Spitzkop
	Arboles superiores de planta- ción seleccionados en:
42	Olifantsgeraamte
43, 44, 45.	Sabie
46, 47, 48, 49, 50, 51, 52, 53, 54, 55,	
57, 58, 59, 60.	Hendriksdal
61, 62, 64, 65, 66, 67, 68.	Elandsdrift
69.	London
70, 71, 72, 73, 74, 75, 77.	Doornhoek
79.	Hebron
80	Peak Tibers
81, 82, 83, 84, 85, 86.	Driekop

FUENTE: Cartas de Michael B. Kane, Coordinador de Pruebas Genéticas, Central America and México Coniferous Resource Cooperative (CAMCORE), North Carolina, USA, al Dr. Teobaldo Equiluz, División de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma Chapingo, 12/junio/1985 y 14/octubre/1985.

CUADRO 2. DESCRIPCION DE LAS LOCALIDADES EN DONDE SE ESTABLECIERON LOS ENSAYOS.

CARACTERISTICAS	LOCALIDAD	
	HUAYACOCOTLA	OXTLAPA
Latitud Norte	20° 25'	19° 25'
Longitud Oeste	98° 23'	97° 06'
Altitud msnm	2250	2360
Temp. media anual	13°C (1)	13°C (3)
Precipitación anual (mm)	2000 (2)	2600 (3)
Suelo	arcillo-limoso (4)	

Fuentes: (1) Tejeda *et al.*, 1989. Atlas climático del Estado de Veracruz. (2) Mapas climáticos 1:500,000 del Instituto Nacional de Geografía e Informática. No hay estaciones meteorológicas cercanas al ensayo, y la información de los mapas es imprecisa. Debe tomarse con reservas. (3) Datos promedio del periodo 1987-1989, estación meteorológica de Oxtlapa, Veracruz. Tomado de los registros originales. (4) Nienstaedt, 1986a. Informe.

En las dos pruebas, el testigo (dos parcelas por bloque en Huayacocotla y una en Oxtlapa), consiste en plantas tomadas al azar de viveros comerciales locales, originadas de procedencias locales, sin mejoramiento genético. La faja de protección consiste en dos hileras de árboles de las mismas familias ensayadas, que no son incluidos en el análisis.

Los datos de clima, altitud y ubicación de las pruebas se resume en el Cuadro 2 y Mapa 1.

5.3. MEDICIONES

La descripción de las variables cuantificadas se detalla en el Cuadro 3.

En el ensayo de Huayacocotla, se hicieron evaluaciones tempranas de ALT a los 3, 10, 17 y 23 meses de edad a partir de la plantación (estas cuatro evaluaciones fueron realizadas por el Dr. Hans Nienstaedt, la Bibl. Gabriela Barbosa y M.C. Eduardo Catalán; los datos fueron proporcionados por el primero)

A la edad aproximada de 26 meses a partir de la plantación (entre el 19 de enero y el 19 de marzo de 1989) se evaluó ALT, DIA, VER, COPA, FUS, ANG, FLO, PLA, FEN (21 de enero de 1989), y HEL (2 de marzo de 1989). Finalmente, a la edad de 38 meses (6 al 20 de febrero de 1990), se evaluó ALT, DIA, VER, FLO, PLA y FEN (7 de febrero de 1990).

En el ensayo de Oxtlapa, a la edad aproximada de 28 meses a partir de la plantación (entre el 11 de noviembre de 1989 y el 23 de febrero de 1990), se midió ALT, DIA, VER, COPA, FUS, ANG, PLA, FLO y FEN (23/II/1990). Una segunda serie de mediciones se hizo a la edad de 38 meses (16 al 18 de noviembre de 1990), cuantificándose ALT, DIA y VER.

En las dos pruebas, en la segunda serie de mediciones se descartó COPA porque éstas se encontraban ya entrelazadas y en franca competencia, por lo que ya no era posible medir e interpretar satisfactoriamente este carácter. También se descartó ANG, por considerar que variaría poco en el lapso de un año. HEL se evaluó la única vez que se presentó daño evidente por heladas. PLA se descartó de la segunda serie de mediciones en Oxtlapa porque en la primera la incidencia fue despreciable. FEN se evaluó siempre en febrero, que es cuando se inicia la elongación del brote líder.

5.4. ANALISIS ESTADISTICO

En todos los análisis que se describen a continuación, se consideran únicamente 8 bloques de Huayacocotla y 6 de Oxtlapa. Esto se debe a que si bien la sobrevivencia a los 38 meses de edad a partir de la plantación fue bastante aceptable: 91 % para Huayacocotla y 84 % para Oxtlapa, se decidió excluir los 4 bloques que presentaban mayor mortalidad en la primera prueba y los 3 de mayor mortalidad en la segunda, con la finalidad de disminuir el tiempo y costo del análisis en computadora. Después

CUADRO 3. VARIABLES CUANTIFICADAS EN LOS ENSAYOS DE HUAYACOCOTLA Y OXTLAPA.

CLAVE	VARIABLE	UNIDAD
ALT	ALTURA TOTAL. De la superficie a la punta de la yema líder (aunque no sea la central).	cm
DIA	DIAMETRO BASAL del fuste, cuantificado a 8.0 cm sobre la superficie, tomado en dirección perpendicular a la pendiente.	mm
VER	NUMERO TOTAL DE VERTICILLOS, incluidos los formados por la inserción de dos ramas, así como los que están al nivel de la superficie. Se contaron de arriba hacia abajo, considerando como verticilo "cero" a la yema líder si ya tenía formadas yemas laterales o si tenía una elongación de al menos 15 cm, aunque no tuviera yemas laterales.	Numero
COPA	ANCHO DE LA COPA en el diámetro de mayor extensión. Distancia entre la punta de las acículas de las ramas opuestas que formen la mayor extensión de copa en perpendicular a la vertical del tallo.	cm
FEN	FENOLOGIA DEL CRECIMIENTO CORRIENTE. Escala de 1 a 5 referida al estado de crecimiento de la yema líder, con los siguientes valores: 1= Yema no desarrollada, sin crecimiento aparente y en aparente dormancia. 2= Yema elongada pero sin acículas visibles. 3= Yema elongada con acículas visibles pero apenas iniciando su desarrollo y adheridas a la yema. 4= Yema elongada, con acículas poco desarrolladas pero ya separadas de la yema. 5= Yema elongada, con acículas bien desarrolladas y completamente separadas de la yema.	Indice
HEL	DAÑO POR HELADAS. Escala del 1 al 5 referida al daño por heladas en la yema líder y en las yemas de las puntas de las ramas. Los valores son: 1= Sin daño alguno aparente. 2= Daño ligero en la yema líder y/o en las yemas de las ramas. 3= Daño intermedio en la yema líder y/o en las yemas de las ramas. 4= Daño intenso en la yema líder y/o en las yemas de las ramas. 5= Daño muy intenso en la yema líder y en las yemas de las ramas. Aspecto general del árbol muy deteriorado.	Indice
FUS	RECTITUD DE FUSTE. Escala del 1 al 5. Los valores son: 5= Perfectamente rectos. 4= Ligeramente curvados, pero es posible trazar una línea recta imaginaria de la base hasta la punta sin salirse del fuste. 3= Curvados o torcidos. No es posible trazar una línea recta imaginaria de la base hasta la punta sin salirse del fuste. 2= Bifurcados o con curvas y torceduras pronunciadas. 1= Muy torcidos o muy curvos o bifurcados con un ángulo de bifurcación muy abierto.	Indice
ANG	ANGULO DE INSERCIÓN DE LA RAMA más larga del 4o. verticilo medido con transportador de arriba hacia abajo, en escala de 1 a 10 (1=9°, 10=90°), dejando 6 cm de la inserción de la rama al lugar en donde se midió el ángulo, para evitar errores por la curvatura de la rama.	Indice
FLO	FLORES. Presencia o ausencia de conillos: 1=Ausencia, 2=Presencia (Sólo en una medición: A=Ausencia, F=Femeninas, M=Masculinas, FM=ambas).	
PLA	PLAGAS Y ENFERMEDADES. Presencia o ausencia de ataque por plagas y enfermedades. 1=Ausencia, 2=Presencia.	

de la exclusión de bloques mencionada, la sobrevivencia representaba en Huayacocotla el 95 % en, y en Oxtlapa el 90 %.

Las dos pruebas se analizaron individualmente en cuatro etapas generales:

Primera etapa: Análisis de la varianza y pruebas de "t" de Student y de Dunnett, para comparar las diferencias entre las progenies sudafricanas y el testigo local.

Segunda etapa: Análisis de la varianza y estimación de la heredabilidad en sentido estricto. En este análisis se excluyó al testigo.

Tercera etapa: Se estimó la respuesta esperada a la selección por carácter, a partir de los diferenciales de selección y las heredabilidades estimadas.

Cuarta etapa: Se calcularon correlaciones fenotípicas simples entre todas las variables a todas las edades.

5.4.1. Análisis de la varianza

Los análisis de varianza se realizaron utilizando el paquete estadístico SAS, Procedimiento GLM (SAS, 1987). El modelo estadístico es el siguiente:

$$\text{MODELO: } Y_{ijk} = M + B_i + F_j + BF_{ij} + E_{(ij)k} \quad (1)$$

En donde:

Y_{ijk} = Observación en el k-ésimo árbol, j-ésima familia, i-ésimo bloque.

M = Media general.

B_i = Efecto del i-ésimo bloque.

F_j = Efecto de la j-ésima familia.

BF_{ij} = Efecto de la interacción entre la j-ésima familia y el i-ésimo bloque. Equivale al error experimental.

$E_{(ij)k}$ = Efecto del k-ésimo árbol de la j-ésima familia, i-ésimo bloque. Equivale al error de submuestreo.

En donde: $i = 1, 2 \dots b.$ $j = 1, 2 \dots f.$ $k = 1, 2 \dots n.$

Análisis con testigo:

Análisis sin testigo:

En Huayacocotla: $b = 8; f = 23.$

$b = 8; f = 22.$

En Oxtlapa: $b = 6; f = 48.$

$b = 6; f = 47.$

En ambos ensayos $n = 4$. Sin embargo, en las parcelas en donde se presentó mortalidad, "n" es menor a 4. Por esta misma razón, en la estimación de los componentes de la varianza se utiliza un "n" corregido.

La esperanza de los cuadrados medios se indican en el Cuadro 4.

CUADRO 4. TABLA DE ANALISIS DE LA VARIANZA.

FUENTE DE VARIACION	GRADOS DE LIBERTAD	CUADRADOS MEDIOS	ESPERANZA DE LOS CUADRADOS MEDIOS
BLOQUES (B)	b - 1	CM _B	$S_E^2 + nS_{BF}^2 + nfS_B^2$
FAMILIAS (F)	f - 1	CM _F	$S_E^2 + nS_{BF}^2 + nbS_F^2$
FAM x BLO (BF)	(b-1)(f-1)	CM _{BF}	$S_E^2 + nS_{BF}^2$
ERROR (E)	bf(n-1)	CM _E	S_E^2
TOTAL	(bfn) - 1		

CM = Cuadrados Medios; n = número de árboles por parcela, b = número de bloques; S_E^2 = Varianza del error, S_{BF}^2 = Varianza interacción bloque*familia, S_F^2 = Varianza entre familias, S_B^2 = Varianza entre bloques. Los componentes bloque y familia se consideraron como efectos aleatorios.

5.4.2. Comparación entre medias

La comparación del crecimiento de las familias sudafricanas (tomadas en conjunto como una población), contra el testigo local, se realizó utilizando la prueba de "t" de Student con la fórmula para comparar medias de poblaciones con distinto tamaño de muestra (Infante y Zárate, 1984):

$$t = \frac{X_1 - X_2}{\sqrt{\frac{(n-1)S_1^2 + (m-1)S_2^2}{n+m-2} * \left(\frac{1}{n} + \frac{1}{m}\right)}} \quad (2)$$

En donde: t = Valor estimado de "t" de Student

X_{12} = Media de la población 1. X_{22} = Media de la población 2.

S_1^2 = Varianza " " " " " S_2^2 = Varianza " " " " "

n = Tamaño de muestra " " " " " m = Tamaño de muestra " " " " "

La comparación de cada una de las familias de origen sudafricano respecto al testigo local, se realizó utilizando la prueba de Dunnett (Steel y Torrie, 1988):

$$d = t \sqrt{\frac{2(CM_E)}{p}} \quad (3)$$

En donde: d = Valor estimado de Dunnett.
 t = " de tablas " " "
 CME = Cuadrado medio del error.
 p = Número de tratamientos a comparar, sin incluir al testigo.

La comparación múltiple entre las medias de las progenies sudafricanas, se realizó aplicando la prueba de comparación múltiple de medias de Tukey, con ayuda del Paquete SAS, Procedimiento GLM, Opción Medias/Tukey (SAS, 1987). La fórmula de esta prueba es la siguiente (Steel y Torrie, 1988):

$$w = q_{\alpha}(p, f) S_y \quad (4)$$

En donde: w = Valor crítico de Tukey para cada par de medias.
 q = Valor de tablas de Tukey.
 a = Error alfa.
 p = Número de tratamientos a comparar.
 f = Grados de libertad del error.
 S_y = Error estándar de toda la población.

5.4.3. Estimación de la heredabilidad.

Se estimó la heredabilidad en el sentido estricto, a partir de los componentes de la varianza. Estos últimos se obtuvieron con ayuda del paquete SAS, Procedimiento VARCOMP, Opción METHOD=TYPE1 (Littell y McCutchan, 1987; SAS, 1987). Las fórmulas que se utilizaron para estimar la heredabilidad son los siguientes:

Heredabilidad individual (h_I^2) (suponiendo que el 100 % de la polinización fue cruzada) (Namkoong et al., 1966; Wright, 1976; Zobel y Talbert, 1984):

$$h_I^2 = \frac{4S_F^2}{S_E^2 + S_{BF}^2 + S_F^2} \quad (5)$$

En donde: S_F^2 = Varianza entre familias; S_{BF}^2 = Varianza debida a la interacción familia*bloque; S_E^2 = Varianza debida al error (Ver la esperanza de los Cuadrados Medios en el Cuadro 4).

Heredabilidad de las medias de familia (h_F^2) (Namkoong et al., 1966; Wright, 1976; Zobel y Talbert, 1984):

$$h_F^2 = \frac{S_F^2}{\frac{S_E^2 + S_{BF}^2 + S_F^2}{nb} + b} \quad (6)$$

En donde n = número de individuos por parcela; b = número de bloques.

Heredabilidad en el sentido estricto de individuos dentro de familia (h_{IF}^2) (Klein, 1989):

$$h_{IF}^2 = \frac{3S_F^2}{S_E^2} \quad (7)$$

5.4.4. Estimación de la respuesta a la selección

Se estimó la respuesta esperada a la selección realizando tres etapas de selección (Namkoong *et al.*, 1966; Namkoong, 1979; Namkoong *et al.*, 1988):

- 1o. Elección de las familias sudafricanas por ser superiores a la procedencia local.
- 2o. Selección del 12.5 % de las mejores familias.
- 3o. Selección del mejor árbol de cada parcela de las mejores familias.

