



# COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCION DE ENSEÑANZA E INVESTIGACION EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO

POSTGRADO EN CIENCIAS FORESTALES

## PARÁMETROS GENÉTICOS DE LAS CARACTERÍSTICAS DE RAMIFICACIÓN EN ÁRBOLES JÓVENES DE *Pinus patula* Y SU RELACIÓN CON OTRAS CARACTERÍSTICAS DEL CRECIMIENTO

CESAR VIRGILIO BUSTILLOS AGUIRRE

T E S I S

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL

PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRÍA EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, EDO. DE MÉXICO

2016

La presente tesis titulada: **“PARÁMETROS GENÉTICOS DE LAS CARACTERÍSTICAS DE RAMIFICACIÓN EN ÁRBOLES JÓVENES DE *Pinus patula* Y SU RELACIÓN CON OTRAS CARACTERÍSTICAS DEL CRECIMIENTO”** realizada por el alumno: **Cesar Virgilio Bustillos Aguirre**, bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

**MAESTRO EN CIENCIAS  
EN CIENCIAS FORESTALES**

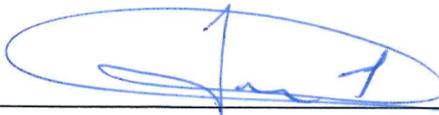
**CONSEJO PARTICULAR**

CONSEJERO



Dr. J. Jesús Vargas Hernández

ASESOR



Dr. Javier López Upton

ASESOR



Dr. Gustavo Ramírez Valverde

Montecillo, Texcoco, Estado de México, Septiembre 2016

# PARÁMETROS GENÉTICOS DE LAS CARACTERÍSTICAS DE RAMIFICACIÓN EN ÁRBOLES JÓVENES DE *Pinus patula* Y SU RELACIÓN CON OTRAS CARACTERÍSTICAS DEL CRECIMIENTO

## RESUMEN

La ramificación de los árboles tiene un impacto económico importante en las plantaciones forestales comerciales, por su efecto en la calidad de la madera. La posibilidad de incorporar estas características en un programa de mejora genética depende de su heredabilidad y sus relaciones genéticas con la productividad de los árboles, así como de la interacción genotipo-ambiente (IGA) que limita las posibilidades de seleccionar individuos para una zona de mejora genética amplia. La complicación aumenta cuando las características de interés muestran un patrón de IGA distinto. Los objetivos de la investigación fueron: a) evaluar el control genético, la repetibilidad y estabilidad genética de las características de ramificación, en diferentes edades (a los siete y 10 años de edad) y ambientes; b) estimar el nivel de IGA e identificar las familias que más contribuyen a la interacción genotipo-ambiente en el crecimiento de los árboles; y c) evaluar el efecto de su exclusión en el control y arquitectura genética de las características de ramificación en un ensayo de progenies de *Pinus patula*. El control genético de las características de ramificación varió de nulo a moderado ( $0.00 \leq h^2_i \leq 0.23$ ;  $0.00 \leq h^2_f \leq 0.42$ ) pero fue estable en las dos edades de evaluación. Las características de ramificación con variación genética mostraron una estructura genética con las características de crecimiento favorable para la selección y mejora genética de ambas. El número de verticilos y el diámetro de ramas ajustado tuvieron una correlación negativa ( $-0.60 \leq r_g \leq -0.01$ ), y el ángulo de ramas una correlación positiva ( $0.14 \leq r_g \leq 0.47$ ), con el crecimiento de los árboles. La repetibilidad de la estructura genética de las características fue alta, en términos de las correlaciones edad-edad ( $0.58 \leq r_g \leq 0.94$ ;  $0.83 \leq r_{pf} \leq 1.00$ ) y del coeficiente de correlación entre las matrices de correlaciones genéticas y fenotípicas en las dos edades ( $r \geq 0.86$ ). La selección para aumentar la productividad causaría mejoras en la ramificación (menor número de verticilos, ramas más delgadas y con mayor ángulo) y, por lo tanto, en la calidad de la madera. Las características de ramificación no presentaron IGA ( $r_B = 1.00$ ), excepto el diámetro de ramas ( $r_B = 0.63$ ), con valores similares a los de las características de crecimiento ( $r_B \leq 0.52$ ). Los métodos desviación media de la posición jerárquica ( $S_{mi}$ ) y ecovalencia ( $W_i$ ) presentaron resultados similares ( $r=0.72$ ) en la identificación de las familias más interactivas en el crecimiento en volumen. Al excluir cuatro de las familias más interactivas se aumentó de manera importante la estabilidad genética de las características de crecimiento ( $0.68 \leq r_B \leq 0.78$ ) sin afectar negativamente el control genético, la estabilidad o la estructura genética de las características de ramificación.

**Palabras clave:** ángulo de rama, calidad de la madera, correlaciones genéticas, correlación genética tipo-B, diámetro de rama, heredabilidad, interacción genotipo-ambiente, número de ramas.

# GENETIC PARAMETERS OF BRANCHING TRAITS IN YOUNG *Pinus patula* TREES AND THEIR RELATIONSHIP WITH OTHER GROWTH TRAITS

## ABSTRACT

Branching traits have an important economic impact on forest plantations, because of their effect on wood quality. The possibility of incorporating these traits in a breeding program depends on its heritability and genetic relationships with other traits determining productivity of trees, as well as on the amount of genotype by environment interaction (GEI), which reduces the possibility of selecting individual for a broad breeding zone. Limitations increase when traits of interest have different GEI patterns. The objectives of the study were: a) to evaluate the genetic control, repeatability and genetic stability of branching traits at different ages (seven and 10 years) and environments; b) to estimate the level of GEI and identify families that contribute most to the GEI in growth traits; and c) to assess the effect of excluding the most interactive families on the control and genetic architecture of branching traits in a *Pinus patula* progeny test. The genetic control of branching traits varied from null to moderate ( $0.00 \leq h^2_i \leq 0.23$ ;  $0.00 \leq h^2_f \leq 0.42$ ) but it was stable at both ages. The branching traits with genetic variation showed a genetic structure with growth traits favorable for selection and breeding for both of them. The number of whorls and adjusted branch diameter had negative correlation ( $-0.60 \leq r_g \leq -0.01$ ), and branch angle had a positive correlation ( $0.14 \leq r_g \leq 0.47$ ), with growth of trees. The repeatability of the genetic structure of traits was high, in terms of age-age correlations ( $0.58 \leq r_g \leq 0.94$ ;  $0.83 \leq r_{pf} \leq 1.00$ ) and the coefficient of correlation between the matrices of genetic and phenotypic correlations at both ages ( $r \geq 0.86$ ). Selection to increase productivity causes improvement on branching traits (fewer whorls, thin branches and with greater angle) and thus, on wood quality. Most branching traits did not present GEI ( $r_B = 1.00$ ), except branch diameter ( $r_B = 0.63$ ), having similar GEI values than growth traits ( $r_B \leq 0.52$ ). The mean deviation of rank position ( $S_{mi}$ ) and ecovalence ( $W_i$ ) methods provided similar results ( $r=0.72$ ) in identifying the most interactive families for stem volume. Excluding four of the most interactive families increased substantially ( $0.68 \leq r_B \leq 0.78$ ) the genetic stability of growth traits, without negatively affecting genetic control, stability or genetic structure of branching traits.

