

INTERACCIÓN FAMILIA X SITIO PARA *PINUS RADIATA* D. DON EN GALICIA. IMPLICACIONES EN EL PLAN DE MEJORA DE LA ESPECIE

Verónica Codesido Sampedro y Josefa Fernández-López

Centro de Investigaciones Ambientais. CINAM-Lourizán. Apdo. 127. 36080-PONTEVEDRA (España).
Correo electrónico: vcodesido.cifal@siam-cam.org

Resumen

La magnitud y la importancia de la interacción familia x sitio para caracteres de vigor, forma y resistencia a heladas en pino radiata (*Pinus radiata* D. Don) así como la estabilidad familiar para estos caracteres se analizó usando diversas técnicas. Los datos procedían de 58 familias plantadas en tres ensayos de progenie localizados en el norte de Galicia en la zona de mayor plantación de la especie pertenecientes a las RIUS 1 y 2. De estas 58 familias, 50 eran familias de medio hermanos procedentes de la selección de árboles superiores seleccionados en Galicia, 6 familias de medio hermanos procedentes del plan de mejora vasco y 2 lotes de semilla comercial gallega. El análisis de varianza conjunto y el ratio entre la varianza debida a la interacción y la varianza familiar muestran interacciones importantes para determinados caracteres como diámetro, volumen, relación altura/diámetro, ángulo de inserción de rama, rectitud del fuste y resistencia a heladas. Los resultados indican que las interacciones fueron consecuencia de un grupo de familias muy reactivas que eran particularmente sensibles a la variación ambiental. La eliminación de estas familias del plan de mejora de la especie en Galicia parece ser la estrategia más efectiva para disminuir e incluso hacer desaparecer la interacción familia x sitio.

Palabras clave: *Interacción G x A, Estabilidad familiar, Ecovalencia*

INTRODUCCIÓN

El pino radiata es la especie de pino más plantada en el mundo (CRITCHFIELD & ELBERT, 1966). Su rápido crecimiento y la calidad de su madera ha provocado la plantación a gran escala de la especie en Nueva Zelanda, Chile, Australia y España (SCOTT, 1960), y también es una de las especies más importantes en plantaciones en Argentina, Irlanda, Kenya y la República de Sudáfrica. En Galicia fue introducida a finales del siglo XIX, ocupando actualmente una extensión de aproximadamente 82.000 ha, un 11% de la superficie forestal gallega (MAPA, 2001).

A la vista del incremento paulatino de plantaciones de pino radiata en la comunidad autónoma gallega procedentes de lotes de semilla no mejorada, se decidió iniciar un programa de mejora genética de la especie con el fin de estudiar la variabilidad genética existente y definir los métodos de selección a utilizar para mejorar la calidad y el rendimiento de las plantaciones. El plan de mejora se inició en 1992 con la búsqueda de árboles superiores en los mejores rodales de la especie distribuidos por la geografía gallega. Se seleccionaron inicialmente 68 árboles superiores con los que se instaló un huerto semillero de primera generación en

Sergude (CODESIDO Y MERLO, 2001). Con parte de este material, se instalaron tres ensayos de progenie distribuidos por la geografía gallega, en las zonas de plantación habitual de la especie. Se midieron caracteres de vigor, forma, resistencia a factores bióticos y abióticos y ritmos de crecimiento tras 3 años posteriores a la plantación. Los datos de las heredabilidades individuales y familiares para cada sitio particular y para el conjunto de los tres sitios, así como la correlación fenotípica y genética entre caracteres y/o entre plantaciones fueron calculados (CODESIDO, 2006). Los resultados de este estudio indicaron que ciertos caracteres de interés en los procesos de selección del programa de mejora gallego presentaban importantes interacciones genotipo x ambiente (GxA) que deben ser estudiadas y analizadas antes de tomar decisiones acerca de la selección de individuos para la siguiente generación de mejora. La interacción GxA se define como la diferente respuesta de los individuos o familias frente a distintos ambientes (BURDON, 1977). Cuando la interacción es importante, el mejorador debe decidir entre buscar aquellos individuos o familias de la población que mejor respondan a la variación ambiental (JOHNSON, 1992), o bien, crear diferentes poblaciones de mejora para cada sitio particular, lo que se denomina regionalización (NAMKOONG et al., 1988). Este último es un proceso altamente costoso que sólo debe llevarse a cabo cuando la interacción GxA es tan elevada que provoca grandes pérdidas de ganancia genética de una generación de mejora a la siguiente. Pero incluso cuando las interacciones no son muy elevadas, debe realizarse un estudio de las mismas para realizar la toma de decisiones adecuada en cuanto a selección de parentales para la siguiente generación (JOHNSON & BURDON, 1990).