La fórmula utilizada es:

$$G = \frac{(s_1) h_I^2 + (s_2) h_F^2 + (s_3) h_{IF}^2}{T} \times 100 \quad (8)$$

En donde:

- G = Porcentaje de respuesta esperada a la selección, respecto al testigo.
T = Media del testigo.
 s_1 = (Media de las familias sudafricanas) - (T).
 s_2 = (Media mejores familias) - (Media familias sudafricanas).
 s_3 = (Media mejores individuos dentro de mejores familias (uno por parcela)) - (Media de mejores familias)

5.4.5. Correlaciones

Se obtuvieron correlaciones fenotípicas simples entre todas las variables de los dos ensayos por separado, con ayuda del paquete SAS, procedimiento CORR. Los análisis se hicieron entre diferentes características a la misma edad y a edades distintas, así como entre distintas edades de una misma característica.

Para establecer la relación entre las correlaciones de altura total a distintas edades en la prueba de Huayacocotla, se hizo un análisis de regresión entre el logaritmo natural del cociente entre la edad menor y la edad mayor de las mediciones correlacionadas, y el valor de correlación entre estas, siguiendo la metodología propuesta por Lambeth (1980) y Riemenschneider (1988).

6. RESULTADOS Y DISCUSION

6.1. COMPARACION DE FAMILIAS SUDAFRICANAS vs. TESTIGO LOCAL

En general, el crecimiento de las familias sudafricanas fue superior al testigo local. En el Cuadro 5 se pueden apreciar estas diferencias expresadas como porcentaje, haciendo la comparación como si el conjunto de las familias sudafricanas fuera una sola población o procedencia, que se compara con la procedencia local o testigo.

A excepción de la rectitud de fuste en el ensayo de Huayacocotla y el ángulo de inserción de rama en ambas localidades, todas las diferencias son significativas, según la prueba de "t" de Student.

Las diferencias a través del tiempo en la prueba de Huayacocotla entre la media de la altura de las familias sudafricanas y el testigo se aprecian en la Figura 1. La excepción es la altura a la edad de 3 meses de plantación, en donde el testigo es superior, pero se debe a que éste último y las progenies sudafricanas se produjeron en viveros distintos y probablemente el testigo tenía algunas semanas más de edad.

El índice de fenología es poco comparable de una medición a otra, ya que las fechas de medición no son exactamente las mismas; además, es de esperarse que el comportamiento del clima tiene una enorme influencia sobre esta variable.

La mayor diferencia entre las familias sudafricanas y las locales se expresa en la fenología de la yema líder (FEN) en el ensayo de Huayacocotla a la edad de 26 meses, cuyo índice supera a la procedencia local en un 59.9 %. Recordando el significado de FEN (Ver Cuadro 3), el mayor valor de las familias sudafricanas se puede interpretar como un desarrollo más precoz de la yema líder.

También cabe la posibilidad de que no todos los brotes registrados por el índice como elongados sean nuevos. Es posible que algunos brotes tardíos de fines de verano y tal vez principios de otoño del año anterior se elongaron, pero entraron en dormancia antes de que emergieran las acículas. Este tipo de crecimiento se ha observado en *Pinus patula* en Hawaii (Lanner, 1966). Mi impresión, sin embargo, es que la mayoría de los brotes registrados eran brotes nuevos. De cualquier forma, los resultados del índice de FEN indican que las familias sudafricanas presentan una elongación de brotes más temprana que el testigo, debido a su precocidad y/o a un período de crecimiento más prolongado. Esto podría explicar en parte porqué las familias sudafricanas tienen mayor altura.

Se dice que es una explicación parcial porque una altura superior puede ser producto de una mayor tasa de crecimiento, aún cuando la elongación de los brotes sea tardía. En *Picea glauca* se

CUADRO 5. PRUEBA DE t DE STUDENT ENTRE LA MEDIA DEL CONJUNTO DE LAS FAMILIAS SUDAFRICANAS Y LA MEDIA DE LA PROCEDENCIA LOCAL (TESTIGO), A LA EDAD DE 3, 10, 17, 23, 26 y 28 MESES EN HUAYACOCOTLA Y 28 Y 38 MESES EN OXTLAPA.

VARIABLE		SUDAFRICA		LOCAL		DIFERENCIA		t DE	
		MEDIA1	N	MEDIA2	N	DE MEDIAS		STUDENT	
						M1-M2	%		
HUAYACOCOTLA A TEMPRANA EDAD									
meses									
3	ALT cm	21.5	668	25.7	58	-4.3	-16.6	-6.36	***
10	ALT cm	53.3	668	50.8	58	2.5	4.9	1.15	
17	ALT cm	96.5	667	85.4	58	11.1	13.0	2.94	**
23	ALT cm	149.8	668	133.5	58	16.4	12.3	2.84	**
HUAYACOCOTLA 26 MESES									
	ALT cm	177	668	151	58	26	17.2	3.91	***
	DIA mm	39	668	33	58	6.2	18.7	3.92	***
	VER num.	8.1	668	7.1	58	1.0	13.5	4.02	***
	COP cm	115	668	105	58	10.0	8.7	2.33	*
	FUS ind.	3.8	667	3.9	58	-0.1	-4.5	-1.52	
	ANG ind.	6.7	668	6.8	58	-0.1	-1.4	-0.71	
	FEN ind.	3.4	668	2.1	58	1.3	59.9	12.17	***
	HEL ind.	1.8	668	1.4	58	0.4	28.4	3.33	**
HUAYACOCOTLA 38 MESES									
	ALT cm	301	666	278	58	23.4	8.4	2.51	**
	DIA mm	69.2	666	61.6	58	7.6	12.3	3.07	**
	VER num.	11.0	666	9.7	58	1.3	13.6	4.52	***
	FEN ind.	3.0	666	2.6	58	0.4	15.1	2.92	**
OXTLAPA 26 MESES									
	ALT cm	209	1013	178	25	30.9	17.4	3.01	**
	DIA mm	40	1013	31	25	9.2	30.3	3.91	***
	VER num.	7.5	1013	6.2	25	1.3	21.3	3.83	***
	COP mm	149	1001	124	25	25.8	20.9	3.47	***
	FUS ind.	3.8	1001	3.2	25	0.6	20.5	3.84	***
	ANG ind.	7.1	1001	7.0	25	0.1	0.7	0.22	
	FEN ind.	2.4	1000	1.9	25	0.5	29.8	3.21	**
OXTLAPA 38 MESES									
	ALT cm	345	996	302	21	42.8	14.2	2.71	**
	DIA mm	78	996	62.2	21	15.8	25.4	3.66	***
	VER num.	11.3	996	9.4	21	1.9	20.1	3.97	***

N=Tamaño de muestra; ALT=Altura total; DIA=Diámetro basal; VER=Número de verticilos; COP=Ancho de copa; FUS=Rectitud de fuste; ANG=Angulo de inserción de rama; FEN=Fenologia de la yema líder; HEL=Daño por heladas.

*: P < 0.05; **: P < 0.01; ***: P < 0.001.

MEDIAS DE ALTURA FAMILIAS SUDAFRICA Y TESTIGO. PRUEBA DE HUAYACOCOTLA

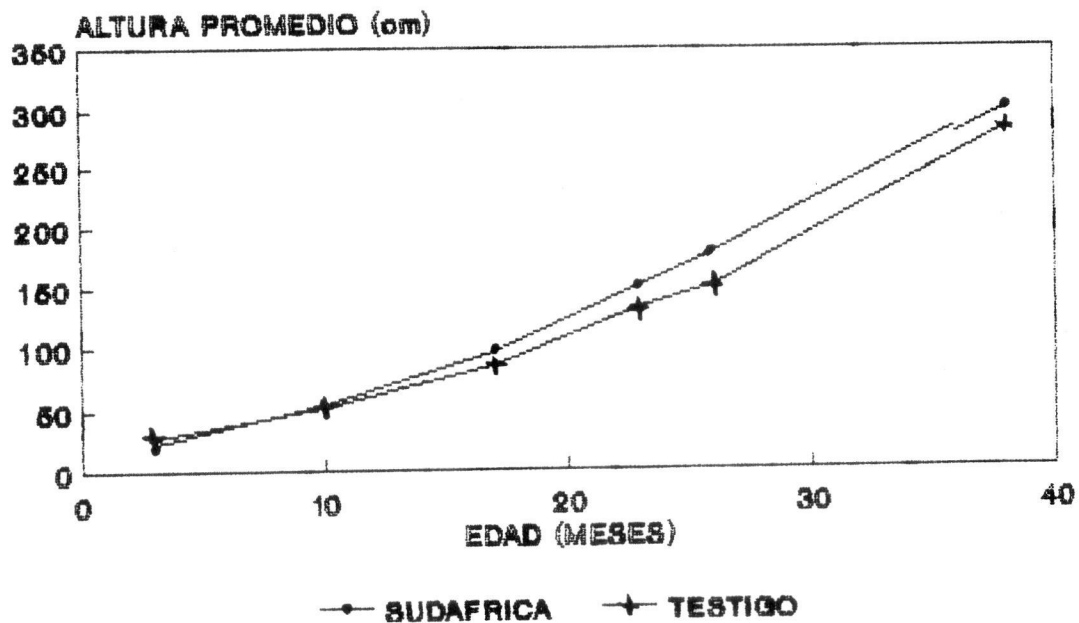


FIG. 1

CAMBIOS DE LA HEREDABILIDAD DE ALTURA CON LA EDAD PRUEBA DE HUAYACOCOTLA

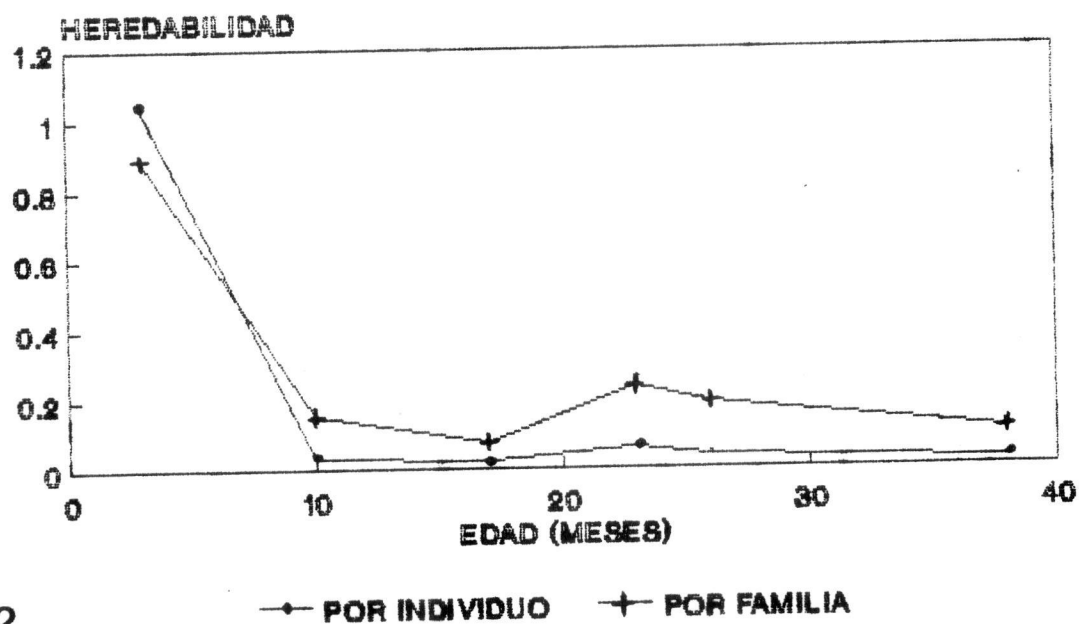


FIG. 2

ha observado que clones con emergencia tardía de yemas tiene una tasa de crecimiento 25 % superior a clones con emergencia temprana (Nienstaedt y King, 1970).

Si bien la elongación de brotes parece una característica deseable, también implica sus riesgos: a finales de febrero y principios de marzo de 1989, cuando se evaluó el ensayo de Huayacocotla (a la edad de 26 meses), se presentaron fuertes heladas, con temperaturas de -4°C en la estación meteorológica de Huayacocotla, y seguramente inferiores en la plantación. Muchas yemas elongadas de las familias sudafricanas sufrieron las características "quemaduras" por helada, no así el testigo local, que presentaba las yemas en general poco desarrolladas. Esto se refleja en la media del índice de daño por heladas (Cuadro 5), con un valor de 1.8 para Sudafrica y 1.4 para el testigo, con una diferencia de 28.4 % ** (** = $P < 0.01$).

Las heladas dañan los brotes nuevos porque estos aún no han lignificado. En *Picea glauca* se ha demostrado que los individuos con emergencia precoz de yemas son los más afectados por las heladas, y el crecimiento del brote afectado se ve disminuido significativamente (Nienstaedt, 1985). Genotipos que emergen sus yemas sólo 15 días después que los precoces, pueden escapar cómodamente al daño por heladas (Nienstaedt y King, 1970).

Sin embargo, en una inspección a fines de marzo de 1989 y durante la segunda serie de mediciones en febrero de 1990 (a la edad de 38 meses), fue evidente que las progenies sudafricanas se habían recuperado bastante bien de las heladas.

Parece que la respuesta al daño por heladas es compleja y permite la recuperación del crecimiento, de tal forma que no hay un efecto permanente en la altura total. En *Picea glauca*, las familias de mayor crecimiento fueron las más afectadas por una helada tardía, pero 7 años después los efectos de los daños eran insignificantes (Nienstaedt, 1985).

En Huayacocotla, las familias 94, 32 y 40, que están entre las cinco más altas de la prueba (Cuadro 6), y recibieron un daño por heladas igual o mayor (1.8, 1.9 y 2.0, respectivamente), a la media del índice de daño del conjunto de las familias sudafricanas (1.8), un año después continuaban estando entre las cinco familias más altas.

Los datos disponibles no permiten una apreciación más precisa de las diferencias fenológicas de los brotes y los daños por heladas, fundamentalmente porque se desconoce cuantos brotes y de que longitud se presentan en cada estación de crecimiento. Por ello es necesario realizar otro estudio más detallado. Tampoco es un hecho que las heladas no representen un peligro mayor posteriormente, ya que es posible que se presenten heladas más severas o frecuentes y la recuperación no sea tan buena como hasta ahora.

La variable rectitud de fuste (FUS) fue la única que en el caso de Huayacocotla, no presentó diferencias significativas con el testigo, y como se verá más adelante, ni entre las familias sudafricanas. Sin embargo, el valor de las medias se ubica entre 3 y 4, que de acuerdo al índice utilizado, se interpretan como fustes de curvados a ligeramente curvados. Llama la atención el hecho de que la media de FUS de las familias sudafricanas, es idéntico en los dos ensayos (Cuadro 5).

Desde una perspectiva de análisis más general, la superioridad del material sudafricano en cuanto altura y diámetro tiene dos explicaciones posibles: Primero: que se deba a un efecto de "procedencia", en el sentido de superioridad de la fuente geográfica. Segundo: que sea producto de la selección a la que fue sometida la fuente parental de las progenies sudafricanas. Estas explicaciones probables no son excluyentes entre sí.