**Key words:** branch angle, branch diameter, branch number, genetic correlations, genotype-environment interaction, heritability, type-B genetic correlation, wood quality.

## AGRADECIMIENTOS

A **Dios** por lograr que todo esto fuera posible.

A **CONACYT** por el apoyo económico que me brindo durante los dos años para lograr mi Maestría.

Al **Colegio de Postgraduados** por brindarme la oportunidad y el apoyo económico para realizar esta investigación.

Al **Dr. J. Jesús Vargas Hernández** por su apoyo, su ayuda y compartir sus conocimientos.

Al **Dr. Javier López Upton** por brindarme su amista, su apoyo, su ayuda y conocimientos compartidos durante los más de dos años que convivimos.

Al **Dr. Gustavo Ramírez Valverde** por su ayuda y apoyo en esta investigación.

A la Secretaria **Ma. Guadalupe Sánchez Vázquez**, por ayuda desinteresada en cualquier trámite.

A los **Ing. León Jorge Castaños** y **Salvador Castro**, propietarios de la “Reserva Forestal Multifuncional” por permitirnos tomar los datos del ensayo de progenies de *Pinus patula* incluidos en el estudio.

A los señores **Saúl Briones Ortega** y **Felipe Reyes Zamora** por su ayuda en la medición de los árboles del ensayo de progenies de *Pinus patula*.

## DEDICATORIA

*A mis padres:*

**Leopoldina Aguirre Molina y Horacio Cecilio Bustillos Chaparro** por su apoyo, ayuda y cariño incondicional.

*A mi hermano:*

**Erick Horacio Bustillos Aguirre** por su ayuda y ser mi único compañero en la vida

*Mis abuelos maternos:*

**Leopoldina Molina Díaz y Andrés Aguirre Holguín (†)** por ser parte importante en mi vida y el gran cariño que me brindaron.

*Mis abuelos paternos:*

**Silvina Chaparro García y Cecilio Bustillos Orpinel (†)** por el cariño que me brindaron.

*A mis Amigas:*

**Miriam Garza García y Guadalupe Soto** por su amistad, apoyo y ayuda.

*A compañer@s y amig@s:*

**Eileen Salina, Aurora Castro, Wendy Díaz, Salvador Sanpayo, David Cintora, Joel Rodríguez y Rodrigo Huerta** por su ayuda, convivencia y compartir tantos buenos momentos.

*Y especialmente para:*

**Ivonne Herrera Yáñez y a la pequeña Frida Gabriela Bustillos Herrera** por su amor y cariño.

## CONTENIDO

|   |     |
|---|-----|
| RESUMEN .....   | iii |
| ABSTRACT .....  | iv  |
| AGRADECIMIENTOS .....   | v   |
| DEDICATORIA .....   | vi  |
| INTRODUCCIÓN GENERAL .....  | 1   |
| Distribución e importancia de <i>Pinus patula</i> .....   | 1   |
| Antecedentes de la presente investigación .....   | 1   |
| Planteamiento del problema .....  | 2   |
| Herramientas para el análisis del problema.....   | 4   |
| Descripción de la investigación .....   | 5   |
| CAPITULO I. REPETIBILIDAD DE PARAMETROS GENETICOS DE LAS<br>CARACTERÍSTICAS DE RAMIFICACION EN PROGENIES DE <i>Pinus patula</i> ..... | 6   |
| RESUMEN .....   | 6   |
| ABSTRACT .....  | 7   |
| 1.1.    INTRODUCCIÓN .....  | 8   |
| 1.2.    MATERIALES Y METODOS .....  | 11  |
| 1.2.1. Ubicación del ensayo y material genético .....   | 11  |
| 1.2.2. Variables evaluadas .....  | 11  |
| 1.2.3. Análisis de varianza de los datos.....   | 12  |
| 1.2.4. Estimación de parámetros genéticos.....  | 13  |
| 1.3.    RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....   | 17  |
| 1.3.1. Valor promedio de las características .....  | 17  |
| 1.3.2. Control genético de las características de crecimiento y ramificación.....   | 20  |
| 1.3.3. Estructura genética de las características.....  | 23  |
| 1.3.4. Repetibilidad de los parámetros genéticos.....   | 26  |
| 1.4.    CONCLUSIONES.....   | 28  |

|  |    |
|--|----|
| CAPITULO II. INTERACCIÓN GENOTIPO-AMBIENTE EN EL CRECIMIENTO Y RAMIFICACIÓN DE <i>Pinus patula</i> Y SU IMPACTO EN LA ESTRUCTURA GENETICA DE LAS CARACTERÍSTICAS ..... | 29 |
| RESUMEN .....  | 29 |
| ABSTRACT .....   | 30 |
| 2.1. INTRODUCCIÓN .....  | 31 |
| 2.2. MATERIALES Y METODOS .....  | 34 |
| 2.2.1. Ubicación del ensayo y material genético .....  | 34 |
| 2.2.2. Variables evaluadas .....   | 34 |
| 2.2.3. Análisis de varianza de los datos .....   | 35 |
| 2.2.4. Estimación de parametros genéticos .....  | 37 |
| 2.3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN .....  | 41 |
| 2.3.1. Valores promedio y control genético de las características .....  | 41 |
| 2.3.2. Interacción Genotipo-Ambiente (IGA) de las características .....  | 44 |
| 2.3.3. Efecto de la remoción de familias interactivas sobre la IGA y el control genético .....   | 46 |
| 2.3.4. Efecto de la remoción de familias interactivas sobre las correlaciones genéticas entre las características .....  | 48 |
| 2.4. CONCLUSIONES .....  | 52 |
| CONCLUSIONES GENERALES .....   | 53 |
| LITERATURA CITADA .....  | 55 |