Los objetivos de este trabajo fueron estudiar la interacción GxA y la estabilidad familiar de 56 familias de medio-hermanos y dos bulks de semilla comercial gallega sin pedigrí de tres ensayos de progenie de pino radiata en Galicia con el fin de determinar si dicha interacción presente en algunos caracteres de interés era debida a unas pocas familias muy reactivas o si, por el contrario, se hacía necesaria la regionalización en el programa de mejora gallego de la especie.

MATERIALES Y MÉTODOS

El material vegetal consistió en tres ensayos de progenie de 56 familias de medio-hermanos de polinización abierta, 50 procedentes de árboles superiores seleccionados en las masas gallegas y 6 procedentes del plan de mejora de la especie en el País Vasco, así como 2 bulks de semilla comercial gallega sin pedigrí. Los tres ensayos siguen un diseño de bloques completos al azar con 25 repeticiones de parcelas monoárbol, separadas entre sí 3x3 m. Se tomaron medidas de vigor, forma, resistencia a factores bióticos y abióticos y ritmos de crecimiento en todos los individuos tras 3 años posteriores a la plantación. Los resultados obtenidos, así como los detalles de todas las plantaciones pueden consultarse en CODESIDO (2006).

Se llevó a cabo un análisis de varianza conjunto para los tres sitios que seguía el siguiente modelo:

$$Y_{ijk} = \mu + F_i + B_j(S_k) + S_k + F_i \times S_k + \varepsilon_{ijkl}$$

donde Y_{ijk} = valor del árbol l en la familia i , en el bloque j y en el sitio k , μ = media experimental, F_i = efecto de la familia i , $B_j(S_k)$ = efecto del bloque j dentro del sitio k , S_k = efecto del sitio k , $F_i \times S_k$ = interacción entre familia y sitio, y ε_{ijkl} = error.

La importancia de la interacción FxS se evaluó examinando el ratio $\sigma_{F \times S}^2 / \sigma_F^2$, donde σ_F^2 y $\sigma_{F \times S}^2$ son los componentes de la varianza correspondientes al factor familiar y a la interacción, respectivamente. SHELBORNE (1972) sugirió, como aproximación, que el efecto de la interacción familia x sitio comenzaba a ser preocupante y tendría que tenerse en cuenta en el plan de mejora cuando el valor del componente de la varianza debido a la interacción fuese un 50% o más que el componente familiar de la varianza.

Para analizar la estabilidad de cada familia en los diferentes sitios se calculó:

S_{ji} , es la desviación estándar de los rankings de cada familia entre sitios. Es un método estadístico no paramétrico que nos indica que un genotipo será estable si se mantiene su posición en el ranking de ordenación de una determinada variable en los distintos sitios de estudio (CUBERO et al., 1997) y se calcula mediante la fórmula dada en HÜHN (1979).

W_i , es la ecovalencia o contribución de cada genotipo a la interacción total Familia x Sitio. Valo-

res bajos indican la capacidad del genotipo de aportar resultados más consistentes entre ambientes que entre genotipos (WRICKE, 1962). Un genotipo con $W_i = 0$ es considerado como estable en todos los ambientes.

b_i , es el coeficiente de regresión de cada genotipo siguiendo el modelo de FINLAY & WILKINSON (1963) que realiza el análisis de regresión conjunta de los valores medios genotípicos sobre las medias ambientales, de manera que permite medir la estabilidad y la adaptabilidad relativa. Si $b_i > 1$ la familia se considera de baja estabilidad y adaptada a sitios buenos, mientras que valores por debajo de 1 indican que la familia es muy estable y se adapta bien a sitios malos.