En la primera explicación hay lugar para la especulación. Hasta donde ha podido confirmar este autor, las progenies provienen de un proceso de selección que tomó como población-base árboles de plantaciones en Sudáfrica (Ver Cuadro 1). Salvo introducciones recientes de procedencias mexicanas conocidas y para fines de experimentación (Falkenhagen, 1979; Darrow y Coetzee, 1983), las plantaciones de Sudáfrica se originaron de procedencia mexicana desconocida importada entre 1908 y 1928, y actualmente sólo es posible hacer suposiciones acerca de su origen basado en correlaciones morfológicas (Burgers, 1975). De tal forma que por ahora no es posible establecer una relación directa entre el material probado en Huayacocotla y Oxtlapa y la localidad mexicana que dió origen a las plantaciones sudafricanas que varias generaciones después fueron objeto de selección. Queda hacer la suposición de que *P. patula* se ha naturalizado a las condiciones de plantación en Sudáfrica, y ahora constituye una procedencia superior bajo las condiciones de Huayacocotla y Oxtlapa.

Más razonable para el autor parece la segunda suposición: dos generaciones de selección en el caso del material ensayado en Huayacocotla y una en el caso del material de Oxtlapa hacen superiores al material sudafricano. En el caso de este último material, a partir de los breves instructivos que acompañaron a las semillas se infiere que las progenies son producto de selección individual. Para el caso de Huayacocotla, es de suponerse que el material es producto de selección individual y familiar, ya que son progenies de huerto semillero sexual, presumiblemente originado de un ensayo de progenies.

Coincidente con la segunda suposición, Ladrach (1987), encontró que las progenies ensayadas en Colombia de árboles de un huerto semillero de Sudáfrica fueron mejores en crecimiento que las progenies de árboles superiores de plantaciones colombianas. Atribuye esta superioridad a que en las primeras el polen proviene también de árboles seleccionados y a que "las plantaciones (en Sudáfrica) han sido mejoradas por muchos años"

(se entiende que por selección recurrente como parte rutinaria del método silvícola aplicado al manejo de las plantaciones).

Para el cálculo de los parámetros genéticos, Ladrach (1987) consideró como una sola población el conjunto de todas las progenies, asumiendo entre otras cosas que la población-base sudafricana es de procedencias mexicanas desconocidas y mezcladas. Este razonamiento es válido para la decisión que se tomó en este trabajo para analizar las progenies de la prueba de Oxtlapa como una sola población, aunque provienen de diversas plantaciones y un huerto de Sudáfrica.

Es importante reflexionar en este punto que el testigo local no es producto de mejoramiento genético, y por tanto, no es posible saber si el material sudafricano es superior al local si éste último fueran progenies de árboles superiores de rodales naturales.

Lo anterior sugiere, en principio, que las progenies sudafricanas pueden dar origen a huertos semilleros de producción, muy útiles para programas de reforestación en las regiones en donde se ubican las pruebas, pero sería cuestionable decidir basar un programa de mejoramiento únicamente en material sudafricano. Por tanto, es imprescindible establecer ensayos de progenies/huertos semilleros a partir de árboles superiores locales. Idealmente, sería conveniente establecer ensayos de procedencias/progenies/huertos semilleros, por la obvia posibilidad de que la combinación de la probable superioridad de alguna procedencia (de entre el rango de distribución natural de *P. patula* en México), con la selección individual, diera origen a progenies muy superiores al material sudafricano evaluado en este trabajo.

Un análisis más preciso para comparar el crecimiento de las familias sudafricanas con el testigo local, es posible realizarlo aplicando la prueba de Dunnett (Steel y Torrie, 1988), que permite definir si hay diferencias significativas entre cada una de las familias sudafricanas y el testigo local (Cuadros 6 y 7).

En el caso del ensayo de Huayacocotla, la prueba de Dunnett muestra que las diferencias no parecen tan evidentes como con la prueba de "t" de Student. En el caso de la altura a la edad de 26 meses (Cuadro 6), si bien la familia más alta supera con 50 cm al testigo local, únicamente ésta familia y dos más son significativamente distintas al testigo. A la edad de 38 meses, solamente una familia es significativamente distinta al testigo, que supera a éste con 52 cm, prácticamente la misma diferencia que un año atrás.

De manera similar a la altura, las diferencias significativas entre el diámetro, número de verticilos, ancho de copa e incluso daño por heladas de las familias sudafricanas respecto al testigo, están concentradas únicamente entre dos a ocho familias.

CUADRO 6. MEDIAS POR FAMILIA, PRUEBA DE HUAYACOCOTLA, 26 Y 38 MESES DE EDAD, Y PRUEBA DE DUNNETT CONTRA EL TESTIGO (LOCAL).

26 MESES DE EDAD									38 MESES DE EDAD				
FAM	ALT	DIA	VER	COP	FUS	ANG	FEN	HEL	FAM	ALT	DIA	VER	FEN
	cm	mm	num.	cm	ind.	grados	ind.	ind.		cm	mm	num.	indice
94	201*	43*	8.6*	134*	3.7	64	3.3*	1.8	94	330*	76*	11.9*	2.7
38	197*	44*	8.9*	121	3.8	57	3.2*	1.4	38	319	74	12.7*	2.9
32	190*	42*	8.1	124	4.0	60	3.6*	1.9	32	318	74	10.8	3.0
22	185	42*	8.3	120	3.9	61	3.4*	2.0	40	316	72	11.7*	3.0
40	183	40	8.4	120	3.5	69	3.2*	1.8	31	313	67	10.9	3.4
30	182	40	8.1	111	4.1	56	3.7*	2.0	22	310	77*	11.1	3.4
95	181	41*	8.5*	120	3.9	59	3.4*	2.0	93	310	71	11.7*	3.1
24	180	38	9.0*	107	4.1	57	3.5*	1.7	95	307	71	11.2	2.8
25	178	37	8.3	111	3.7	62	2.9*	1.7	23	306	71	10.3	3.2
93	178	40	8.2	118	3.5	62	3.4*	1.5	25	306	70	11.4*	2.6
35	177	41	8.7*	116	3.9	57	3.5*	1.4	27	301	63	11.4*	2.7
36	176	43*	7.6	128*	3.8	66	3.5*	1.6	24	298	66	11.5*	3.5
26	176	38	8.0	116	3.9	62	3.4*	2.1*	30	297	67	11.1	3.1
23	175	39	7.5	111	3.9	62	3.7*	1.8	26	297	68	10.9	2.8
27	175	35	8.3	101	3.9	59	3.5*	1.7	36	296	74	10.4	2.7
31	175	39	7.5	101	4.0	60	3.6*	1.5	29	295	67	10.5	2.9
39	171	40	8.3	115	3.7	59	3.4*	2.2*	35	291	69	11.4*	3.4
29	170	40	8.0	105	3.7	57	3.3*	2.1*	33	290	62	10.9	3.0
92	166	35	7.4	113	3.5	64	3.2*	2.4*	92	285	62	10.2	3.0
33	165	36	8.0	112	3.8	66	3.6*	1.7	39	281	70	10.8	2.8
34	165	41	7.5	113	3.6	56*	3.7*	1.9	TESTIGO	278	62	9.7	2.6
28	157	32	6.8	104	3.8	65	3.1*	1.5	34	275	68	10.2	3.5
TES.	151	33	7.1	105	4.0	61	2.1	1.4	28	271	62	10.0	2.8

FAM = Familia; ALT = Altura total; DIA = Diámetro basal; VER = Número de verticilos;
COPA = Ancho de copa; FUS = Rectitud de fuste; ANG= Ángulo de inserción de la
cuarta rama; FEN = Fenología de la yema liobr; HEL = Daño por heladas.

PRUEBA DE DUNNETT: * = Significativamente distinta al testigo (local), con $P < 0.05$.

CUADRO 7. MEDIAS POR FAMILIA, PRUEBA DE OXTLAPA A LA EDAD DE 28 Y 38 MESES, Y PRUEBA DE DUNNETT.

-----28 MESES DE EDAD-----								----38 MESES DE EDAD----			
FAM	ALT	DIA	VER	COP	FUS	ANG	FEN	FAM	ALT	DIA	VER
	cm	mm	num.	cm	indice	grados	indice		cm	mm	num.
75	262*	51*	8.6*	189*	3.7	61	3.0*	45	413*	82*	10.7*
84	237*	48*	8.5*	162*	3.8	59	2.4	75	412*	95*	12.2*
82	235*	54*	9.0*	172*	3.7	61	2.7*	85	394*	88*	11.6*
77	235*	44*	7.5*	178*	3.7	65	2.7*	84	379*	88*	12.4*
86	234*	44*	7.2*	155*	3.8	68	2.4	82	378*	95*	13.6*
85	234*	44*	7.8*	169*	4.0*	66	2.6*	86	375*	81*	10.7*
45	232*	39*	7.0	165*	3.4	61	3.1*	77	373*	87*	10.9*
73	231*	42*	7.3*	161*	3.8	64	2.4	80	372*	83*	11.4*
83	229*	43*	7.9*	144*	3.9*	61	2.8*	73	370*	86*	11.0*
48	226*	44*	8.3*	156*	3.9*	67	2.3	62	370*	78*	10.6*
47	223*	41*	7.4*	150*	3.8	61	2.4	83	370*	83*	11.8*
62	223*	38*	7.0	153*	4.2*	63	2.4	48	366*	88*	12.7*
80	223*	39*	7.8*	166*	3.7	67	2.7*	47	364*	81*	11.2*
69	222*	41*	8.0*	163*	3.8	68	2.0	57	361*	79*	11.5*
57	221*	40*	7.6*	151*	3.8	65	2.4	42	360*	82*	11.6*
58	220*	42*	8.4*	156*	4.0*	66	2.4	58	357*	83*	12.2*
42	220*	42*	8.0*	157*	3.9*	67	2.7*	44	355*	76*	12.0*
55	217*	44*	7.9*	154*	4.1*	59	2.3	69	354*	82*	11.7*
50	211*	43*	7.8*	155*	3.7	69*	1.9	81	353*	81*	11.1*
81	210*	42*	7.2*	151*	3.8	63	2.6*	20	350*	79*	11.5*
72	210*	40*	8.2*	153*	4.2*	71*	2.6*	67	350*	70	10.9*
70	210*	40*	7.3*	151*	3.7	68*	2.7*	71	344*	77*	12.1*
44	208*	38*	7.9*	148*	3.5	66	2.9*	46	342*	75*	9.6
71	207*	39*	8.1*	144*	3.8	63	2.6*	4	340*	79*	11.3*
20	206*	41*	7.3*	152*	3.5	67	3.0*	55	340*	81*	11.4*
46	206*	37*	6.6	152*	3.5	65	2.4	50	338	81*	11.9*
74	206	38*	8.0*	148*	4.2*	64	2.0	70	338	77*	10.8*
4	203	40*	7.5*	152*	3.7	65	2.5	72	335	77*	12.2*
67	203	35	6.8	129	3.7	68	2.5	61	334	78*	11.8*
59	200	33	6.4	137	3.7	68	1.9	74	332	74*	11.8*
61	199	39*	7.5*	141	3.9*	61	2.7	64	330	78*	10.5
68	197	37*	7.2*	144*	3.7	71*	2.3	79	329	74*	10.6*
51	196	38*	6.8	137	4.0*	65	2.3	68	325	71	11.0*
10	196	36	7.7*	130	3.9*	66	2.5*	16	324	74*	10.9*
64	196	39*	6.7	139	4.3*	61	2.4	10	323	72	11.6*
49	195	40*	7.9*	153*	4.0*	66	1.9	43	322	70	11.2*
79	194	38*	6.4	150*	3.8	66	2.6*	59	321	68	9.6
3	192	36	7.4*	129	3.8	66	2.7*	65	321	66	10.6*
66	189	37*	7.7*	146*	4.0*	64	2.1	3	319	68	11.0*
43	188	34	7.2*	142*	3.8	63	2.4	51	317	76*	10.2
16	187	37*	7.1*	138	3.7	60	2.4	66	316	73*	11.5*
60	186	35	7.1*	134	3.4	66	2.0	52	315	72	10.7*
54	186	35	5.7	142*	3.7	54	2.0	60	314	73*	10.8*
65	186	32	6.7	118	3.8	67	2.2	49	309	76*	11.9*
52	185	37*	7.2*	140	3.6	64	2.2	TESTIGO	302	62	9.4
TESTIGO	178	31	6.4	123	3.4	63	2.0	53	298	63	10.4
13	178	36*	7.1*	138	3.2	63	2.8*	13	296	70	11.4*
53	170	30	6.8	121	3.9	64	2.0	54	296	71	8.6

PRUEBA DE DUNNETT: * = Significativamente distinta al testigo (local), con $P < 0.05$.

La fenología tiene un comportamiento muy claro: todas las familias sudafricanas son significativamente distintas al testigo, por tener una elongación del brote líder más precoz. Esto podría deberse a una falta de sincronía con el ambiente local.

En el caso del daño por heladas, parece haber muy poco margen para realizar una selección que permita obtener resistencia a heladas, toda vez que las familias sudafricanas en general son más susceptibles que el testigo, además de que parece haber cierta correlación directa entre crecimiento y susceptibilidad al daño por heladas.

La dificultad para obtener individuos con buen crecimiento y a la vez resistentes a las heladas ha sido documentada. Lo ideal es encontrar individuos capaces de escapar al daño por heladas, por ejemplo con elongación tardía de brotes, pero a la vez con buen desarrollo en altura por tener una tasa alta de crecimiento. Es posible encontrar individuos que tan raramente combinen ambas cualidades, pero el costo de encontrarlos es muy alto. Tal vez es más razonable seleccionar sólo en función de un buen crecimiento y elegir sitios de plantación poco expuestos al efecto de las heladas (Nienstaedt, 1985).

Los datos también indican que las familias más altas, también son las de mayor diámetro y ancho de copa. Esto se confirmará más adelante con el análisis de las correlaciones lineales.

En el ensayo de Oxtlapa, en cambio, las diferencias entre el testigo y las familias sudafricanas son mucho más evidentes (Cuadro 7): más de la mitad de las familias sudafricanas son significativamente superiores en altura, diámetro, número de verticilos y ancho de copa al testigo local. Las diferencias en fenología y rectitud de fuste, en cambio, si están concentradas en relativamente pocas familias.

Para este ensayo, son más obvias las diferencias entre el testigo y las familias sudafricanas bajo la prueba de Dunnett, debido no sólo a que es mayor el rango de diferencias entre las familias y el testigo (por ejemplo en la altura a los 38 meses es de 111 cm entre la mejor familia y el testigo), sino a que el número de tratamientos (familias) a comparar es mayor: 47 en Oxtlapa, mientras que en Huayacocotla son 22. Este sólo hecho hace que el valor crítico de Dunnett sea en general más pequeño en el caso de Oxtlapa, y por tanto, se registre un mayor número de diferencias significativas.