## LISTA DE CUADROS

|            |  |    |
|------------|--|----|
| Cuadro 1.1 | Valores promedio y rango entre familias e individuos para las características de crecimiento, ramificación y conformación del fuste en un ensayo de progenie de <i>Pinus patula</i> a los 7 y 10 años de edad.....   | 19 |
| Cuadro 1.2 | Coeficiente de variación fenotípica (CVp) y heredabilidad individual ( $h^2_i$ ) y de las medias de familia ( $h^2_f$ ) para las características de crecimiento, ramificación y defectos del fuste en un ensayo de progenie de <i>Pinus patula</i> a los 7 y 10 años de edad.....                          | 22 |
| Cuadro 1.3 | Correlaciones fenotípicas de las medias de familia ( $r_{pf}$ , debajo de la diagonal) y genéticas ( $r_g \pm$ error estándar, arriba de la diagonal) entre las características de crecimiento y ramificación de los árboles de <i>Pinus patula</i> a los 7 y 10 años de edad.....                         | 26 |
| Cuadro 1.4 | Correlaciones fenotípicas de las medias de familia ( $r_{pf}$ ) y genéticas ( $r_g$ ) entre las dos edades de medición (7 y 10 años) para las características de crecimiento y ramificación en un ensayo de progenies de <i>Pinus patula</i> .....   | 28 |
| Cuadro 2.1 | Valores promedio y extremos, coeficientes de variación fenotípica (CVp) y heredabilidades individuales ( $h^2_i$ ) y de las medias de familia ( $h^2_f$ ) para las características de crecimiento y ramificación en progenies de <i>Pinus patula</i> a los 7 años de edad en dos sitios de evaluación..... | 43 |
| Cuadro 2.2 | Familias con mayor contribución a la IGA en volumen con base en los valores de desviación media de la posición jerárquica ( $S_{mi}$ ) y ecovalencia ( $W_i$ ) en progenies de <i>Pinus patula</i> a los 7 años de edad establecidas en dos sitios de evaluación.....                                      | 47 |
| Cuadro 2.3 | Correlaciones genéticas tipo B ( $r_B$ ) para las características de crecimiento y ramificación en progenies de <i>Pinus patula</i> a los 7 años de edad establecidas en dos sitios de evaluación antes y después de la exclusión de las familias con contribución alta a la IGA en volumen.....           | 48 |

|            |  |    |
|------------|--|----|
| Cuadro 2.4 | Valores promedio y extremos, coeficientes de variación fenotípica (CVp) y heredabilidades individuales ( $h^2_i$ ) y de las medias de familia ( $h^2_f$ ) para las características de crecimiento y ramificación en progenies de <i>Pinus patula</i> a los 7 años de edad en dos sitios de evaluación, después de excluir cuatro familias con IGA alta en volumen..... | 49 |
| Cuadro 2.5 | Correlaciones genéticas ( $r_g \pm$ error estándar) entre las características de crecimiento y ramificación de todas las familias (arriba de la diagonal) y al excluir cuatro familias con alta IGA en volumen(debajo de la diagonal) en progenies de <i>Pinus patula</i> a los 7 años de edad en dos sitios de evaluación.....  | 51 |

### LISTA DE FIGURAS

|            |  |    |
|------------|--|----|
| Figura 2.1 | Relación entre el diámetro de rama y el diámetro del tronco (DAP) de los árboles a los siete años de edad en los dos sitios de evaluación (Chichicaxtla y Sierra Mojada) de las progenies de <i>Pinus patula</i> ..... | 44 |
|------------|--|----|

## INTRODUCCIÓN GENERAL

### **Distribución e importancia de *Pinus patula***

*Pinus patula* Schiede ex Schltdl. et Cham. es una especie importante del género *Pinus* en México (Farjon, 2001); tiene una distribución latitudinal que va de 16° a 24° N y longitudinal de 85° a 100° O, en la Sierra Madre Oriental y parte este del Eje Neovolcánico, en los estados de Tamaulipas, Querétaro, Hidalgo, México, Veracruz, Puebla, Tlaxcala y Oaxaca (Martínez, 1948; Perry, 1991; Farjon, 1996).

*Pinus patula* es endémico de México, con amplia variabilidad fenotípica y genética y con alto potencial productivo (Farjon, 2001). Es de crecimiento rápido, con excelente calidad de madera para diversos fines comerciales y requiere un manejo silvícola sencillo (Dvorak *et al.*, 2000; Velázquez *et al.*, 2004). Por sus ventajas es uno de los árboles forestales más cultivados en el país y en muchos países subtropicales de África, Asia, Sudamérica y Oceanía, que lo utilizan en plantaciones comerciales (Dvorak *et al.*, 2000; Valencia-Manzo y Vargas-Hernández, 2001), aunque en México actualmente se realizan aprovechamientos directamente del bosque natural de esta especie (Sáenz-Romero *et al.*, 1994).

### **Antecedentes de la presente investigación**

En 2001 se inició un programa de mejoramiento genético de *Pinus patula* en la Sierra Norte del estado de Puebla, en un predio particular de 250 ha que se extiende de los 2,630 a los 3,170 m de altitud. El programa comenzó con la selección de árboles sanos, fenotípicamente superiores en diámetro, altura, rectitud y características de copa, con la finalidad de producir semilla genéticamente mejorada.

Con los árboles seleccionados se estableció un huerto asexual y se les recolectó semilla para establecer un ensayo de progenies en dos elevaciones (2,660 y 2,980 m) para evaluar la calidad genética de los progenitores.

### **Planteamiento del problema**

Debido al patrón de crecimiento poli-cíclico del brote, es común que haya una amplia variación en el número de verticilos que forma por año (Gómez-Cárdenas *et al.*, 1998), lo cual repercute en el número, tamaño y otras características de las ramas. El número, el diámetro y el ángulo de inserción de las ramas determinan directamente las características de los nudos, y ramas delgadas y horizontales dejan nudos más pequeños; por el contrario, ramas de mayor diámetro generan nudos de mayor tamaño, los cuales reducen considerablemente la resistencia de la madera y afectan negativamente su calidad y valor comercial (Zimmermann y Brown, 1980; Tomblison *et al.*, 1990; Knowles y Kimberley, 1992). Debido a ello estas características son importantes para la industria forestal (Todoroki *et al.*, 2001). Generalmente se considera la posibilidad de incluir en los programas de mejoramiento genético las características asociadas con la calidad de la madera (Tong *et al.*, 2012), junto con otras características relacionadas con el patrón de ramificación, la sinuosidad y bifurcación del fuste (Zobel y Talbert, 1988).

A pesar de que algunos de los impactos negativos de la mala forma del tronco y el hábito de ramificación pueden ser mitigados por las prácticas silvícolas, como aclareos selectivos y podas, el mejoramiento genético proporciona una solución más

eficaz a largo plazo, si hay suficiente variación genética disponible para estos rasgos (Vargas-Hernández *et al.*, 2003).

La mejora genética consiste en obtener individuos con mejores características cualitativas y cuantitativas, proceso que se ha desarrollado en varias empresas forestales de otros países, con el propósito de generar individuos con mayor tasa de crecimiento que los materiales silvestres con los que iniciaron sus plantaciones de *Pinus patula* (Sáenz-Romero *et al.*, 1994; Dvorak *et al.*, 2000).

La identificación y selección de árboles superiores con base en su apariencia externa (fenotipo), producto de factores ambientales y el genotipo es el inicio y la base fundamental de un programa de mejoramiento genético forestal (White *et al.*, 2007). La calidad y severidad con que se realiza la selección de estos árboles influye en la ganancia genética que se alcanzará para un carácter determinado (Zobel y Talbert, 1988). Sin embargo, aun cuando se logre una selección adecuada del material, poco se avanzará en el trabajo de mejoramiento si no existe una alta variabilidad genética, para el o los caracteres de interés (Zobel y Talbert, 1988). Por ello, el proceso de selección debe combinarse con la evaluación de las progenies, para determinar la calidad genética de las plantas que estos árboles producen. Además, en los ensayos de progenie se obtiene la información necesaria para definir la estrategia más adecuada a seguir en las etapas posteriores del programa de mejoramiento genético forestal (White *et al.*, 2007).