RESULTADOS

En este estudio sólo se analizaron aquellos caracteres que presentaron interacciones familia x sitio importantes siguiendo el criterio de SHELBORNE (1972). Las variables estudiadas fueron el diámetro (D), volumen (V), la relación altura/diámetro (ALT/D), el ángulo de inserción de ramas (ANG), la rectitud (REC) y la resistencia a heladas (HR). Para el diámetro y el volumen, el sitio fue el factor que presentó un componente de la varianza mayor (Tabla 1). El factor anidado bloque dentro de sitio también proporcionó un porcentaje considerable de la varianza total. Los componentes de la varianza para el error y el sitio conjuntamente componen más del 70% de la variación para todos los caracteres. El ratio de la interacción con respecto al componente de la varianza familiar ($\sigma_{F \times S}^2 / \sigma_F^2$) varió de 0,60 para la

relación ALT/D a 11,02 para HR, indicando diferentes grados de sensibilidad a los cambios ambientales para los diferentes caracteres estudiados. Las variables más sensibles a la interacción GxA fueron el V, la REC y la HR.

Los valores del coeficiente de regresión b_i variaron de 0,56 a 1,74 para el D, de 0,46 a 1,66 para el V, de 0 a 2,2 para ALT/D, de 0 a 2,87 para ANG, de 0 a 3,39 para REC y de 0 a 2,40 para HR.

Existen grandes cambios de ranking entre sitios para algunas familias. Más de 24 familias para todos los caracteres no cambian en más de 10 puestos el ranking de un sitio a otro y tan sólo 5 familias exceden en más de 20 puestos para D, V, REC y HR, 7 familias en el caso de ALT/D y ninguna para ANG. Éstas parecen ser las familias más interactivas para estos caracteres. De manera que el número de progenies que contribuyen significativamente a la interacción FxS es relativamente bajo para todas las variables. Estos resultados sugieren que eliminando un pequeño número de familias inestables, reduciría sustancialmente el impacto de la interacción.

En la figura 1 se puede observar la importante reducción del ratio $\sigma_{F \times S}^2 / \sigma_F^2$ tras eliminar un número creciente de familias inestables para cada variable (Figura 1A) o para el conjunto de todas las variables (Figura 1B). Se tuvieron en cuenta los diferentes parámetros de estabilidad para identificar las familias inestables. La ecovalencia (W_i) y la desviación estándar de los rankings de cada familia entre sitios (S_{4i}) aportaron resultados similares, con una reducción considerable del ratio $\sigma_{F \times S}^2 / \sigma_F^2$ a medida que aumentaba el número de familias inestables que eran eliminadas del análisis. Sin embargo, cuando se

Carácter	σ_F^2	σ_S^2	$\sigma_{B(S)}^2$	$\sigma_{F \times S}^2$	σ_e^2	$\sigma_{F \times S} / \sigma_F$
Diámetro (D)	0,80***	53,54***	10,19***	0,87**	34,65	1,09
Volumen (V)	0,37***	51,67***	9,91***	1,06**	37,03	2,88
Relación altura/diámetro(ALT/D)	2,34***	5,05***	14,18***	1,40**	76,94	0,60
Ángulo de ramas (ANG)	2,18***	9,12***	4,69***	1,45**	82,63	0,67
Rectitud (REC)	0,62**	2,94***	12,12***	1,71**	82,26	2,79
Resistencia a heladas (RH)	0,46***	3,50***	3,59***	5,07***	87,21	11,02

Tabla 1. Estimación de los componentes de la varianza (%) con su correspondiente nivel de significación y cálculo del ratio entre el componente de la varianza debido a la interacción y el componente familiar de la varianza para distintos caracteres. σ_F^2 = varianza familiar, σ_S^2 = varianza de sitio, $\sigma_{B(S)}^2$ = componente de la varianza debida al factor anidado bloque dentro de sitio, $\sigma_{F \times S}^2$ = componente de la varianza debida a la interacción Familia x Sitio