Cabe destacar que en el caso de Oxtlapa si hay diferencias en cuanto a rectitud de fuste: aproximadamente el 30 % de las familias sudafricanas están compuestas por individuos significativamente más rectos que el testigo local. Finalmente, en cuanto al número de verticilos, las diferencias entre las progenies sudafricanas y el testigo se incrementaron notablemente entre la medición a los 28 meses de edad y la medición a los 38 meses.

6.2 CONTRIBUCION A LA VARIANZA TOTAL, HEREDABILIDAD Y RESPUESTA ESPERADA A LA SELECCION.

En la segunda etapa del análisis, se eliminó al testigo para la estimación de los componentes de la varianza y de la heredabilidad. Esto se debe a que el testigo no es una progenie más, sino una procedencia. De de ser incluido en el análisis, tendría una contribución injustificada a la varianza entre familias.

Los componentes de la varianza estimados, se transformaron en porcentaje de la varianza total para simplificar su representación. La significancia de estos porcentajes se tomó de la prueba de F del análisis de la varianza. Estos resultados se presentan en los Cuadros 8, 9, y 10. Debido a que la estimación de los componentes de la varianza se estimaron con el método de Suma de Cuadrados Tipo I (PROC VARCOMP METHOD=TYPE1), la prueba de F que se consideró se obtuvo de los Cuadros Medios resultantes de la Suma de Cuadrados Tipo I (PROC GLM).

6.2.1 Prueba de Huayacocotla

6.2.1.1. Crecimiento en altura

El caso de la altura en el ensayo de Huayacocotla, merece un análisis aparte. No solamente por ser la variable de mayor importancia económica junto con el diámetro, sino porque en el caso de esta prueba se cuenta con mediciones a los 3, 10, 17 y 23 meses de edad, adicionales a las mediciones a los 26 meses y 38 meses, que constituyen el grueso de este trabajo. Por esta razón se analiza aquí el conjunto de mediciones de altura. En las secciones siguientes (6.3.1.2, 6.3.1.3 y 6.3.1.4), se analiza nuevamente la altura a los 26 y 38 meses junto con las demás variables, para permitir las comparaciones del caso.

En el Cuadro 8 se presentan los resultados de las evaluaciones a los 3, 10, 17, 23, 26 y 38 meses de edad.

Graficando los resultados de heredabilidad por individuo y por familia a través del tiempo (Figura 2), se puede apreciar que la heredabilidad (h^2) presenta un comportamiento diferenciable en cuatro etapas:

Primera etapa (3 meses de edad a partir de la plantación): La h^2 presenta valores máximos (1.05 y 0.86, por individuo y familia, respectivamente).

Segunda etapa (10 a 17 meses): Hay una fuerte caída de la h^2 . La contribución de la varianza entre familias disminuye a valores muy bajos de 0.6 % y 0.4 % *** a los 10 y 17 meses, respectivamente, mientras que la importancia del error alcanza su nivel más alto: 87.4 % y 72.6 %, a las dos edades mencionadas.

CUADRO 8. PRUEBA DE HUAYACOCOTLA. ALTURA A LA EDAD DE 3, 10, 17, 23, 26 Y 38 MESES. CONTRIBUCION A LA VARIANZA TOTAL, MEDIAS, Y HEREDABILIDAD.

% DE CONTRIBUCION A LA VARIANZA TOTAL							
F. de V.	G.L.	EDAD (meses)					
		3	10	17	23	26	38
BLOQUE	7	1**	6***	16***	24***	24.2***	17***
FAMILIA	21	26***	0.6	0.4***	1.2***	0.8**	0.5*
BLOxFAM	147	8***	6*	11***	12***	11***	12***
ERROR	492	65	87.4	72.6	62.6	64	70.5
TOTAL	667	100	100	100	100	100	100

MEDIAS Y COEFICIENTES DE VARIACION						
MEDIA (cm)	22	53	96	149	177	301
C. de V. (%)	18	28	25	23	28	19

HEREDABILIDADES EN EL SENTIDO ESTRICTO						
EDAD(meses)/	3	10	17	23	26	38
INDIVIDUO	1.05	.03	.02	.06	.04	.02
FAMILIA	.89	.15	.08	.24	.19	.11
INDIVIDUOS DENTRO DE FAMILIA	1.19	.02	.01	.05	.04	.02

PRUEBA DE F: *: P < 0.05; **: P < 0.01; ***: P < 0.001.

Tercera etapa (23 meses de edad): Recuperación ligera del valor de h^2 , que alcanza su valor más alto después un aparente período de adaptación al sitio de plantación (0.06 y 0.18 por individuo y familia). Se incrementa la contribución de la varianza debida a bloques (24 % ***) y disminuye el error (62.6 % ***) .

Cuarta etapa (26 a 38 meses de edad): El valor de h^2 tiende a disminuir nuevamente. Se incrementa la importancia de la interacción bloque*familia y la contribución del error (70 % a los 38 meses).

Los resultados de la primera etapa pueden ser reflejo del patrón de crecimiento durante la estancia en el vivero, en donde las condiciones son homogéneas y la expresión de las diferencias genéticas a nivel de familias puede ser máximo. Sin embargo, los valores encontrados son excesivamente altos. Se han reportado valores de h^2 para altura a los 2 años de edad en vivero tan elevados que resultan "no realistas" (Fowler y Coles, 1977, citado por Nienstaedt y Riemenschneider, 1985)

Los valores de h^2 superiores a 1 podrían deberse a que la varianza de familias está sobreestimada, y al multiplicarla por 4 para calcular h^2_I , la varianza aditiva resulta mayor que la varianza fenotípica, lo cual teóricamente no es posible. Las explicaciones posibles de una probable sobreestimación de la varianza debida a familias son tres: (a) No todos los individuos de algunas progenies son medios hermanos, algunos son hermanos completos; (b) algún tipo de error aleatorio está presente en la varianza entre familias; (c) cierta proporción de interacción genotipo*medio ambiente está confundida con la varianza entre familias (Lowe *et al.*, 1983); (d) existen efectos maternos confundidos con la varianza aditiva.

La caída del valor de heredabilidad en la segunda etapa (10 a 17 meses de edad), pueden deberse a que los efectos del transplante al sitio definitivo promueven inicialmente un crecimiento lento y errático (Namkoong y Conkle, 1976), presumiblemente debido a que los árboles se están ajustando a un medio muy distinto al del vivero (Lambeth, 1980).

Los valor de h^2 en la tercera y cuarta etapa podrían ser parte de la tendencia mostrada en la segunda y sus diferencias probablemente se deban simplemente a errores de muestreo, fundamentalmente porque las mediciones se hicieron en distintas etapas del año y por tanto, en diferentes momentos del crecimiento anual. También es posible que las variaciones climáticas de un año a otro promuevan cierto nivel de variación que se refleje en pequeños cambios del valor de h^2 .

Otra explicación posible y mucho más complicada es que en la tercera y cuarta etapa existan cambios originados por una adaptación gradual al sitio. En ese sentido, el ligero incremento de la h^2 en la tercera etapa (23 meses), puede ser una muestra de que el material superó el impacto inicial del transplante. Se han

reportado recuperaciones del valor de heredabilidad después de una brusca caída (Riemenschneider, 1988). Para *Pinus ponderosa* el valor proporcional máximo de varianza entre familias se alcanzó a la edad de 5 años, después de una etapa de aparente adaptación al sitio; este proceso probablemente incluyó una adaptación diferencial de las familias a la variación a nivel micrositio (Namong y Conkle, 1976). En el mismo sentido, Nienstaedt y Riemenschneider (1985), demostraron que la h^2 se incrementa con la edad para *Picea glauca*.

La tendencia de la h^2 a disminuir en la cuarta etapa (26 a 38 meses), no parece tener una explicación muy clara, especialmente a la edad de 26 meses, que por cierto está separada de la medición por sólo 3 meses. La disminución de h^2 a la edad de 38 meses es más evidente; por observación directa es claro que en esta etapa hay cierre de copas y por tanto, un elemento de ligera competencia, que podría reflejarse en el incremento del error. Otra posibilidad, propuesta por Namkoong y Conkle (1976) para una segunda etapa en el crecimiento de familias de *P. ponderosa*, es suponer que existe una variación entre familias más o menos constante, pero que pierde importancia relativa debido al incremento de la variación dentro de familias, ya que los individuos han superado la adaptación a nivel micrositio y empiezan a competir por factores a nivel macrositio. De cualquier forma, los resultados de la cuarta etapa indican una tendencia de la h^2 a disminuir con la edad, opuesto a lo mencionado en la tercera etapa. Ladrach (1987) encontró esta tendencia para *Pinus patula* en el intervalo de 1 a 5 años de edad, con estabilización a los 7 años.

Se han encontrado tendencias contradictorias en el comportamiento de la h^2 a través del tiempo, sin que exista una explicación satisfactoria (Riemenschneider, 1988).

6.2.1.2 Análisis de ALT, DIA, VER, COPA, FUS, ANG, FEN y HEL a los 26 y 38 meses de edad.

6.2.1.2.1 Contribución a la varianza total

En el ensayo de Huayacocotla, la contribución a la varianza de los bloques es alta, particularmente en ALT, DIA y COPA, a la edad de 26 y 38 meses (Cuadro 9). Esto probablemente sugiere que la variación del terreno en donde se estableció el ensayo es elevada.

Sin embargo, la variación del terreno tuvo una influencia mucho menor en las variables VER, FUS, ANG, FEN y HEL a la edad de 26 meses (Cuadro 9), y VER y FEN a la edad de 38 meses, en las cuales la contribución de la variación entre bloques es del 1 al 6 %, si bien estadísticamente significativa en todos los casos. Lo interesante es que todas estas variables, a excepción de FUS (que se discute un poco más adelante), son las que presentan una mayor contribución de la varianza entre familias (3 al 8 %). Inversamente, las variables con mayor contribución

CUADRO 9. PRUEBA DE HUAYACOCOTLA A LA EDAD DE 26 Y 38 MESES. CONTRIBUCION A LA VARIANZA TOTAL, MEDIAS, HEREDABILIDAD Y RESPUESTA ESPERADA A LA SELECCION.

CONTRIBUCION A LA VARIANZA TOTAL (%)												
F.de V. ! G.L. !	Características											
	ALT	DIA	VER	COPA	FUS	ANG	FEN	HEL				
//EDAD(meses) !	26	38	26	38	26	38	26	26	26	26	38	26
BLOQUE	7 ! 24***	17***	16***	14***	1***	4***	11***	6***	4***	1*	2***	2*
FAMILIA	21 ! 1**	1*	2***	1***	3***	5***	4***	1	8***	3***	3***	5***
BLOxFAM	147 ! 11***	12***	16***	18***	11**	9**	14***	0	3	11***	16***	17***
ERROR	492 ! 64	70	66	67	85	82	71	93	85	85	79	76
TOTAL	667 ! 100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
MEDIAS Y COEFICIENTES DE VARIACION												
MEDIA	177 cm	301 cm	39 mm	70 mm	8 n.	11.1n.	114 cm	3.8 i.	61°	3.4 ind.	3.0 ind.	1.8 ind.
C. de V. (%)	28	19	30	22	22	18	20	22	14	22	28	49
HEREDABILIDADES EN EL SENTIDO ESTRICTO												
//EDAD(meses) !	ALT	DIA	VER	COPA	FUS	ANG	FEN	HEL				
	26	38	26	38	26	38	26	26	26	26	38	26
INDIVIDUAL	.04	.02	.11	.06	.13	.20	.19	.04	.32	.13	.13	.21
FAMILIA	.19	.11	.28	.24	.58	.56	.50	.22	.70	.44	.41	.53
INDIVIDUOS DENTRO DE FAMILIA	.04	.02	.10	.06	.11	.18	.17	.03	.28	.12	.12	.20
RESPUESTA ESPERADA A LA SELECCION (%) 1												
	13.9	1.4	7.9	4.2	10.1	11.2	12.0	1.6	7.3	18.0	12.2	14.9

ALT = Altura total; DIA = Diámetro basal; COPA = Ancho de copa; FUS = Rectitud de fuste;
 VER = Número de verticilos; ANG = Angulo de inserción de la rama; FEN = Fenología de la yema líder;
 HEL = Daño por heladas. En este análisis se descartó al testigo.

Prueba de F: * : $P < 0.05$; ** : $P < 0.01$; *** : $P < 0.001$.

1 Respecto al testigo local, suponiendo la elección de la "procedencia" Sudafrica, la selección del 12.5 % de las mejores familias y el 25 % de los mejores individuos dentro de las mejores familias.

debida a bloque (ALT, DIA y COPA), son las que presentan la menor contribución debida a familia (1 a 2 %).

La contribución de la variación entre familias en el ensayo de Huayacocotla, tanto a los 26 meses como a los 38 meses, es baja en general, pues los valores van de 1 a 8 % (en promedio, la contribución a la varianza total es de 3 %) (Cuadro 9). Las menores diferencias a nivel de familias son las de rectitud de fuste. La falta de diferencias en rectitud de fuste puede deberse a que 26 meses es una edad muy temprana para evaluarla, o bien que la escala utilizada haya sido poco sensible a las diferencias que se presentan.

Coincidente con los resultados encontrados, Barnes y Schweppenhauser (1979) no encontraron diferencias significativas de rectitud de fuste a nivel de macho ni de hembra en progenies de hermanos completos de *Pinus patula* a los 18 meses de edad.

Exceptuando FUS y ANG, la contribución a la varianza total de la interacción bloque x familia en todas las variables restantes es relativamente elevada, con valores que fluctúan entre el 9 % y el 18 %, con un promedio de 13.5 %, rango superior a la contribución de la variación entre familias (Cuadro 9). En cambio, FUS y ANG, presentan una tendencia totalmente distinta: no parecen estar afectadas de ninguna manera por la interacción bloque*familia.

La relativamente elevada contribución de la interacción representa un problema para el análisis y selección por familias, ya que oculta las diferencias entre medias. Una posibilidad para explicar los valores elevados de la interacción, es que el número de individuos por familia y por bloque (cuatro), sean pocos para probar las cualidades de cada familia en cada condición específica de los bloques. Esto podría comprobarse en futuros ensayos con parcelas más grandes, en donde sería de esperar un menor valor de interacción; también debería ensayarse el uso de parcelas discontinuas.

Por otra parte, la contribución del error es la mayor de todas, con valores que van del 64 al 93 %. Esto concuerda con lo encontrado por Barnes y Schweppenhauser (1979), que reportan una contribución del 74 % para el error de la altura para un ensayo de policruza. Cabe señalar que ALT y DIA, variables con elevada contribución a la varianza total debida a bloque e interacción bloque*familia y baja contribución por familia, son las que presentan la menor contribución debida al error.

Si comparamos los resultados a la edad de 26 y 38 meses de edad (Cuadro 9), es posible observar pocos cambios en ALT, DIA, VER y FEN con el paso de un año. Tal vez las únicas modificaciones dignas de mención son la disminución de la contribución de bloque en ALT y su aumento en VER, así como el aumento de la contribución por familia en esta última.