## Herramientas para el análisis del problema

Los ensayos de progenie son importantes en la toma de decisiones para seleccionar los progenitores de la siguiente generación de mejora, con base en la estimación de parámetros genéticos (Zobel y Talbert, 1988), tales como la heredabilidad, correlaciones genéticas e interacción genotipo-ambiente (IGA) (Wright, *et al.*, 1995).

La heredabilidad es un parámetro importante y más usado en genética cuantitativa, ya que expresa la proporción de la variación en la población atribuible a diferencias genéticas entre individuos (Falconer y Mackay, 1996), y depende del coeficiente de parentesco y de la correlación intra-clase (White *et al.*, 2007).

La IGA indica el comportamiento relativo de los genotipos en diferentes ambientes (Shelbourne, 1972; Carson, 1991; White *et al.*, 2007). Cuando existe una IGA elevada, las progenies sobresalientes en un ambiente, pueden no serlo en otros ambientes diferentes, lo cual genera repercusiones negativas en la productividad y adaptabilidad de estos genotipos al establecerlos en distintos sitios (Zobel y Talbert, 1988; Falconer y Mackay, 1996). Además, cuando existe una fuerte interacción IGA se afecta negativamente los valores estimados de heredabilidad y las correlaciones genéticas (Pswarayi *et al.*, 1997).

La correlación genética tipo B ( $r_B$ ), es uno de los métodos más utilizados para estimar la IGA en una escala de cero a uno, mediante la determinación de la correlación existente en el comportamiento de individuos del mismo grupo genético (familia o clon) que crecen en dos sitios, para una característica determinada

(Yamada, 1962; White *et al.*, 2007). Los valores de  $r_B$  cercanos a uno indican que el comportamiento de la característica en los individuos del mismo grupo genético es relativamente similar en ambientes diferentes, por lo que la interacción IGA es casi nula (White *et al.*, 2007). Cuando los valores de  $r_B$  son pequeños o más cercanos a cero, los genotipos se ven afectados de manera importante por el ambiente, y un genotipo que sobresale en un ambiente no necesariamente destaca en el otro para la característica evaluada (Shelbourne, 1972; White *et al.*, 2007).

### **Descripción de la investigación**

En la presente investigación se fijó como objetivo general evaluar el control genético, la repetibilidad y estabilidad genética de las características de ramificación en tiempo y espacio (diferentes edades y ambientes), y su relación con el crecimiento y productividad de los árboles, en ensayos de progenie de *Pinus patula* establecidos en la Sierra Norte de Puebla.

En el primer capítulo de esta tesis se estima la repetibilidad de los parámetros genéticos asociados con las características de la ramificación evaluadas a los siete y 10 años de edad, así como su correlación genética con el crecimiento de los árboles de un ensayo de progenies de *Pinus patula*. En el segundo capítulo se estima el nivel de IGA en las características de ramificación, en comparación con las de crecimiento en dos ensayos de progenies de polinización libre de *Pinus patula* a los siete años de edad. También se identifican las familias que más contribuyen a la IGA en el crecimiento en volumen y se analiza el efecto de su exclusión sobre la estabilidad y estructura genética de las características de crecimiento y ramificación de los árboles.

# CAPITULO I. REPETIBILIDAD DE PARAMETROS GENETICOS DE LAS CARACTERÍSTICAS DE RAMIFICACION EN PROGENIES DE *Pinus patula*

## RESUMEN

La ramificación de los árboles tiene un impacto económico importante en las plantaciones forestales, por su efecto en la calidad de la madera. La posibilidad de incorporar estas características en un programa de mejora genética depende de su heredabilidad y estructura genética con la productividad de los árboles. El objetivo del estudio fue estimar el control genético de las características de ramificación, su relación con las características de crecimiento y la repetibilidad de los parámetros genéticos en un ensayo de progenies de *Pinus patula* a los 7 y 10 años de edad. El control genético de las características de ramificación varió de nulo a moderado ( $0.00 \leq h^2_i \leq 0.23$ ;  $0.00 \leq h^2_f \leq 0.42$ ) pero fue estable en las dos edades. Las características de ramificación con variación genética mostraron una estructura genética favorable con las de crecimiento. El número de verticilos y el diámetro de ramas ajustado tuvieron una correlación negativa ( $-0.60 \leq r_g \leq -0.01$ ), y el ángulo de ramas una correlación positiva ( $0.14 \leq r_g \leq 0.47$ ) con el crecimiento de los árboles. La repetibilidad de la estructura genética de las características fue alta, en términos de las correlaciones edad-edad ( $0.58 \leq r_g \leq 0.94$ ;  $0.83 \leq r_{pf} \leq 1.00$ ) y del coeficiente de correlación entre las matrices de correlaciones genéticas y fenotípicas en las dos edades ( $r \geq 0.86$ ). La selección para aumentar la productividad causaría mejoras en la ramificación (menor número de verticilos, ramas más delgadas y con mayor ángulo) y en la calidad de la madera.

**Palabras clave:** ángulo de ramas, calidad de la madera, correlaciones genéticas, diámetro de ramas, heredabilidad, respuesta a la selección.

### **ABSTRACT**

Due to their effect on wood quality, branching traits have an important economic impact in forest plantations. The potential for including these traits in a tree-breeding program depends on their heritability and their genetic relationships with productivity of trees. The objective of the study was to estimate the genetic control of branching traits, their relationship with growth traits and the repeatability of genetic parameters in a progeny test of *Pinus patula* at 7 and 10 years of age. Genetic control of branching traits varied from null to moderate ( $0.00 \leq h^2_i \leq 0.23$ ;  $0.00 \leq h^2_f \leq 0.42$ ) but it was stable at both ages. Branching traits with genetic variation showed a favorable genetic structure with growth traits. Number of whorls and adjusted branch diameter had a negative correlation ( $-0.60 \leq r_g \leq -0.01$ ), and branch angle a positive correlation ( $0.14 \leq r_g \leq 0.47$ ) with growth rate. Repeatability of genetic structure for all traits was high, in terms of age-age correlations ( $0.58 \leq r_g \leq 0.94$ ;  $0.83 \leq r_{pf} \leq 1.00$ ) and the correlation coefficient between the matrices of genetic and phenotypic correlations at both ages ( $r \geq 0.86$ ). Selection to increase productivity would also improve branching traits on trees (fewer whorls and thin branches with wider angle), and thus, wood quality.