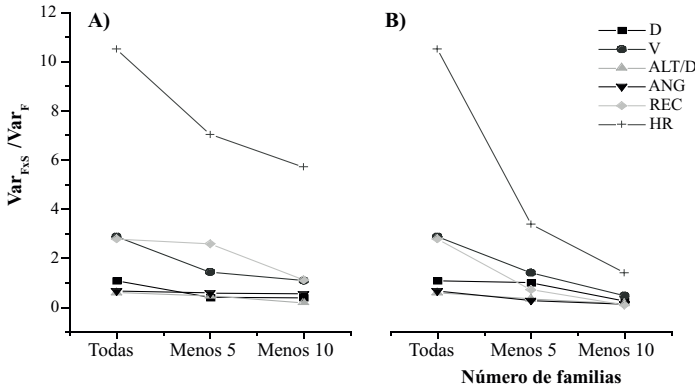


Figura 1. Variación del ratio entre la varianza de la interacción $F \times S$ y la varianza familiar ($Var_{F \times S} / Var_F$) calculado mediante ANOVA conjunto para todas las familias y tras ser eliminadas las 5 y 10 familias más inestables para cada variable particular (A) y las más inestables para el conjunto de todas las variables (B)

utilizó b_i los resultados fueron confusos. En el caso de ALT/D, ANG y V, el ratio $\sigma_{F \times S}^2 / \sigma_F^2$ incluso aumentó al eliminar familias del análisis (datos no mostrados). De manera que el coeficiente b_i resultó ser un parámetro de estabilidad inadecuado en nuestro caso. De acuerdo con estos resultados, las correlaciones entre b_i y los demás parámetros de estabilidad no fueron significativas (Tabla 2). Por el contrario, W_i y S_{4i}

mostraron correlaciones significativas para todos los caracteres excepto para HR (Tabla 2).

Los valores de las heredabilidades familiares para todas las variables aumentaron al eliminar las familias más reactivas del análisis de varianza tanto en el caso de eliminar las familias más reactivas para cada variable (Figura 2A) o aquellas más reactivas para todas las variables conjuntamente (Figura 2B).

	D		V		ALT/D		ANG		REC		HR	
	b_i	W_i	b_i	W_i	b_i	W_i	b_i	W_i	b_i	W_i	b_i	W_i
W_i	-0,03		0,05		-0,11		0,01		0,29*		0,26	
S_{4i}	-0,11	0,84***	-0,06	0,50***	-0,07	0,85***	-0,01	0,70***	0,11	0,72***	0,12	0,16

Tabla 2. Correlación entre los distintos parámetros de estabilidad familiar para distintos caracteres

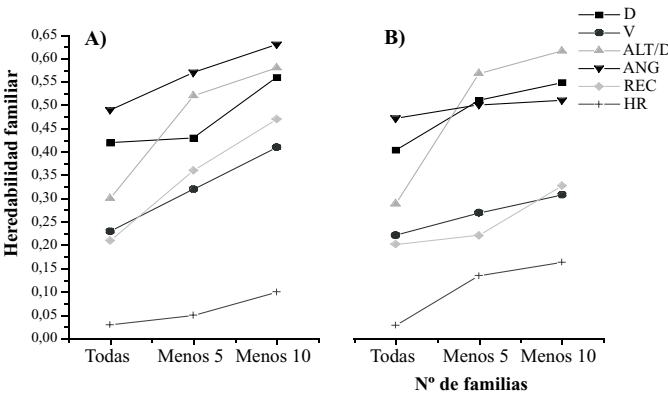


Figura 2. Variación de las heredabilidades familiares calculadas mediante ANOVA conjunto considerando todas las familias y tras eliminar las 5 y 10 familias más inestables para cada variable particular (A) y las más inestables para el conjunto de todas las variables (B)

DISCUSIÓN

A pesar de que el área de estudio en el que se encuentran las plantaciones es pequeña, la interacción G x A es estadísticamente significativa y de importancia práctica (SHELBOURNE, 1972) para el diámetro (D), volumen (V), la relación altura/diámetro (ALT/D), el ángulo de inserción de ramas (ANG), la rectitud (HR) y la resistencia a heladas (HR), y en el caso de D, V, REC y HR la varianza de la interacción es mayor que el 100% de la varianza familiar, que es el valor crítico a partir del cual, según ERIKSSON & EKBERG (2001) sugirieron que se hacía necesaria la regionalización del área de mejora.