6.2.1.2.2 Heredabilidad

El comportamiento de las variables en cuanto a sus valores de heredabilidad son muy semejantes a los descritos en la sección inmediata anterior. Unicamente para efecto de comparación con algún orden común, se consideró como referencia los valores promedio de heredabilidad por individuo del Cuadro 10, que son de 0.20 para altura y rectitud de fuste y 0.18 para diámetro; valores cercanos se consideraron "medios"; valores inferiores se consideraron "bajos", y valores superiores como "altos".

Considerando lo anterior, de manera muy general, se pueden agrupar las variables en tres grupos:

- a) ALT, DIA y FUS: heredabilidad individual baja (0.02 a 0.11).
- b) VER, CDPA, FEN y HEL: heredabilidad individual media (0.13 a 0.21).
- c) ANG: heredabilidad individual alta (0.32).

Es conocido que variables muy relacionadas con el crecimiento y a la calidad del sitio, como ALT y DIA, presentan bajas heredabilidades (Zobel y Talbert, 1988).

A reserva de que el resultado de FUS debe tomarse con cautela, por haber sido evaluada a una edad muy temprana para las características de esta variable y con una escala demasiado gruesa, Barnes y Schweppenhauser (1979), también encontraron un valor bajo de h^2 para esta variable (0.03 por individuo), a la edad de 18 meses.

Desde una perspectiva más general, se puede decir que los valores encontrados son relativamente bajos. Sin embargo, es posible que la heredabilidad estimada sea mayor en un año o dos, puesto que se ha observado que en algunos casos la heredabilidad aumenta con la edad (Namkoong y Conkle, 1976; Nienstaedt y Riemenschneider, 1985), al menos hasta el punto en que la competencia empieza a representar un problema.

La explicación anterior puede ser válida para VER, que aumentó sus valores de h^2 por individuo de 0.13 a 0.20 en el lapso de un año. Sin embargo, para ALT y DIA los valores de h^2 disminuyeron de un año a otro. FEN mantuvo sus valores prácticamente idénticos. Entonces, para el caso de ALT y DIA, la disminución puede deberse al efecto de la competencia. Al respecto, cabe señalar la observación de campo de que algunas copas de los mejores bloques ya están muy entrelazadas.

Considerando el gran potencial de crecimiento de esta especie, es necesario reconsiderar si el espaciamiento del ensayo, 2 x 2 m, es suficiente o debe ser mayor para ensayos futuros. Muy probablemente, un espaciamiento inicial de 2.5 x 2.5 m o de 3.0 x 3.0 m sería más recomendable. Por ejemplo, en

CUADRO 10. HEREDABILIDADES ESTIMADAS POR OTROS AUTORES, para progenies de medios hermanos de Pinus patula.

AUTORES	ENSAYO	EDAD años	VARIABLE	HEREDABILIDAD	
				Individuo	Familia
Barnes y Schweppenhauser, 1979.	Stapleford 1968/69	1.5	Altura	0.34	0.82
"	Stapleford 1969/70	"	"	0.21	0.71
"	Martin 68/69	"	"	0.15	0.51
"	Martin 69/70	"	"	0.03	0.16
Kageyama et al. 1977.	Telemaco-1	5	Altura	0.29	
"	"	"	Diámetro	0.19	
"	"	"	Rectitud fuste	0.23	
"	Telemaco-2	"	Altura	0.16	
"	"	"	Diámetro	0.14	
"	"	"	Rectitud fuste	0.17	
Ladrach, 1987.	Carpinterías	1	Altura	0.80	
"	"	3	"	0.65	
"	"	5	"	0.56	
"	"	7	"	0.56	
"	Neusa	7	"	0.31	

Promedios generales de heredabilidad por individuo, incluyendo sólo los resultados de Barnes y Schweppenhauser (1979) y Kageyama et al., 1977 (Únicamente para efectos de referencia):

Altura: 0.20
 Diámetro: 0.18
 Rectitud de fuste: 0.20

Sudáfrica se ha sugerido un espaciamiento de 2 x 2 m para *P. patula* en plantaciones para producir pulpa para papel en turnos de 16 años sin aclareos (Bredenkamp, 1980); este espaciamiento podría considerarse muy cerrado para las regiones de Huayacocotla y Oxtlapa, en donde interesa producir madera para aserrío, y sería permisible un espaciamiento más abierto. Adicionalmente, es posible esperar cambios en el comportamiento por familias a un espaciamiento distinto, puesto que existen evidencias que sugieren la existencia de interacción genotipo*espaciamiento (Patiño y Kageyama, 1990).

Otra posibilidad para explicar los bajos valores de h^2 , es que las familias sudafricanas estén ligeramente desadaptadas a las condiciones de Huayacocotla. En *Picea glauca* se demostró que las heredabilidades más altas se presentaron en progenies probadas en lugares con climas muy semejantes a sus lugares de origen, si bien se presentaron excepciones (Nienstaedt y Riemenschneider, 1985).

6.2.1.2.3 Respuesta esperada a la selección.

En el Cuadro 9 se presentan las respuestas a la selección que se pueden esperar del ensayo de Huayacocotla, si se hace un aclareo genético seleccionando el 12.5 % de las mejores familias y del mejor individuo de cada parcela de las mejores familias (aproximadamente el 25 % de los mejores individuos de las mejores familias). Claramente, las respuestas a la selección son modestas, del orden del 1.4 % al 18.0 %.

La selección indicada en la fórmula (8) de la Metodología, se aplicó para cada carácter independientemente, por lo que de ninguna manera debe pensarse que las ganancias esperadas indicadas se obtendrían simultáneamente. La combinación de variables a seleccionar requiere de la construcción de índices de selección. Esto último está fuera de los objetivos del trabajo, pero indudablemente debe ser objetivo de un trabajo futuro inmediato, utilizando los datos del presente.

Es posible agrupar las variables de manera semejante a como se agruparon en el caso de la heredabilidad:

- a) ALT, DIA (a la edad de 38 meses) y FUS: baja respuesta a la selección (ALT 1.4 %, DIA 4.2 %, FUS 1.6 %).
- b) DIA (a la edad de 26 meses), VER, COPA, ANG, FEN y HEL: intermedia respuesta a la selección (7.9 a 18.0 %).

Esta agrupación es semejante a la de heredabilidad, pero hay algunos cambios, ya que la respuesta a la selección no sólo depende de la heredabilidad, sino también del diferencial de selección (Namkoong, Snyder y Stonecypher, 1966) (Ver fórmula 8 de Metodología).

La variable DIA presenta una baja respuesta a la selección (7.9 %), a la edad de 26 meses (Cuadro 9), pero un año después

presenta una aún mas baja (4.2 %) Este cambio puede ser atribuible al descenso del valor de heredabilidad individual de 0.11 a 0.06 y por familia de 0.28 a 0.24.

La variable ANG no presenta un valor elevado de respuesta a la selección (7.3 %), como podría suponerse a partir del control genético intermedio (heredabilidad individual de 0.32). La razón posible de la baja ganancia genética esperada es que ésta última está referida al testigo, y éste tiene una media de 61°, idéntica a la media del conjunto de las familias sudafricanas, por lo que el primer diferencial de selección (s_1 , fórmula 8, Metodología 5.4.3), equivale a 0. El Cuadro 11 contiene las medias de la población general, de las mejores familias y de los mejores individuos de las mejores familias, para ilustrar la magnitud de los diferenciales de selección.

En el caso de VER, COPA y FEN, la respuesta al seleccionar los individuos y familias con mayor número de verticilos, mayor ancho de copa y mayor elongación del brote líder no necesariamente es benéfica, puesto que en el primer caso se tendrían más nudos, en el segundo menos individuos por hectárea y en el tercero mayor riesgo de daños por heladas. La respuesta a la selección de HEL si es positiva, puesto que la selección se hizo a favor de los individuos y familias con menor índice de daño.

6.23.2 Prueba de Oxtiapa

6.2.2.1 Contribución a la varianza total

Muy distinto al comportamiento de los datos de Huayacocotla, en Oxtiapa (Cuadro 12), la contribución de los bloques en general es pequeña (0 a 3 %), aunque significativa en terminos estadísticos en casi todos los casos. Esto indica que el terreno es más uniforme.

En general, la contribución de la varianza entre familias es mucho mayor para todas las variables en las dos series de mediciones. Sólo para rectitud de fuste es baja (2%). Excluyendo a esta última variable, los valores fluctúan entre el 5 % y el 11 %. (Cuadro 12). La contribución del error a la varianza total es con mucho la mayor de todas, con valores de 76 a 93 %.

Como se mencionó con anterioridad, los resultados de FUS pueden deberse a que aún es muy temprana la edad para cuantificar esta variable y/o la escala fue inadecuada. De ser aceptables los datos, es válido decir que son coincidentes con los resultados de Barnes y Schweppennauser (1979).

En cuanto a las diferencias entre ALT, DIA y VER comparando las mediciones a los 28 y 38 meses (Cuadro 12), se puede apreciar que los valores se mantienen bastante constantes, a excepción de la varianza entre familias de DIA, que disminuye de 11 % a los dos años a 7 % a los tres años.

CUADRO 11. MEDIAS DEL TESTIGO, DE TODAS LAS FAMILIAS SUDAFRICANAS, DE LAS MEJORES FAMILIAS, Y DE LOS MEJORES INDIVIDUOS DE LAS MEJORES FAMILIAS.

EDAD meses	VARIABLE	TESTIGO	FAMILIAS SUDAFRICA	MEJORES FAMILIAS	MEJORES INDIVIDUOS
HUAYACOCOTLA					
26	ALT cm	151	177	196	229
38	ALT cm	278	301	323	375
26	DIA mm	33	39	43	52
38	DIA mm	62	69	76	86
26	VER num.	7.1	8.1	8.86	10.3
38	VER num.	9.7	11.0	12.1	13.8
26	COP cm	105	115	129	152
26	FUS ind.	3.9	3.8	4.0	4.7
26	ANG grados	60.3	60.3	65.2	71.3
26	FEN ind.	2.1	3.4	3.7	4.6
38	FEN ind.	2.6	3.0	3.5	4.2
26	HEL ind.	1.4	1.8	1.4	1.0
OXTLAPA					
28	ALT cm	178	209	239	279
38	ALT cm	302	345	392	442
28	DIA mm	31	40	48	54
38	DIA mm	62.2	78	90	103
28	VER num.	6.2	7.5	8.5	9.8
38	VER num.	9.4	11.3	12.5	14.4
28	COP mm	124	149	173	196
28	FUS ind.	3.2	3.8	4.2	4.8
28	ANG grados	63.0	63.9	69.2	78.2
28	FEN ind.	1.9	2.4	2.9	3.5

ALT=Altura total; DIA=Diámetro basal; VER=Número de verticilos; COP=Ancho de copa; FUS=Rectitud de fuste; ANG=Angulo de inserción de rama; FEN=Penología de la yema líder; HEL=Daño por heladas.

CUADRO 12. PRUEBA DE OXTLAPA A LA EDAD DE 28 Y 38 MESES, CONTRIBUCION A LA VARIANZA TOTAL, MEDIAS, HEREDABILIDAD Y RESPUESTA ESPERADA A LA SELECCION.

CONTRIBUCION A LA VARIANZA TOTAL (%)											
F.de V.	G.L.	Características									
		ALT		DIA		VER		COPA	FUS	ANG	FEN
		28	38	28	38	28	38	28	28	28	28
BLOQUE	5	1	2***	2***	2***	1**	0	2***	1*	3***	2***
FAMILIA	46	10***	9***	11***	7***	11***	11***	11***	2*	5***	7***
BLOxFAM	229	13***	15***	13***	13***	4	4	13***	4	8**	13***
ERROR	720	76	74	74	78	84	85	74	93	84	78
TOTAL	1000	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100
MEDIAS Y COEFICIENTES DE VARIACION											
MEDIA		210 cm	344 cm	40 mm	78 mm	7.5 num.	11.3 num.	149 cm	3.8 ind.	64°	2.4 ind
C. de V. (%)		20	18	24	22	20	18	20	21	14	31
HEREDABILIDADES EN EL SENTIDO ESTRICTO											
		ALT		DIA		VER		COPA	FUS	ANG	FEN
		28	38	28	38	28	38	28	28	28	28
INDIVIDUAL		.41	.37	.46	.29	.44	.44	.44	.08	.19	.27
FAMILIA		.64	.60	.67	.55	.71	.70	.66	.27	.46	.52
INDIVIDUOS DENTRO DE FAMILIA		.39	.36	.45	.27	.39	.39	.45	.06	.17	.27
RESPUESTA ESPERADA A LA SELECCION (%) 1											
		26.7	20.6	38.2	23.5	26.5	23.5	30.2	5.1	6.6	26.1

ALT = Altura total; DIA = Diámetro basal; COPA = Ancho de copa; FUS = Rectitud de fuste; VER = Número de verticilos; ANG = Angulo de inserción de la rama; FEN = Fenología de la yema líder. En este análisis se descartó al testigo.

PRUEBA DE F: * : $P < 0.05$; ** : $P < 0.01$; *** : $P < 0.001$.

1 Respecto al testigo local, suponiendo la elección de la "procedencia" Sudáfrica, la selección del 12.5 % de las mejores familias y el 25 % de los mejores individuos dentro de las mejores familias.

6.2.2.2 Heredabilidad

En un intento por generalizar las tendencias de las variables, se agrupan en función de sus valores de heredabilidad (Cuadro 12).

- a) FUS: baja h^2 individual (0.08).
- b) ANG: media h^2 individual (0.19).
- c) FEN y DIA a los 38 meses: h^2 individual alta (de 0.27 a 0.29).
- d) ALT, DIA (a la edad de 28 meses), VER y COPA: muy alta h^2 individual (de 0.37 A 0.44).

Es notable que las variables más ligadas al crecimiento, como ALT, DIA y COPA, presenten valores tan altos de heredabilidad. Esto hace suponer que las características del terreno, el diseño adecuado de los bloques, y una buena adaptación de las plantas al clima del lugar, permitió que se expresara plenamente el control genético a nivel de familias.

6.2.2.3 Respuesta esperada a la selección

Continuando con el sistema de agrupar las variables, a continuación se describen los resultados de respuesta esperada a la selección (Cuadro 12):

- a) FUS: baja respuesta a la selección (5.1 %).
- b) ANG: respuesta a la selección intermedia (6.6 %).
- c) FEN, {ALT, DIA y VER (38 meses)}: elevada respuesta a la selección (20.6 a 23.3 %).
- d) {ALT, DIA, VER (28 meses)} y COPA: muy elevada respuesta a la selección (26.7 a 38.2 %).

Acorde con los resultados de h^2 , es posible esperar respuestas a la selección prometedoras de las variables de mayor relevancia económica: ALT y DIA, así como de otras relacionadas al crecimiento y arquitectura del árbol, como VER y COPA (con las consideraciones del caso respecto a la conveniencia o no de tener árboles con más verticilos y mayor cobertura de copa).

La pobre respuesta esperada a la selección de FUS se debe a la falta de variabilidad a nivel familia y por tanto baja heredabilidad. Lo poco alentador de ANG en lo que a respuesta a la selección se refiere, se debe a que el testigo tiene en promedio un ángulo muy similar a la media de las familias sudafricanas (suponiendo que se prefiera un ángulo de inserción de 90°), y por consiguiente el margen de los diferenciales de selección son muy estrechos.