**Key words:** branches angle, branches diameter, genetic correlations, heritability, selection response, wood quality.

## 1.1. INTRODUCCIÓN

*Pinus patula* Schiede ex Schltdl. et Cham. es una especie endémica en México, con amplia variabilidad fenotípica y genética en diversas características de interés económico y con alto potencial productivo (Farjon, 2001). Es de crecimiento rápido, con excelente calidad de madera para diversos fines comerciales y un manejo silvícola sencillo (Velázquez-Martínez *et al.*, 2004). Está adaptada a un clima subtropical, tiene plasticidad fenotípica amplia y un patrón de crecimiento en altura que incluye varios ciclos de crecimiento por año en edades juveniles (Dvorak *et al.*, 2000). Por sus características es uno de los árboles forestales más cultivados en el país y en muchos países subtropicales de África, Asia, Sudamérica y Oceanía, que lo utilizan en plantaciones comerciales (Dvorak *et al.*, 2000; Valencia-Manzo y Vargas-Hernández, 2001).

Debido al patrón de crecimiento poli-cíclico del brote, es común que haya una amplia variación en el número de verticilos que forma por año (Gómez-Cárdenas *et al.*, 1998), lo cual repercute en el número, tamaño y otras características de las ramas. El número, diámetro y ángulo de inserción de las ramas determinan las características de los nudos; ramas delgadas y rectas generan nudos pequeños, mientras que las gruesas forman nudos grandes que reducen la resistencia de la madera, afectando negativamente la calidad y el valor comercial de la madera (Zimmermann y Brown, 1980; Tomblison *et al.*, 1990; Knowles y Kimberley, 1992). Por ello, estas características son importantes para la industria forestal (Todoroki *et al.*, 2001).

Algunos de los impactos negativos del hábito de ramificación y los defectos del tronco se pueden mitigar con prácticas silvícolas, como aclareo selectivo y podas, pero el mejoramiento genético proporciona una solución más eficaz a largo plazo, si hay suficiente variación genética disponible para estos rasgos (Vargas-Hernández *et al.*, 2003). Los programas de mejora genética generalmente incluyen en sus objetivos las características asociadas con la calidad de la madera (Tong *et al.*, 2013), junto con otras características relacionadas con el patrón de ramificación, la sinuosidad y bifurcación del fuste (Zobel y Talbert, 1988).

Los árboles con una arquitectura de copa que permita captar la luz de forma más eficiente, ángulos de inserción cercanos a 90°, materia seca concentrada en el tallo, menor cantidad y tamaño de ramas y entrenudos más largos, son más productivos y con madera de mayor calidad (Bradshaw y Strauss, 2001). Sin embargo, al incorporar varias características en un programa de mejoramiento genético es importante considerar su arquitectura genética y la repetibilidad de sus parámetros genéticos (Vargas-Hernández *et al.*, 2003). Cuando hay relaciones genéticas desfavorables entre las características, la selección de una de ellas limita el avance genético o incluso ocasiona una respuesta indeseable en otras (Valencia-Manzo y Vargas-Hernández, 2001). Además, para que los criterios de selección se utilicen de manera confiable, es necesario confirmar que la magnitud y estructura de los parámetros genéticos de las características son repetibles en diferentes sitios, muestras y edades de la población de interés (Vargas-Hernández *et al.*, 2003).

La presente investigación tiene como propósito estimar la repetibilidad de los parámetros genéticos asociados con las características de ramificación evaluadas a

los 7 y 10 años de edad, así como su relación genética con el crecimiento de los árboles, en un ensayo de progenies de *Pinus patula*. El ensayo, establecido en la Sierra Norte de Puebla, incluye 84 familias de polinización abierta. Esta información permitirá evaluar la efectividad de los criterios de selección empleados para identificar los genotipos con mejores características de ramas y su incorporación en un programa de mejora genética orientado a aumentar la productividad y la calidad de la madera de la especie en plantaciones comerciales de interés para la industria forestal.

## 1.2. MATERIALES Y METODOS

### 1.2.1. Ubicación del ensayo y material genético

El ensayo de progenies se estableció en Junio de 2005, con plantas de seis meses de edad, en la Sierra Norte de Puebla, en el paraje de Sierra Mojada (119°42'46" N, 97°59'21" O, a 2,980 m s.n.m. y exposición zenital). Los árboles se plantaron con un espaciamiento de 2.5 x 2.5 m, en un diseño de bloques al azar, con 20 repeticiones y parcelas de un árbol por familia.

El ensayo incluye 84 familias de polinización libre de *Pinus patula*; los últimos bloques en el ensayo no incluyen a todas las familias debido a diferencias en el número de plantas disponibles por familia al momento de la plantación (por diferencias en germinación y supervivencia). Se plantaron dos hileras perimetrales de árboles al mismo espaciamiento, como una franja de protección, para propiciar competencia completa de las plantas en el ensayo.

### 1.2.2. Variables evaluadas

Los datos se obtuvieron de mediciones realizadas en diciembre de 2012 (7 años completos a partir de la plantación) y marzo de 2016 (10 años). En ambas mediciones se tomaron de la misma forma las siguientes variables en todos los árboles del ensayo: altura total con una garrocha graduada en cm, y diámetro del tronco (DAP) a 1.30 m del suelo con una forcípula graduada en mm (ambos por arriba de la pendiente). Con estos datos se estimó el volumen del fuste (en dm<sup>3</sup>) con la ecuación elaborada por Carrillo-Anzures *et al.* (2004) para la especie [VOL= e<sup>-9.7688</sup> (DAP<sup>2</sup> \* H)<sup>0.9451</sup>]. En esta ecuación la altura está en m y el DAP en cm.

También se contó el número de verticilos (NV) en los primeros 2.5 m del tronco, a partir de la base del árbol, así como el número (NR), diámetro (DR) y ángulo (AR) de ramas en el verticilo más cercano a 1.30 m del suelo. En la primera medición (7 años de edad), DR y AR se midieron sólo en la rama más gruesa del verticilo, mientras que en la segunda (10 años de edad) se midieron en las dos ramas más gruesas del verticilo y se obtuvo el promedio. Los defectos o “anormalidades” en la ramificación se evaluaron con una escala categórica, 0 para un fuste sin defectos, 1 para ramas ramicórmicas (ramas gruesas con ángulos de inserción menores de 40°, Tong *et al.*, 2013) y 2 para fustes bifurcados o multifurcados. A partir de estas categorías de defectos se generaron tres variables de tipo binomial: a) fustes con defectos (0 para árboles en la categoría 0; 1 para aquellos en las categorías 1 y 2), b) árboles con ramas ramicórmicas (0 para árboles en las categorías 0 y 2; 1 para individuos en la categoría 1), y c) árboles bifurcados (0 para árboles en las categorías 0 y 1; 1 para aquellos en la categoría 2).