Los resultados de este trabajo sugieren que la interacción GxA ocurre como consecuencia de un pequeño número de familias muy reactivas, al igual que ocurre para *Pinus pinaster* también en Galicia (ZAS et al., 2004). Eliminando solamente las 5 familias más reactivas para ANG y ALT/D y las 10 en el caso de las demás variables, se reduce la interacción a rangos más que aceptables (Figura 1), de manera que la solución más eficaz para evitar la interacción GxA en nuestro programa de mejora es identificar y eliminar del plan de mejora de la especie las familias más reactivas. La selección debe realizarse basándose en la elección de los mejores ejemplares con respecto a la media y que además sean estables entre sitios. Conclusiones similares se obtuvieron para *Pinus radiata* en Australia (JOHNSON, 1992; MATHESON & RAYMOND, 1984) y Nueva Zelanda (JOHNSON & BURDON, 1990). Cabe destacar que entre las familias que presentaron valores inferiores a la media para todas las variables estudiadas, siempre se encontraban las pertenecientes a los bulks de semilla comercial gallega sin pedigrí. Los testigos vascos, por el contrario, presentaron siempre resultados cercanos a la media lo que los hace buenos candidatos para ser incluidos en el plan de mejora de la especie en Galicia (datos no mostrados, presentados en CODESIDO, 2006).

Se utilizaron distintos parámetros de estabilidad para identificar las familias más inestables. Las correlaciones entre los parámetros de estabilidad (Tabla 2) fueron similares para los diferentes caracteres y similares a los encontrados por otros autores (ALÍA et al., 1995; HILL et al.,

1988; SKRÖPPA, 1984). La elevada correlación entre W_i y S_{di} puede ser explicada mediante las relaciones matemáticas existentes entre ellos (SKRÖPPA, 1984). La ausencia de correlación entre el coeficiente de regresión, b_i , y los demás parámetros de estabilidad puede deberse a que el coeficiente de regresión refleja la porción de estabilidad genotípica asociada a la capacidad de un genotipo a expresarse mejor en un ambiente favorable que en uno desfavorable (HANSON, 1970). El coeficiente b_i es, por lo tanto, un parámetro de adaptación (FINLAY & WILKINSON, 1963; HILL et al., 1998). Además ha sido calculado en base a tres ensayos de progenie mientras que SKRÖPPA (1984) recomendó hacerlo, al menos con estimaciones en cinco sitios.

En vista de todo lo anterior y observando los resultados obtenidos en la figura 1, podemos concluir que eliminando unas pocas familias muy reactivas para el conjunto de todos los caracteres estudiados del plan de mejora de la especie, lograremos disminuir a valores aceptables el ratio $\sigma_{FAS}^2/\sigma_F^2$, al mismo tiempo que elevamos la heredabilidad familiar para cada variable, consiguiendo mayores ganancias genéticas en el paso de la primera a la segunda generación en el programa de mejora genética para *Pinus radiata* que actualmente se lleva a cabo en Galicia.

Agradecimientos

Este trabajo fue financiado por el proyecto Avance del programa de selección y mejora de *Pinus radiata* D. Don y *Pinus pinaster* Ait. para Galicia (INIA, RTA02-109). Deseamos agradecer al personal del vivero de Lourizán su inestimable trabajo, con especial mención a D. Ricardo Ferradás Crespo que llevó a cabo gran parte de las mediciones realizadas en campo.