6.2.3 Comparación Huayacocotla vs. Oxtlapa

En cierto sentido, los resultados de las pruebas de Huayacocotla y Oxtlapa no son comparables debido a que el origen de los materiales de cada una de ellas es muy distinto (Ver Cuadro 1), y los dos grupos de familias (primera y segunda generación de selección), no se ensayaron en las dos localidades. Sin embargo, vale la pena hacer las siguientes reflexiones:

Las heredabilidades del ensayo de Huayacocotla son muy inferiores a las del ensayo de Oxtlapa, excepto para ANG (Figura 3). Ciertamente el proceso de selección puede reducir la varianza aditiva, y en este sentido es de esperarse que progenies de segunda generación de selección (como las de Huayacocotla), tengan una menor varianza aditiva que progenies de primera generación de selección (como las de Oxtlapa), pero al menos en cultivos agrícolas esa reducción es muy pequeña de una generación a otra (Falconer, 1986). Por ello, el distinto nivel de selección no parece ser una explicación suficiente de las diferencias en los valores de heredabilidad entre Huayacocotla y Oxtlapa.

En la Figura 4 se aprecian las diferencias entre la prueba de Huayacocotla y la de Oxtlapa en cuanto a respuesta esperada a la selección. Las diferencias indican que de las dos pruebas, la de Oxtlapa es la que tiene mayores perspectivas de convertirse en huerto semillero de producción.

Sin embargo, es posible que se pueda obtener una mayor respuesta a la selección en Huayacocotla con estrategias distintas de mejoramiento. Por ejemplo, se podría seleccionar los 15 mejores individuos en altura o en diámetro, injertarlos y hacer un huerto clonal, con la gran ventaja de que la distribución de los rametos puede ser a voluntad para disminuir las posibilidades de consanguinidad. En el caso de que se seleccionaran a los 15 individuos de mayor altura, se incluirían 8 familias y la respuesta a la selección sería del 3.15 %. La misma estrategia de selección, aplicado para el diámetro a los 26 meses, significaría una respuesta a la selección del 10.4 % incluyendo 10 familias. Estos porcentajes no difieren mucho de las indicadas en el Cuadro 9. Por tanto, las ventajas de seleccionar los mejores 15 individuos sería disminuir los riesgos de consanguinidad por dos razones: Primero, se incluirían un mayor número de familias (de 8 a 10, mientras que el 12.5 % de las mejores familias representan sólo 3 familias). Segundo, la distribución de los individuos sería a voluntad. La desventaja de esta estrategia es el costo de los injertos y los años que habría que esperar para que los clones produjeran semilla; en contraste, la selección de los mejores individuos de las mejores familias, permitiría obtener producción de semilla unos dos años después del aclareo genético. Una segunda estrategia posible, no excluyente, sería realizar a mediano plazo cruces controladas que permitan obtener ganancias genéticas por la vía de la varianza no aditiva.

COMPARACION DE HEREDABILIDAD ENTRE HUAYACOCOTLA Y OXTLAPA EDAD DE 26 Y 28 MESES, RESPECTIVAMENTE

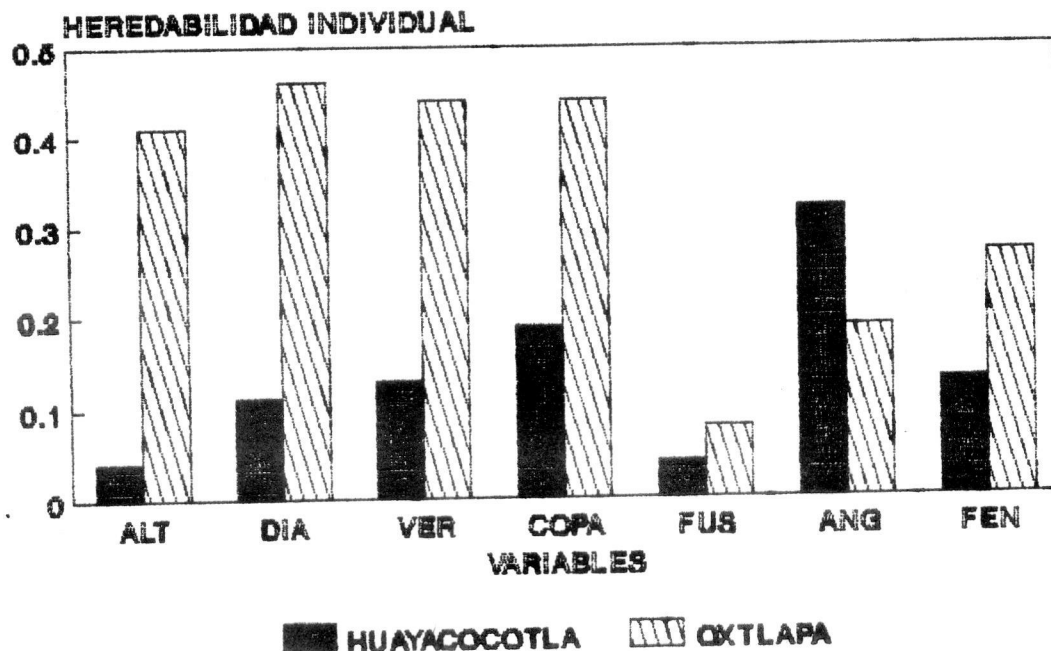


FIGURA 3.

COMPARACION DE RESPUESTA A LA SELECCION ENTRE HUAYACOCOTLA Y OXTLAPA 26 Y 28 MESES DE EDAD, RESPECTIVAMENTE

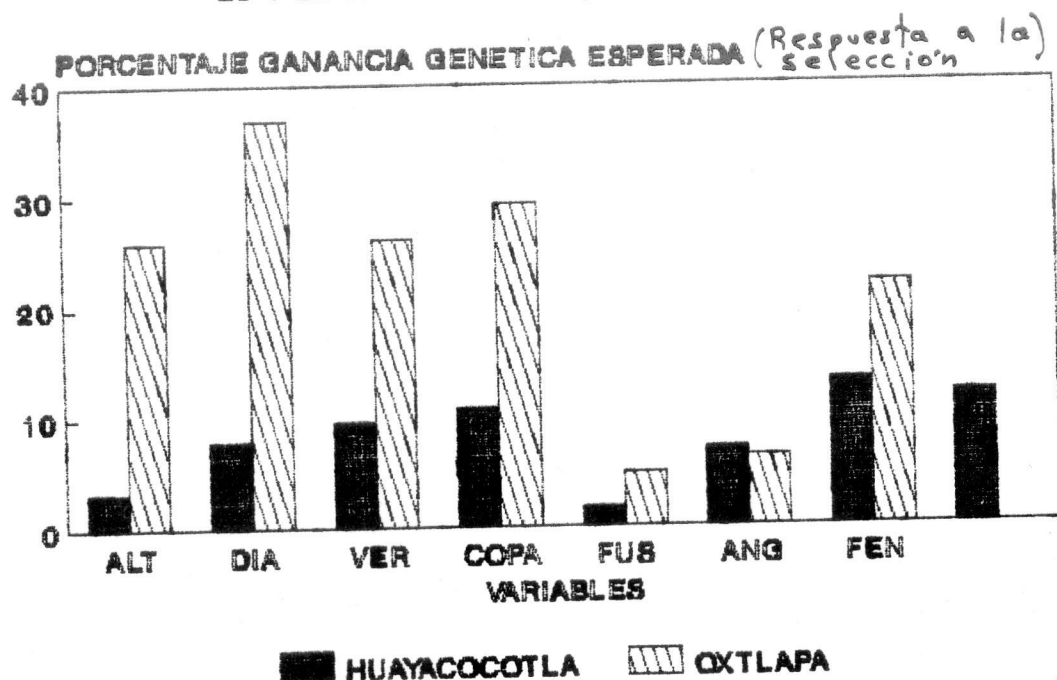


FIGURA 4.

Las consideraciones anteriores son completamente válidas para la prueba de Oxtlapa, en donde la selección de los 30 mejores individuos incluiría 16 familias aproximadamente, y permitiría una respuesta a la selección en altura de 29.8 % y 24.4 % si la selección se hiciera a los 28 y 38 meses, respectivamente; la respuesta a seleccionar los 30 individuos con mejor diámetro sería de 43 % y 24 %, a las edades mencionadas.

Por otra parte, en una variable son coincidentes los valores de heredabilidad en los dos ensayos: en la rectitud de fuste. Esto refuerza la idea ya planteada con anterioridad, de que tal vez es una edad temprana para evaluar esta variable, y/o la escala de medición utilizada probablemente no fué la indicada.

6.3 CORRELACIONES FENOTIPICAS SIMPLES

La correlación entre las variables es de gran importancia, puesto que permite seleccionar en función de un carácter, altura por ejemplo, pero obtener también ganancias genéticas de otros caracteres altamente asociados a la altura, como diámetro. Esto hace mucho más eficiente el proceso de selección.

En los Cuadros 12 y 13 se presentan las correlaciones entre todas las variables de los dos ensayos.

A manera de advertencia sobre estos cuadros, se debe decir que cualquier coeficiente de correlación igual o mayor a 0.07 aparece con significancia estadística. Esto se debe a que $N=668$ en Huayacocotla y $N=1000$ en Oxtlapa, lo que reduce enormemente el error utilizado en la prueba de significancia estadística.

6.3.1 Correlaciones Huayacocotla

En la prueba de Huayacocotla (Cuadro 13), ALT a los 3 meses (ALT1), presenta una correlación pobre con todas las demás variables. En cambio, las mediciones restantes de ALT, a los 10, 17, 23, 26 y 38 meses (ALT2, ALT3, ALT4, ALT5, ALT6), están altamente correlacionados entre sí.

Se ha documentado ampliamente el hecho de que correlaciones con altura a edades muy tempranas presentan valores mucho más bajos que correlaciones entre altura a edades posteriores. Esto es, que el comportamiento de la altura a temprana edad en el sitio definitivo de plantación es poco representativo de las tendencias posteriores de crecimiento (Namkoong y Conkle, 1976; Lambeth, 1980; Riemenschneider, 1988).

Esto puede deberse a que los árboles están bajo los efectos del shock por el trasplante, en un proceso de adaptación a un medio distinto al vivero o invernadero. Se requiere cierto tiempo antes de que el material muestre una conducta consistente (Lambeth, 1980).

CUADRO 13. COEFICIENTES DE CORRELACION FENOTIPICA. PRUEBA DE HUAYACOCOTLA. SE INCLUYEN TODAS LAS MEDICIONES.
SE EXCLUYE EL TESTIGO.

EDAD /	3	10	17	23	26	(2 1/6 AÑOS)					38 (3 1/6 AÑOS)												
(meses)/	-----																						
/	ALT1	ALT2	ALT3	ALT4	ALT5	DIA1	VER1	COP1	FUS1	ANG1	FEN1	HEL1	FLO1	PLA1	ALT6	DIA2	VER2	FEN2	FLO2				
-----/																							
10 / ALT2	.32																						
	***	\ALT3																					
17 ALT3	.19	.83																					
	***	***	\ALT4																				
23 ALT4	.15	.71	.91																				
	***	***	***	\ALT5																			
26 ALT5	.15	.70	.89	.97																			
	***	***	***	***	\DIA																		
" DIA1	.06	.67	.84	.86	.85																		
	***	***	***	***	***	\VER																	
" VER1	.17	.49	.63	.66	.67	.62																	
	***	***	***	***	***	***	\COP																
" COP1	.22	.73	.82	.81	.79	.82	.59																
	***	***	***	***	***	***	***	\FUS															
" FUS1	-.03	.21	.30	.35	.36	.30	.20	.21															
	***	***	***	***	***	***	***	***	\ANG														
" ANG1	.07	0	-.05	-.06	-.08	-.11	-.11	.03	-.03														
	*				*	**	**	\FEN															
" FEN1	-.10	-.05	-.01	.04	.02	.03	-.04	.01	.01	-.01													
	**	\HEL																					
" HEL1	.04	-.18	-.23	-.26	-.25	-.21	-.15	-.21	-.14	.00	-.09												
	***	***	***	***	***	***	***	***	***	**	\FLO												
" FLO1	.00	.26	.34	.28	.29	.32	.23	.30	.08	.01	-.04	-.05											
	***	***	***	***	***	***	***	***	*	\PLA													
" PLA1	.01	.13	.16	.20	.20	.18	.08	.24	.05	.03	-.02	-.05	.07										
	***	***	***	***	***	***	**	***	\ALT6														
38 ALT6	.12	.63	.81	.87	.90	.75	.59	.72	.31	-.05	.03	-.34	.27	.17									
	**	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	\DIA2										
" DIA2	.09	.65	.82	.85	.85	.90	.61	.81	.32	-.06	.00	-.23	.31	.20	.81								
	**	***	***	***	***	***	**	***	***	***	***	***	***	***	\VER2								
" VER2	.12	.50	.63	.67	.69	.61	.75	.57	.30	-.02	-.04	-.34	.24	.09	.73	.65							
	**	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	***	\FEN2							
" FEN2	-.18	-.05	.00	.06	.05	.04	.01	.02	.09	-.04	.11	-.11	-.07	.02	.07	.03	.02						
	***	\FLO2																					
" FLO2	.00	.20	.27	.25	.27	.25	.21	.23	.05	-.04	.01	-.07	.40	.01	.28	.27	.24	.00					
	***	***	***	***	***	***	***	***	\PLA2														
" PLA2	-.02	.16	.25	.28	.26	.23	.13	.26	.05	-.03	.05	-.12	.06	.54	.25	.23	.15	.04	.04				
	***	***	***	***	***	***	***	***	**											***	***	***	***

Significancia: *: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$. N = 666 a 668.

Sin embargo, una vez superada la etapa inicial, las correlaciones entre altura muestran un patrón bastante regular, en donde hay una relación inversa entre el valor de la correlación y el número de años que hay entre las mediciones correlacionadas. Esto se ha demostrado en *Pinus resinosa* (Lester y Barr, 1966), *P. ponderosa* (Lambeth, 1980) y *P. banksiana* (Riemenschneider, 1988).

En la Figura 5 es evidente que todas las correlaciones con la altura a los 3 meses de edad tienen una tendencia distinta al resto. Descartando las correlaciones con la medición a los 3 meses, es posible predecir la correlación entre altura total a distintas edades mediante la fórmula:

$$Y = 1.004 + 0.294(X)$$

En donde Y = Correlación entre la altura total a una edad menor y a otra mayor; X = logaritmo natural del cociente entre la edad menor y la edad mayor a la que fueron medidas las alturas.

La tendencia de los resultados de este análisis es extraordinariamente semejantes a los encontrados por Lambeth (1980) y Riemenschneider (1988). Sin embargo, no se debe olvidar que la fórmula es válida únicamente para el rango entre 10 y 38 meses; es probable que a edades mucho mayores las correlaciones sean otras. Además, el valor de la interceptada (1.004), teóricamente no debería ser mayor a 1.0, puesto que cuando (X = 0) (en el caso de que X = al logaritmo del cociente de edades iguales), el valor de la correlación (Y), tendría que ser 1.0.