### **1.2.3. Análisis de varianza de los datos**

El análisis estadístico se realizó con el paquete Statistical Analysis System (SAS 9.0) para cada edad de medición por separado. Primero se utilizó el procedimiento GLM para evaluar la significancia de la variación entre familias y posteriormente el procedimiento MIXED para estimar los componentes de varianza con base en el algoritmo de máxima verosimilitud restringida o REML (Littell *et al.*, 1996). El modelo lineal empleado fue:

$$Y_{ij} = \mu + B_i + F_j + e_{ij}$$

dónde:  $Y_{ij}$  = valor observado de la  $j$ -ésima familia en el  $i$ -ésimo bloque (repetición);  $\mu$  = media poblacional;  $B_i$  = efecto fijo del  $i$ -ésimo bloque ( $i = 1, 2, \dots, 20$ );  $F_j$  = efecto aleatorio de la  $j$ -ésima familia ( $j = 1, 2, \dots, 84$ )  $\sim$  NID ( $0, \sigma_f^2$ ); y  $e_{ij}$  = error aleatorio  $\sim$  NID ( $0, \sigma_e^2$ ).

Debido a que las dimensiones de las ramas están asociadas a las dimensiones del árbol, al estimar los componentes de varianza de DR se incluyó el diámetro del árbol como covariable en el modelo estadístico, para remover el efecto del tamaño del árbol. Las variables NR y NV fueron transformadas con la función raíz cuadrada (Gülcü y Çelik, 2009) previo al análisis de varianza, pero los parámetros genéticos estimados fueron similares a los obtenidos con las variables originales, por lo que solo se presentan éstos últimos. Tres familias (códigos 7, 43 y 57) se excluyeron del análisis por tener solo dos árboles en el ensayo, insuficientes para estimar con precisión la media y la varianza de esos grupos; también se excluyeron del análisis siete árboles considerados endogámicos, con una altura inferior a 3.75 m a los 10 años de edad, para evitar sesgos en la estimación de los componentes de varianza.

#### 1.2.4. Estimación de parámetros genéticos

Con los componentes de varianza se estimó la heredabilidad en sentido estricto, a nivel individual ( $h^2_i$ ) y de medias de familia ( $h^2_f$ ) para todas las variables de crecimiento y ramificación en las que se encontró una variación significativa de las familias, mediante las ecuaciones de Falconer y Mackay (1996):

$$h_i^2 = \frac{\sigma_A^2}{(\sigma_f^2 + \sigma_e^2)};$$

$$h_f^2 = \frac{\sigma_f^2}{(\sigma_f^2 + \sigma_e^2/n)}$$

dónde:  $\sigma^2_A$  = varianza aditiva;  $\sigma^2_f$  = varianza de familias;  $\sigma^2_e$  = varianza del error; y  $n$  = media armónica del número de árboles por familia, 8.7 para las dos edades.

Para la estimación de la varianza genética aditiva ( $\sigma^2_A$ ) se empleó un coeficiente de determinación genética de 3, con el supuesto de que la correlación intra-clase en familias de hermanos obtenidos por polinización libre es de  $1/3$  (Sorensen y White, 1988) y no de  $1/4$  como en las familias de medios hermanos (Falconer y Mackay, 1996).

El error estándar de la heredabilidad individual y de las medias de familia [EE( $h^2$ )] se calculó con base en el método de Dickerson (1969):

$$EE(h^2) = \sqrt{\frac{\text{Var}(q_1)}{(q_2)^2}}$$

donde:  $q_1$  y  $q_2$  son el numerador y denominador, respectivamente, de la heredabilidad.

Las correlaciones fenotípicas entre las variables se estimaron con el coeficiente de correlación de Pearson usando los valores promedio por familia ( $r_{pf}$ ), y las correlaciones genéticas ( $r_g$ ) entre variables se estimaron mediante la fórmula de Falconer y Mackay (1996):

$$r_{g(x,y)} = \frac{\text{Cov}_{f(x,y)}}{\sqrt{\sigma_{f(x)}^2 \sigma_{f(y)}^2}}$$

dónde:  $Cov_{f(x,y)}$  es la covarianza de familias entre la variable x y la variable y, evaluadas en un mismo árbol;  $\sigma^2_{f(x)}$  y  $\sigma^2_{f(y)}$  son las varianzas de familias para la variables “x” e “y”.

La covarianza de familias entre variables se calculó con la fórmula descrita por White y Hodge (1989):

$$Cov_{f(x,y)} = \frac{\sigma^2_{f(x+y)} - (\sigma^2_{f(x)} + \sigma^2_{f(y)})}{2}$$

dónde  $\sigma^2_{f(x+y)}$  es la varianza de familias para la variable obtenida con la suma de las dos variables involucradas (x + y).

Asimismo, el error estándar de las correlaciones genéticas ( $EE(r_g)$ ) se calculó con la ecuación de Falconer y Mackay (1996):

$$EE(r_g) = (1 - r^2_{g(x,y)}) \sqrt{\frac{EE(h^2_{ix})EE(h^2_{iy})}{2h^2_{ix}h^2_{iy}}}$$

dónde  $r^2_{g(x,y)}$  es el cuadrado del coeficiente de correlación genética entre las variables “x” e “y”,  $EE(h^2_{ix})$  es el error estándar de la heredabilidad individual de “x”,  $EE(h^2_{iy})$  es el error estándar de la heredabilidad individual de “y”,  $h^2_{ix}$  es la heredabilidad de “x”, y  $h^2_{iy}$  es la heredabilidad de “y”.

Para evaluar la estabilidad del desempeño de las familias y la repetibilidad de las características en las dos edades de medición, se estimaron las correlaciones genéticas edad-edad para cada una de ellas. Además, para evaluar la repetibilidad de los parámetros genéticos de las características, se comparó la estructura de las heredabilidades y de las matrices de correlaciones entre las características de

ramificación y crecimiento de los árboles en las dos edades de medición. Las heredabilidades se compararon con una prueba de heterogeneidad de  $X^2$ . Las matrices de correlaciones se compararon estimando el coeficiente de correlación entre elementos similares de cada matriz, después de transformar dichos elementos a valores de “z” (Steel *et al.*, 1997); la comparación se realizó con las matrices de correlaciones genéticas y fenotípicas de las medias de familia entre las características en cada edad de medición.

## 1.3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### 1.3.1. Valor promedio de las características

En los tres años de crecimiento el DAP aumentó en 5.5 cm (casi dos cm por año), la altura promedio en 3.9 m y el volumen promedio se cuadruplicó, de 17.5 dm<sup>3</sup> a los 7 años a 74.3 dm<sup>3</sup> tres años después (Cuadro 1), pero también aumentó el rango de dispersión de los datos tanto a nivel de individuos como de los promedios de las familias. Con una densidad estimada de 1,000 árboles ha<sup>-1</sup>, el volumen promedio alcanzado a los 10 años de edad equivale a una tasa de crecimiento promedio en volumen de 7.4 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>. Sin embargo, en los últimos tres años, la tasa de crecimiento promedio fue de 18.9 m<sup>3</sup> ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>, una productividad por arriba del promedio para la especie en bosques manejados de altitudes similares en la región (Castaños-Martínez y Castro-Zavala, 2014).