BIBLIOGRAFÍA

- ALÍA, R.; GIL, L. & PARDOS, J.A.; 1995. Performance of 43 *Pinus pinaster* Ait. Provenances on 5 locations in central Spain. *Silvae Genet.* 44(2-3): 75-81.
- BURDON, R.D.; 1977. Genetic correlation as a concept for studying genotype-environment

- interaction in forest breeding. *Silvae Genet.* 26: 168-175.
- CODESIDO, V. Y MERLO, E.; 2001. Caracterización fenológica del huerto semillero de *Pinus radiata* de Sergude. En: S.E.C.F.-Junta de Andalucía (eds.), *III Congreso Forestal Nacional. Montes para la sociedad del nuevo milenio II*: 69-74. Gráficas Coria. Sevilla.
- CODESIDO, V.; 2006. *Mejora genética de Pinus radiata D. Don en Galicia*. Tesis doctoral. Universidad de Vigo. Vigo.
- CRITCHFIELD, W.B. & ELBERT, L., J.R.; 1966. *Geographic distribution of the pines of the world*. U.S. Department of Agriculture, Miscellaneous Publication 991. Washington, DC.
- CUBERO, J.J.; FLORES, F. Y MILLÁN, T.; 1997. *Complementos de mejora genética vegetal*. Universidad de Córdoba. Córdoba.
- ERIKSSON, G. & EKBERG, I.; 2001. *An introduction to Forest Genetics*. Genetic Centre, Department of Forest Genetics. Uppsala. Sweden.
- FINLAY, K.W. & WILKINSON, G.N.; 1963. The analysis of adaptation in a plant breeding programme. *Aus. J. Agr. Sci.* 14: 742-745.
- HILL, J.; BECKER, H.C. & TIGARSTEDT, P.M.A.; 1998. *Quantitative and ecological aspects of plant breeding*. Chapman & Hall. London. United Kingdom.
- HANSON, W.D.; 1970. Genotypic stability. *Theor. Appl. Genet.* 40: 226-231.
- HÜHN, M.; 1979. Beiträge zur erfassung der phänotypischen stabilität. I. Vorschlag einiger auf ranginformationen beruhenden stabilitätsparameter. *EDV in Medizin und Biologie* 11: 112-117.
- JOHNSON, G.R & BURDON, R.D.; 1990. Family-site interaction in *Pinus radiata*: implications for progeny testing strategy and regionalised breeding in New Zealand. *Silvae Genet.* 39: 55-62.
- JOHNSON, I.G.; 1992. Family-site interactions in radiata pine families in New South Wales, Australia. *Silvae Genet.* 41(1): 55-62.
- MAPA; 2001. *Tercer inventario Forestal nacional (A Coruña, Lugo, Ourense y Pontevedra)*. Madrid. Ministerio de Medio Ambiente.
- MATHESON, A.C. & RAYMOND, C.A.; 1984. The impact of genotype x environment interactions on Australian *Pinus radiata* breeding programs. *Aus. For. Res.* 14: 11-25.
- NAMKOONG, G.; KANG, H.C. & BROUARD, J.S.; 1988. *Tree breeding: principles and strategies*. Springer-Verlag. New York.
- SCOTT, C.W.; 1960. *Pinus radiata*. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Forestry and Forest Products Study 14. Rome, Italy.
- SHELBOURNE, C.J.A.; 1972. Genotype-environment interactions: its study and its implications in forest tree improvement. In: *Proc. IUFRO Genetics- SABRAO joint symposia*, B-1 (I): 1-28. Tokio.
- SKRÖPPA, T.; 1984. A critical evaluation of methods available to estimate the genotype x environment interaction. *Studia Forestalia Suecica* 166: 3-14.
- WRICKE, G.; 1962. Über eine methode zur erfassung der ökologischen streubreite in feldversuchen. *Zeitung für pflanzenzüchtung* 47: 92-96.
- ZAS, R.; MERLO, E. & FERNÁNDEZ-LÓPEZ, J.; 2004. Genotype x Environment interaction in maritime pine families in Galicia, Northwest Spain. *Silvae Genet.* 53(4): 175-182.