Otras variables muy asociadas con ALT2 a ALT6 son DIA y COPA (a los 26 y 38 meses), y éstas dos últimas variables también lo están entre sí. Únicamente ALT2 presenta valores relativamente bajos con DIA (0.67 a los 26 meses y 0.65 a los 38). El resto de las correlaciones ALT-DIA-COPA presentan valores entre 0.72 y 0.90.

Lo anterior sugiere que la altura en el lapso entre 23 y 38 meses de edad, diámetro y copa entre 26 y 38 meses de edad, puede ser predicho satisfactoriamente desde los 17 meses por la altura total.

VER presenta una correlación mediana con ALT3 a ALT6, DIA y COPA, con coeficientes de correlación entre 0.57 y 0.75.

HEL es la única variable que presenta valores negativos en prácticamente todos los casos. Esto puede deberse a que los árboles con crecimiento vigoroso son los más afectados, al menos en lo que se refiere a brotes en elongación. Sin embargo, la correlación con altura es baja (de 0.04 a -0.34***). Esto puede deberse a los mecanismos de reparación, y a otros factores que obscurecen una relación directa, como es la posición del árbol respecto a las corrientes de aire frío. Esta tendencia se ha encontrado también en *Picea glauca*, en la que el efecto de las heladas sobre la altura total fue mínimo (Nienstaedt, 1985).

REGRESION LOGe(TASA EDAD) vs CORRELACION EDAD-EDAD DE ALTURA TOTAL PRUEBA DE HUAYACOCOTLA

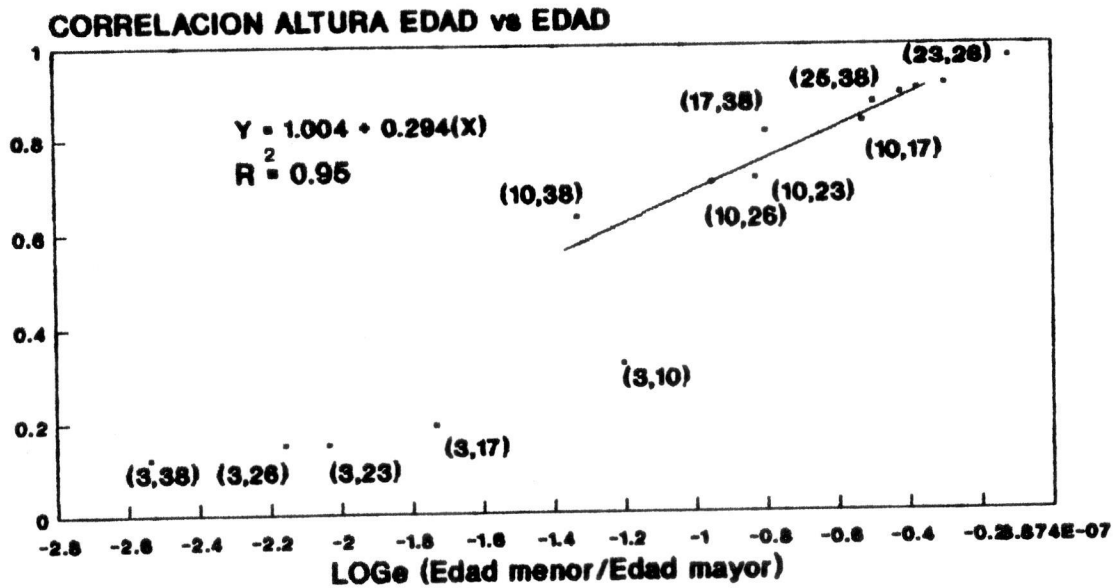


FIG.5. La formula de regresion es valida solamente para correlaciones entre alturas a edades de 10 meses o mas.

Entre parentesis se indica la edad en meses de la correlacion respectiva

FEN y ANG presenta los coeficientes más bajos de todas las variables.

6.3.1 Correlaciones Oxtlapa

En el Cuadro 14 se presentan las correlaciones de la prueba de Oxtlapa.

La tendencia es muy similar a los resultados de Huayacocotla. ALT, DIA y CDPA están altamente asociados entre sí. La altura a los 28 meses de edad es útil para predecir altura y diámetro a los 38 meses de edad.

VER presenta una asociación mediana con ALT, DIA y CDPA, con valores de correlación entre 0.51 y 0.58.

El resto de las variables presentan bajos coeficientes de correlación entre sí y con las variables mencionadas.

Solamente FEN presenta valores no tan bajos con ALT y DIA, que van de 0.32 a 0.37. Esto refuerza la suposición de que la elongación precoz de brotes de la familias sudafricanas explica parcialmente su mejor crecimiento.

Las correlaciones entre altura, diámetro, número de verticilos y ancho de copa son bastante elevadas. Si se hace una selección basándose en las variables tal vez más importantes, como altura, simultáneamente se tendrá un aumento de diámetro, número de verticilos y ancho de copa. Sin embargo, como ya se ha mencionado, estos dos últimos aspectos tal vez no son deseables.

Las variables de fuste, fenología y daño por heladas, en cambio, presentan muy baja correlación entre sí y con las arriba citadas. Cabe hacer notar que el daño por heladas se correlaciona negativamente en todos los casos con las variables restantes.

6.4 FLORACION E INCIDENCIA DE PLAGAS Y ENFERMEDADES

En la prueba de Huayacocotla, a los 26 meses de edad a la plantación el 23 % de los individuos presentaban flores (masculinas, femeninas o ambas); a los 38 meses de edad la cifra se elevó a 35 %. En la prueba de Oxtlapa, a los 28 meses de edad el 23.4 % de los individuos presentaban flores (19 % masculinas, 1.9 % femeninas y 2.8 % ambas).

La presencia de flores parece muy similar en las dos pruebas, con tendencia a incrementarse con la edad, si bien no se estimó a los 38 meses de edad en Oxtlapa. Esto concuerda con lo observado en plantaciones de Sudáfrica, en donde la aparición de flores se inicia entre los 2 y los 3 años de edad (Wormald, 1975). Los datos parecen también coincidentes con *Pinus elliotii*; en esta especie la floración se inicia a los 2 o 3 años, y se incrementa lenta y erráticamente hasta los 4 u 8 años (Varnell et al., 1967).

CUADRO 14. COEFICIENTES DE CORRELACION FENOTIPICA. PRUEBA DE OXTLAPA.
SE INCLUYEN TODAS LAS MEDICIONES. SE EXCLUYE AL TESTIGO.

EDAD /		28 (2 1/6 AÑOS)							38 (3 1/6 AÑOS)	
(meses) /										
		ALT1	DIA1	VER1	COPA1	FUS1	ANG1	FEN1	PLA1	ALT2 DIA2
28	/DIA1	.84								

"	VER1	.58	.60							
		***	***							
"	COPA1	.81	.86	.51						
		***	***	***						
"	FUS1	.11	.05	.16	-.02					

"	ANG1	-.04	-.11	.00	-.01	.02				

"	FEN1	.32	.33	.27	.30	.01	-.04			
		***	***	***	***					
"	PLA1	.08	.08	.04	.05	-.03	.01	.01		
		*	**							
38	ALT2	.90	.78	.52	.76	.10	-.03	.37	.05	
		***	***	***	***	**		***		
"	DIA2	.85	.93	.58	.83	.08	-.09	.35	.07	.83
		***	***	***	***	**	**	***	*	***
"	VER2	.48	.53	.79	.44	.15	.03	.24	.07	.49 .51
		***	***	***	***	***		***	*	*** ***

Significancia: *: P < 0.05; **: P < 0.01; ***: P < 0.001.
N=996 a 1013.

Sin embargo, la aparición de flores masculinas es mucho más importante que de femeninas a la edad de 28 meses en Oxtlapa; esto indica una tendencia contraria a lo observado en plantaciones en Sudáfrica, en donde las flores femeninas aparecen un año antes que las masculinas (Wormald, 1975).

Por otra parte, la incidencia de plagas y enfermedades (PLA), muestra una tendencia completamente distinta en las dos pruebas. Mientras que en Huayacocotla la incidencia es de 26 % a los 26 meses de edad a la plantación y de 30 % a la edad de 38 meses, en Oxtlapa es de 1 % a los 28 meses años de edad y no se evaluó a los 38 meses años por considerar irrelevante su incidencia.

Prácticamente toda la incidencia en la prueba de Huayacocotla corresponde al ataque de *Chronartium* sp. en las ramas bajas, cerca o junto a la inserción del fuste. Unos pocos árboles tienen ataque de *Dendroctonus valens* en la base del fuste. Aparentemente, ningún árbol ha muerto por ataque de plagas o enfermedades.

7. CONCLUSIONES

1. El conjunto de las familias sudafricanas presentaron un crecimiento superior al testigo local en cada prueba. La diferencia es modesta pero significativa. Sin embargo, en el ensayo de Oxtlapa, la superioridad de las mejores familias sobre el testigo es muy amplia en altura, diámetro, número de verticilos y ancho de copa.

2. En los meses de enero y febrero, el crecimiento del brote líder se inicia primero en las familias sudafricanas que en el testigo local. Esta precocidad podría explicar parcialmente la superioridad en altura y diámetro de las primeras.

3. La precocidad mencionada hace más susceptibles a las familias sudafricanas al daño por las heladas que se presentan a fines de febrero y principios de marzo. Sin embargo, los individuos han exhibido una elevada capacidad de recuperación a este daño.

4. En la prueba de Huayacocotla, la heredabilidad de la altura exhibió valores muy bajos una vez que se perdieron las diferencias producto del crecimiento en el vivero. Las expectativas de respuesta a la selección de los mejores individuos de las mejores familias son bajas. En el mismo sentido, diámetro, número de verticilos y ancho de copa presentaron bajos valores de heredabilidad, por lo que la respuesta esperada a la selección es modesta.

5. En la misma prueba, la respuesta a la selección podrían incrementarse ligeramente con una estrategia de selección distinta o complementaria, como seleccionar los 15 mejores individuos y desarrollar un huerto clonal a partir de ellos. Además, se reducirían los riesgos de consanguinidad por aumentar el número de familias y controlar distribución y espaciamiento de los clones. Sin embargo, aumentarían los costos y el tiempo de espera para obtener la primera cosecha.

6. En Oxtlapa la tendencia es muy distinta: altura, diámetro, número de verticilos y ancho de copa exhiben heredabilidades altas. La respuesta esperada a la selección (independiente) de mejores individuos dentro de mejores familias son prometedoras: 27 % para altura, 38 % para diámetro, 27 % para verticilos y 30 % para ancho de copa. Sin embargo, es discutible que sea positivo un aumento en el número de verticilos y en el ancho de copa.

7. La rectitud de fuste exhibió muy poca variación a nivel familias y por tanto baja heredabilidad. La explicación probable es que la escala de medición fue inadecuada y/o a esta edad aún no se expresan con claridad tales diferencias.

8. La fenología del brote líder presentó heredabilidades bajas en Huayacocotla e intermedias en Oxtlapa. La mayor parte de la variabilidad de esta variable pudiera estar a nivel procedencia, no a nivel familia.

9. Las posibilidades de obtener mejoramiento del ángulo de

inserción de rama parecen reducidas, debido a los bajos valores del diferencial de selección respecto al testigo.

10. Oxtlapa es el ensayo más prometedor para ser desarrollado como huerto semillero.

11. Aparentemente hay una tendencia general de la heredabilidad a disminuir en el lapso entre los 26 ó 28 meses de edad y los 38 meses. Por esto, 26 ó 28 meses de edad puede ser una mejor edad para la selección. Ello a reserva de que posteriores correlaciones demuestran que el comportamiento a estas edades es representativo del desarrollo en la madurez.

12. Debido a que el testigo local no tiene mejoramiento genético, las pruebas no permiten establecer si las familias sudafricanas serían mejores que progenies de árboles superiores locales (sin mencionar las posibilidades de progenies de árboles superiores de una procedencia mexicana superior). Por esto sería cuestionable decidir basar un programa de mejoramiento a largo plazo únicamente en material sudafricano.

13. En el caso de Huayacocotla, la altura a los 17 meses de edad permite predecir satisfactoriamente la altura, diámetro y ancho de copa a los 26 y 38 meses de edad. En Oxtlapa, la altura a los 28 meses es útil para predecir el diámetro y la altura a los 38 meses de edad.

8. RECOMENDACIONES

1. Es muy importante establecer nuevos ensayos de progenies/huertos semilleros a partir de árboles superiores locales, y mejor aún, ensayos de procedencias/progenies/huertos semilleros, pero a partir de material mexicano.

2. Idealmente, el diseño de nuevas pruebas genéticas deben incluir varias localidades con el mismo material, para permitir estimar la interacción genotipo*medio ambiente.

3. Estudios más detallados de fenología, como medir la elongación semanal de los brotes líder durante el periodo de mayor crecimiento, serían de gran utilidad para explicar la adaptabilidad y las diferencias en crecimiento.

4. Es imprescindible ensayar nuevas escalas de medición para rectitud de fuste. Por ejemplo, la empleada por Barnes y Gibson (1986), que secciona imaginariamente el fuste en segmentos que son evaluados por separado, para después ser promediados.

5. Con los datos que generó este trabajo es posible estimar correlaciones genotípicas y ensayar la construcción de índices de selección, que permitan simular la selección simultánea de varios caracteres, ponderando distintos valores económicos para cada uno de ellos. Esto permitiría una selección óptima para el aclareo genético. Lo anterior es totalmente viable y permitiría un enorme avance cualitativo hacia el desarrollo de las pruebas como huertos semilleros.

6. Se sugiere establecer ensayos de espaciamiento inicial, que incluyan como tratamientos 2.5×2.5 m ó 3.0×3.0 m. Esto considerando la gran velocidad de crecimiento de *P. patula*. Si este tipo de ensayos se realiza con progenies, daría información sobre una posible interacción genotipo*espaciamiento.