**Cuadro 1.1.** Valores promedio y rango entre familias e individuos para las características de crecimiento, ramificación y conformación del fuste en un ensayo de progenie de *Pinus patula* a los 7 y 10 años de edad.

| Característica             | 7 años |             |            | 10 años |              |             |
|----------------------------|--------|-------------|------------|---------|--------------|-------------|
|                            | media  | Rango       |            | media   | rango        |             |
|                            |        | familias    | Individuos |         | Familias     | individuos  |
| DAP (cm)                   | 7.9    | 5.0 – 9.9   | 0.7 – 14.5 | 13.6    | 8.4 – 16.6   | 2.8 – 22.7  |
| Altura (m)                 | 5.7    | 4.4 – 7.0   | 1.4 – 9.4  | 9.6     | 7.6 – 11.2   | 4.1 – 13.2  |
| Volumen (dm <sup>3</sup> ) | 17.5   | 6.6 – 29.6  | 0.1 – 63.7 | 74.3    | 26.6 – 119.7 | 1.8 – 222.5 |
| Ramas (No.)                | 4.6    | 3.8 – 5.8   | 1 – 8      | 3.8     | 2.9 – 4.9    | 1 – 9       |
| DR (mm)                    | 22.1   | 14.5 – 26.7 | 3 – 42     | 22.1    | 14.4 – 30.9  | 6 – 62.5    |
| AR (°)                     | 59.7   | 52.5 – 67.9 | 30 – 105   | 62.1    | 53.1 – 70.8  | 35 – 87.5   |
| NV (No.)                   | 9.6    | 8.3 – 11.5  | 5 – 15     | 9.4     | 8.3 – 10.9   | 5 – 14      |
| Defectos (%)               | 3.6    | 0.0 – 27.3  | –          | 8.5     | 0.0 – 33.3   | –           |
| RR (%)                     | 2.3    | 0.0 – 18.2  | –          | 4.5     | 0.0 – 33.3   | –           |
| AB (%)                     | 1.3    | 0.0 – 18.2  | –          | 3.5     | 0.0 – 22.2   | –           |

DAP= diámetro a la altura del pecho (1.30 m); DR= diámetro de ramas; AR= ángulo de ramas; NV= número de verticilos; RR= individuos con ramas ramicórmicas; AB= árboles con bifurcaciones.

Las características de ramificación no se modificaron con la edad, excepto el número de ramas que se redujo ligeramente en la segunda medición (Cuadro 1.1), debido a que la mayoría de los árboles ya presentaban poda natural de ramas en la parte baja de la copa y seguramente no se localizó la huella de las ramas caídas en algunos de ellos. El valor promedio de DR fue similar en las dos edades debido a que en la primera medición se midió la rama más gruesa, mientras que en la segunda es

el promedio de dos ramas, lo que ocasionó una reducción en el valor promedio estimado. El grueso de las ramas en *Pinus patula* es mayor que el encontrado en árboles de *Pseudotsuga menziesii* (Mirb) Franco de 12 años de edad (King *et al.*, 1992), pero menor que en *Pinus radiata* D Don. (Bannister, 1980). El AR promedio en el ensayo fue cercano a 60°, similar al que se ha encontrado en otras coníferas como *P. radiata* (Bannister, 1980), *Pseudotsuga menziesii* (King *et al.*, 1992; Vargas-Hernández *et al.*, 2003) y *Picea glauca* (Moench) Voss. (Tong *et al.*, 2013).

El valor promedio de NV en los primeros 2.5 m del tronco equivale a una longitud promedio de 26 cm por ciclo de crecimiento, similar al valor promedio registrado en *P. radiata* (Jayawickrama *et al.*, 1997), que también presenta varios ciclos de crecimiento del brote terminal por año. Los individuos con inter-verticilos más largos tienen más valor comercial ya que producen una cantidad mayor de madera libre de nudos y concentran estos defectos en secciones pequeñas, pero la madera tiene resistencia baja a la tensión (Jayawickrama *et al.*, 1997). Además, en *P. radiata* los árboles con inter-verticilos largos muestran más defectos en el tronco, ramas más gruesas y ángulos de ramificación menores que árboles con inter-verticilos cortos (Bannister, 1980; Constabel-Pfennings, 1994).

A los 7 años de edad, 3.6 % de los árboles en el ensayo presentaron defectos en el tronco, pero a los 10 años el valor aumentó a más del doble (8.5 %), con proporción similar de árboles con ramas ramicórmicas y árboles bifurcados (Cuadro 1.1). En *P. radiata* (Bannister, 1980) y en *Pseudotsuga menziesii* (Vargas-Hernández *et al.*, 2003) también se ha encontrado un aumento en la presencia de defectos en el tronco con la edad de los árboles.

### 1.3.2. Control genético de las características de crecimiento y ramificación

Las características de crecimiento (DAP, altura y Volumen) presentaron variación fenotípica elevada y control genético moderado tanto a nivel individual, como de las medias de familia (Cuadro 1.2), con valores similares o ligeramente superiores a los que se estimaron en edades menores en el mismo ensayo (Morales-González *et al.*, 2013). Las heredabilidades para estas características fueron muy estables y más altas que las reportadas para un ensayo de progenies de *P. radiata* de 12 años de edad (Jayawickrama, 2001), pero son más bajas que las que se han encontrado en otras especies como *P. brutia* Ten. (Gülcü y Çelik, 2009), *P. ayacahuite* Ehren. var. *ayacahuite* (Farfán-Vázquez *et al.*, 2002) y *Abies procera* Rehd. (Doede y Adams, 1998).

El nivel de variación fenotípica y control genético de las características de ramificación difirió entre ellas, pero fue consistente en las dos edades (Cuadro 1.2). La heredabilidad de las medias de familia varió alrededor del doble de la heredabilidad individual. NR y DR presentaron un control genético bajo, a diferencia de AR y NV que presentaron valores similares a los de las características de crecimiento. La heredabilidad estimada para DR aumentó al incluir el diámetro del árbol como covariable para eliminar el efecto del tamaño del árbol (Cuadro 1.2). El control genético bajo de NR y DR coincide con los resultados obtenidos en *Abies procera* (Doede y Adams, 1998), *P. radiata* (Bannister, 1980) y *P. sylvestris* L. (Haapanen *et al.*, 1997; Janson *et al.*, 2009). Carson (1987) señala que el tamaño de las ramas es débilmente heredable, por lo que está más influenciado por factores ambientales. Gülcü y Çelik (2009) encontraron una heredabilidad alta para diámetro

de ramas en *P. brutia*, pero el estudio incluyó muestras de poblaciones de varias regiones geográficas representadas en huertos semilleros.