9. BIBLIOGRAFIA

- ARTEAGA, B. 1985. Índice de sitio para *Pinus patula* Schl. et Cham., en la región de Chignahuapan-Zacatlán, Pue. Tesis de Maestría, Colegio de Postgraduados, Montecillos, México.
- BARNES, R.D. 1977. The national programme for genetic improvement of *Pinus patula* Schiede and Deppe in Rhodesia. Proceedings Joint IUFRO, Workshop on progress and problems of genetic improvement of tropical forest trees. S2.02-08 & S2.03-01. Brisbane, Queensland, Australia.
- BARNES, R.D. y M.A. SCHWEPPEHAUSER. 1978. *Pinus patula* Schiede and Deppe progeny test in Rhodesia genetic control of nursery traits. *Silvae Genetica* 27(5):200-204.
- BARNES, R.D. y M.A. SCHWEPPEHAUSER. 1979. Genetic control of 1.5-years-old traits in *Pinus patula* Schiede et Deppe and a comparison of progeny test methods. *Silvae Genética* 28:156-167.
- BARNES, R.D. and B.T. STYLES. 1983. The closed-cone pine of México and Central America. *Commonw. For. Rev.* 62(2):81-84.
- BARNES, R.D. y G.L. GIBSON. 1986. A method to assess stem straightness in tropical pines. *Commonwealth Forestry Review.* 65 (2):168-171.
- BARNES, R.D., A.C. MATHESON, L.J. MULLIN y J. BIRKS. 1987. Dominance in a metric trait of *Pinus patula* Schiede and Deppe. *Forest Science* 33(3):809-815.
- BARRETT, W.H.G. 1972. Variación de caracteres morfológicos en poblaciones naturales de *Pinus patula* Schlecht et Cham. en México. *IDIA, Suplemento Forestal* 7:9-35.
- BREDENKAMP, B. 1980. Initial spacing of *Pinus patula* for maximum yield of pulp-wood over a 16-year rotation. *South African Forestry Journal* 115:47-49
- BURGERS, T.S. 1975. Mexican origins of *Pinus patula* seed introduced in South Africa. *Forestry in South Africa* 16:31-43.
- BURLEY, J., P.M. BURROWS, F.B. ARMITAGE y R.D. BARNES. 1966. Progeny test designs for *Pinus patula* in Rhodesia. *Silvae Genetica* 15(5-6):166-173.
- DARROW, W.K. y H. COETZEE. 1983. Potentially valuable Mexican pines for summer rainfall region of Southern Africa. *S. Afr. For. J.* 124:23-35.
- EGUILUZ, T. 1978. Ensayo de integración de los conocimientos del género *Pinus* en México. Tesis profesional. Dpto. de Bosques, Univ. Auton. Chapingo, Chapingo, México.
- EGUILUZ, T. 1982. Natural variation and taxonomy of *P. tecunumanii* from Guatemala. Ph. D. Thesis. NCSU, Dep. of Forestry. Raleigh, N.C., USA. 74 p.
- EGUILUZ, T. 1987. Los pinos mexicanos y su demanda internacional. In: Simposio sobre silvicultura y mejoramiento genético de especies forestales. Buenos Aires, Argentina, 6-10 abril 1987. Centro de Investigaciones y Experiencias Forestales. Tomo I, pp. 1-28.
- EGUILUZ, T. 1988. Comparación estadística de morfología y terpenos de *P. patula* var *longipedunculata* y *P. pocarpa* var. *ochoteranae* de Oaxaca y Chiapas. México y sus Bosques 20(1):33-37.

- EGUILUZ, T. y J.P. PERRY. 1983. *Pinus tecunumanii*: una nueva especie de Guatemala. *Ciencia Forestal* 8(4):3-22.
- FALCONER, D.S. 1986. Introducción a la genética cuantitativa. México, CECSA, 383 p.
- FALKENHAGEN, E.R. 1979. Early Assessment of half-sib family trials of *Pinus patula* (Schiede et Deppe) in Schlechtendal et Chamisso in South Africa. *South African Forestry Journal* (109):7-13.
- FLORES, E. 1986. Establecimiento de un sitio experimental sobre aclareos de *Pinus patula* Schl. et Cham. en Tlaxcala. Tesis profesional. Div. de Cien. For., Univ. Auton. Chapingo, Chapingo, México.
- GHOSH, R.C. y P. GUHATHAKURTA. 1973. *Pinus patula* Schl. and Cham. Its problems and prospects in West Bengal. *Indian Forester*. June 1973, pp. 337-348.
- INEGI (Instituto Nacional de Geografía e Informática). 1987. Síntesis geográfica, nomenclátor y anexo cartográfico del Edo. de Puebla. México, INEGI.
- INFANTE, S y G.P. ZARATE. 1984. Métodos estadísticos: un enfoque interdisciplinario. México, Trillas. 643 p.
- KAGEYAMA, P.Y.; R.M. SPELTZ; A.P. SILVA y M. FERREIRA. 1977. Variacao genética entre e dentro de progénies de *Pinus patula* Schiede e Deppe na região de Telémaco Borba - PR. Instituto de Pesquisas e Estudos Florestais, Piracicaba (15):21-39.
- KAPOOR, M.L., R.K. VAKSHASYA, y S. KEDHARNATH. 1977. Field grafting studies in *Pinus patula*. *Indian Forester* 103(6):397-402.
- KLEIN, J.I. 1989. Effects of incomplete block design and stand structure on heritability of growth in a jack pine family test in Manitoba. *Canadian Journal of Forest Research* 19(8):1044-1050.
- LADRACH, W.E. 1987. Growth and heritability estimates for seven-year-old open-pollinated patula pine progeny test. Research Report No. 115. Investigación Forestal, Cartón de Colombia, S.A. Cali, Colombia.
- LAMBETH, C.C. 1980. Juvenile-mature correlations in *Pinaceae* and implications for early selection. *For. Sci.* 26:571-580.
- LANNER, R.M. 1966. The phenology and growth habits of pines in Hawaii. U.S. Forest Service Research Paper PSW-29. Pacific Southwest Forest and Range Experiment Station. Berkeley, California Forest Service, USDA, USA.
- LESTER, D.T. y BARR, G.R. 1966. Shoot elongation in provenance and progeny test of red pine. *Silvae Genetica* 15(1):1-6.
- LIBBY, W.J. 1973. Domestication strategies for forest tree. *Can. J. For. Res.* 3:265-276.
- LITTELL, R.C. y B.G. McCUTCHAN. 1987. Use of SAS for variance component estimation. In: Statistical considerations in genetic testing of forest trees. Southern Cooperative Series Bulletin No. 324. Florida, Institute of Food and Agricultural Sciences, University of Florida. pp. 75-86.
- LOOCK, E.E.M. 1950. The pines of Mexico and British Honduras. South African Department of Forestry Bulletin No. 75. 244 p.
- LOWE, W.J., R. STONECYPHER y A.V. HATCHER. 1983. Progeny test data handling and analysis. Southern Cooperative Series

- Bulletin No. 275. Texas, Texas A&M University. pp. 51-68.
- MADRIGAL, X.S. 1967. Algunos aspectos ecológicos de los bosques de coníferas mexicanas. México y sus Bosques 3(16):11-19.
- MARTINEZ, M. 1948. Los pinos mexicanos. México, Botas, 361 p.
- MARQUEZ, F. 1987. Sistemas, métodos y estrategias en el mejoramiento genético del maíz (*Zea mays* L.). Ciencia (México) 38(3):205-216.
- MASTACHE, A. 1988. Tratamientos complementarios al suelo en áreas de regeneración de *Pinus patula* Schl. et Cham. en la región de Chignahuapan-Zacatlán, Pue. Tesis de Licenciatura. División de Ciencias Forestales, Univ. Auton. Chapingo.
- MCCARTER, P.S. and J.S. BIRKS. 1985. *Pinus patula* subspecies *tecunumanii*: the application of numerical techniques to some problems of its taxonomy. Commonw. For. Rev. 64(2):117-132.
- McKINLEY, C.R. 1983. Objectives of progeny test. In: Progeny testing of forest trees. Southern Cooperative Series Bulletin No. 275. Texas, Texas A&M University. pp. 2-6.
- MONROY, C. 1987. *Pinus patula* Schl. et Cham. en México. Inédito. México, Cen. de Inv. For. y Agropecuarias del Edo. de Ver. 114 p.
- MWIIHOMEKE, S.T. s/a. Growth and yield of *Cupressus lusitanica* (Mill) and *Pinus patula* (Schl. and Cham.) at Rongai and Uro in Kilimanjaro region. Silviculture Technical Note No. 45. Tanzania.
- NAMKOONG, G. 1979. Introduction to quantitative genetics in Forestry. Technical Bulletin No. 1588. Washington, Forest Service, USDA. 342 p.
- NAMKOONG, G y M.T. CONKLE. 1976. Time trends in genetic control of height growth in ponderosa pine. Forest Science 22(1):2-12.
- NAMKOONG, G., H.C. KANG y J.S. BROUARD. 1988. Tree breeding: principles and strategies. New York, Springer-Verlag. 177 p.
- NAMKOONG, G., E.B. SNYDER y R.W. STONECYPHER. 1966. Heritability and gain concepts for evaluating breeding systems such as seedling orchards. Silvae Genetica 15(3):76-88.
- NIENSTAEDT, H. 1985. Inheritance and correlations of frost injury, growth, flowering and cone characteristics in white spruce, *Picea glauca* (Moench) Voss. Can. J. For. Res. 15:498-504.
- NIENSTAEDT, H. 1986. Estudios de *Pinus patula* de huertos semilleros de Sudáfrica. México, Centro de Genética, Forestal, A.C., mecanografiado. 10 p.
- NIENSTAEDT, H. 1986a. Informe del establecimiento de una prueba de progenies de *Pinus patula* sudafricano de 20. generación en Canalejas, Ver. México, Centro de Genética Forestal, A.C., mecanografiado. 6 p.
- NIENSTAEDT, H. 1990. Importancia de la variación natural. In: Eguiluz, T. y A. Plancarte (Ed.) Mejoramiento genético y plantaciones forestales; Memoria. Chapingo, Centro de Genética Forestal, A.C.. pp. 16-23.
- NIENSTAEDT, H. y J.P. KING. 1970. Breeding for delayed budbreak in *Picea glauca* (Moench) Voss - potential frost avoidance and growth gains. In: Proceedings of the FAO/IUFRO 2nd. World Consultation on Forest Tree breeding. August 7, 1969,

- Washington D.C. FAO, Roma. pp. 61-80.
- NIENSTAEDT, H. y D.E. RIEMENSCHNEIDER. 1985. Changes in heritability estimates with age and site in white spruce, *Picea glauca* (Moench) Voss. *Silvae Genetica* 34(1):34-41.
- PANDE, G.C. 1982. Tropical pines in India; an overview. *Indian Forester* 108(1):1-28.
- PATERSON, D.N. 1968. Further studies in wood quality, wood quantity, wood value and rotations from wood core analysis. For. Tech. Note E. Afr. Agric. For. Res. Organ No.22, 6 pp. Abstract consultado en For. Abs. 30(3):423, (1969).
- PATINO-VALERA, F. Y P.Y. KAGEYAMA. 1990. Interaction genotype*spacing in progenies of *Eucalyptus saligna* Smith. IPEF International, Piracicaba (1):12-22.
- QUINONES, J.D. 1974. Características físicas y mecánicas de la madera de 5 especies mexicanas. Bol. Téc. No. 42. Inst. Nal. de Inv. For. Mexico.
- RIEMENSCHNEIDER, D.E. 1988. Heritability, age-age correlations, and inferences regarding juvenile selection in jack pine. *Forest Science* 34(4):1076-1082.
- RUDOLPH, T.D. 1964. Lamas growth and prolepsis in Jack Pine in the Lake States. *Forest Sciences Monograph* No. 6. 70 p.
- SAENZ, C. 1989. Selección preliminar de cuatro especies para plantaciones forestales en la región Zacatlán-Chignahuapan, Pue. Documento inédito. Maestría en Ciencias Forestales. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, México. 9 p.
- SAENZ, C. y A. PLANCARTE. 1991. Metodología para el establecimiento y análisis de ensayos de progenie de especies forestales. Documento inédito en revisión. Maestría en Ciencias Forestales, Universidad Autónoma Chapingo, México. 40 p.
- SAS INSTITUTE INC. 1987. SAS/STAT Guide for personal computers, Version 6. North Carolina, SAS Inst. 1028 p.
- SAYLOR, L.C. y R.L. McELWEE. 1963. Collecting pine material in Mexico for provenance trials and wood studies. Technical Report No. 18. University of North Carolina, Raleigh, N.C.
- SCHWERDTFEGER, F. 1953. Informe al gobierno de Guatemala sobre la entomología forestal de Guatemala. Informe FAO/ETAP. No. 202, Roma, FAO, 58 pp.
- SILVA, R. 1990. Análisis multivariado de caracteres morfológicos de *Pinus oocarpa* var. *ochoteranae* Mart. y *P. tecunumanii* (Schwer.) Equiluz y Perry. Tesis profesional. División de Cien. For., Univ. Auton. Chapingo.
- STEEL, R.G.D. y J.H. TORRIE. 1988. Bioestadística: principios y procedimientos. Mexico, McGraw-Hill. 622 p.
- STYLES, B.T. 1985. The identity of Schwerdtfeger's Central American pine. For. Gen. Res. Inf. # 13. FAO. pp. 47-51.
- TEJEDA, A., F. ACEVEDO y E. JAUREGUI. 1989. Atlas climático del Estado de Veracruz. México, Universidad Veracruzana. 150 p.
- VALENZUELA, R.R. 1980. Evaluación dasométrica y económica en una plantación de *Pinus patula* en el Municipio de Rafael Ramírez, Veracruz. Tesis profesional. Dpto. de Bosques. Univ. Autón. Chapingo.
- VACLAV, E. 1972. Progeny trials in Tanzania. *Silvicultura Tropica et Subtropica* 2:69-86.

- VAN BUIJTENEN, J.P. 1983. Progeny test design and analysis. Proc. 17 th. South. For. Tree Improv. Conf. Atlanta, Ga. pp. 161-170.
- VAN BUIJTENEN, J.P. y F. BRIDGWATER. 1986. Mating and genetic test designs. In: Advanced Generation Breeding of Forest Trees. Southern Cooperative Series Bulletin No. 309. Louisiana, Louisiana Agricultural Experimental Station. pp. 5-10.
- VAN BUIJTENEN, J.P. y G. NAMKDONG. 1983. Mating designs. In: Progeny testing of forest trees. Southern Cooperative Series Bulletin No. 275. Texas, Texas A&M University. pp. 7-15.
- VAN BUIJTENEN, J.P. y G. A. TUSKAN. 1987. Design of control pollinated progeny and clonal test. In: Statistical considerations in genetic testing of forest trees. Southern Cooperative Series Bulletin No. 324. Florida, Institute of Food and Agricultural Sciences, Univ. of Florida. pp. 9-21.
- VARNELL, R.J., A.E. SQUILLACE y G.W. BENGTSON. 1967. Variation and heritability of fruitfulness in slash pine. *Silvae Genetica* 16(4):125-128.
- VELA, L. 1980. Contribución a la ecología de *Pinus patula*. Pub. Esp. No. 19. Inst. Nal. de Inv. For., México, 109 p.
- WHITESELL, C.D. y R.K. LeBARRON. 1976. Ensayos de pinos mexicanos en Hawaii. *Turrialba* 26(2):115-120.
- WORMALD, T.J. 1975. *Pinus patula*. Tropical Forestry Papers No. 7. Tropical Forestry Institute, Commonwealth Forestry Institute. Oxford, England. 172 p.
- WRIGHT, J.W. 1976. Introduction to forest genetics. New York, Academic Press. 463 p.
- ZOBEL, B. J. y J. TALBERT. 1984. Applied Forest Tree Improvement. New York, John Wiley and Sons. 505 p.
- ZOBEL, B.J y J. TALBERT. 1988. Técnicas de mejoramiento genético de árboles forestales. Primera ed. en español. México, Trillas, 545 p.
- ZOBEL, B.J., G. VAN WYK y P. STHAL. 1987. Growing exotic forests. New York, John Wiley & Sons. 508 p.