**Cuadro 1.2.** Coeficiente de variación fenotípica (CVp) y heredabilidad individual ( $h^2_i$ ) y de las medias de familia ( $h^2_f$ ) para las características de crecimiento, ramificación y defectos del fuste en un ensayo de progenie de *Pinus patula* a los 7 y 10 años de edad.

| Característica   | 7 años  |             |             | 10 años |             |             |
|------------------|---------|-------------|-------------|---------|-------------|-------------|
|                  | CVp (%) | $h^2_i$     | $h^2_f$     | CVp (%) | $h^2_i$     | $h^2_f$     |
| DAP              | 29.5    | 0.15 ± 0.07 | 0.32 ± 0.15 | 23.9    | 0.17 ± 0.08 | 0.34 ± 0.15 |
| Altura           | 19.6    | 0.16 ± 0.07 | 0.32 ± 0.15 | 15.9    | 0.16 ± 0.08 | 0.33 ± 0.16 |
| Volumen          | 59.9    | 0.15 ± 0.07 | 0.31 ± 0.15 | 47.0    | 0.20 ± 0.08 | 0.38 ± 0.15 |
| NR               | 22.3    | 0.10 ± 0.06 | 0.23 ± 0.15 | 32.6    | 0.00 ± 0.00 | 0.00 ± 0.00 |
| DR               | 27.3    | 0.06 ± 0.06 | 0.15 ± 0.15 | 34.1    | 0.04 ± 0.06 | 0.10 ± 0.15 |
| DR <sub>AJ</sub> | 21.2    | 0.23 ± 0.11 | 0.42 ± 0.20 | 28.1    | 0.20 ± 0.09 | 0.38 ± 0.18 |
| AR               | 15.3    | 0.12 ± 0.07 | 0.26 ± 0.15 | 12.2    | 0.15 ± 0.08 | 0.31 ± 0.16 |
| NV               | 14.7    | 0.09 ± 0.06 | 0.22 ± 0.15 | 11.3    | 0.17 ± 0.08 | 0.34 ± 0.15 |
| Defectos         | 5.6     | 0.02 ± 0.05 | 0.05 ± 0.15 | 3.2     | 0.00 ± 0.00 | 0.00 ± 0.00 |
| RR               | 6.6     | 0.00 ± 0.00 | 0.00 ± 0.00 | 4.6     | 0.00 ± 0.00 | 0.00 ± 0.00 |
| AB               | 8.7     | 0.04 ± 0.05 | 0.12 ± 0.14 | 5.22    | 0.03 ± 0.06 | 0.08 ± 0.15 |

DAP= diámetro a la altura del pecho (1.30 m); NR= número de ramas DR= diámetro de ramas; DR<sub>AJ</sub>= diámetro de ramas ajustado; AR= ángulo de ramas; NV= número de verticilos; RR= individuos con ramas ramicórmicas; AB= árboles con bifurcaciones.

El ángulo de ramas (AR) mostró una heredabilidad moderada, con valores similares o ligeramente menores a lo que se ha encontrado en otras especies de coníferas (King *et al.*, 1992; Haapanen *et al.*, 1997; Larocque, 2000; Janson *et al.*,

2009). Esta característica tiene un efecto importante en la calidad de la madera (Velling y Tigerstedt, 1984; Magnussen y Yeatman, 1987; Adams y Morgensten, 1991), por lo que tiene potencial para incorporarse como criterio de selección en programas de mejora genética. El control genético de NV aumentó ligeramente con respecto a los valores obtenidos en el mismo ensayo en edades menores (Morales-González *et al.*, 2013), cuando se contaron todos los verticilos presentes en cada árbol, porque no todos tenían una altura mayor de 2.5 m. Dado que NV está relacionado con el patrón de crecimiento anual del brote terminal y con la velocidad de crecimiento en altura (Constabel-Pfennings, 1994), es común que esta característica tenga un control genético moderado a alto y sea susceptible de mejora genética (Carson, 1987; Jayawickrama *et al.*, 1997). En *P. radiata* se menciona una heredabilidad de medias de familia de 0.33 para número total de verticilos a los 10 años de edad (Jayawickrama, 2001), mientras que en *P. brutia* fue de 0.88 (Gülcü y Çelik, 2009). En la progenie de cruzas controladas de *P. patula* se encontró una heredabilidad de las medias de familia de 0.92 para esta característica (Barnes *et al.*, 1992).

La presencia de defectos en el tronco, incluyendo ramas ramicórmicas y bifurcaciones, mostró un coeficiente de variación fenotípica bajo y sin control genético (Cuadro 1.2), que coincide con lo reportado para *P. radiata* (Jayawickrama, 2001), *Picea glauca* (Moench) Voss (Tong *et al.*, 2013) y *Abies procera* (Doede y Adams, 1998). En cambio, en *Pseudotsuga menziesii* estas características muestran un control genético más alto (Vargas-Hernández *et al.*, 2003).

### 1.3.3. Estructura genética de las características

Las características de crecimiento (DAP, Altura y Volumen) de *P. patula* presentaron correlaciones genéticas y fenotípicas altas entre sí en las dos edades (Cuadro 1.3), coincidente con lo reportado en otros estudios con *P. patula* (Valencia-Manzo y Vargas-Hernández, 2001; Morales-González *et al.*, 2013; Gómez-Martínez *et al.*, 2016), y otras coníferas (Barnes *et al.*, 1992; Doede y Adams, 1998; Vargas-Hernández *et al.*, 2003). Las características de ramificación que tuvieron una variación genética significativa también mostraron una estructura genética favorable entre ellas y con las características de crecimiento (Cuadro 1.3). Por ejemplo, DR<sub>AJ</sub> y NV mostraron una correlación débil y negativa con Altura, DAP y el Volumen ( $-0.60 \leq r_g \leq -0.01$ ), mientras que AR tuvo una correlación positiva ( $0.14 \leq r_g \leq 0.47$ ), con las mismas características de crecimiento. Esta estructura genética es favorable para un programa de mejora genética, ya que los árboles con mayor crecimiento tienden a formar menos entrenudos y ramas más delgadas y horizontales.

En otras especies de coníferas como *Abies procera* (Doede y Adams, 1998), *P. banksiana* Lamb. (Adams y Morgensten, 1991; Larocque, 2000), *P. radiata* (Jayawickrama *et al.*, 1997; Jayawickrama, 2001; Kumar *et al.*, 2002), *P. sylvestris* (Haapanen *et al.*, 1997; Janson *et al.*, 2009;) y *P. brutia* (Gülcü y Çelik, 2009) se han encontrado estructuras genéticas similares entre las características de ramificación y el crecimiento de los árboles. Sin embargo, en poblaciones distintas de *Pseudotsuga menziesii* se han encontrado estructuras genéticas favorables (Vargas-Hernández *et al.*, 2003) y desfavorables (King *et al.*, 1992) en estas características.

Con excepción de la correlación genética entre  $DR_{Aj}$  y AR a los 7 años (Cuadro 1.3), las correlaciones genéticas y fenotípicas entre  $DR_{Aj}$ , AR y NV fueron bajas ( $-0.14 \leq r_g \leq 0.13$ ;  $-0.27 \leq r_{pf} \leq 0.28$ ), al igual que ocurre en otras especies de coníferas, como *Abies procera* (Doede y Adams, 1998), *P. sylvestris* (Velling y Tigerstedt, 1984; Haapanen *et al.*, 1997), *P. radiata* (Jayawickrama *et al.*, 1997), *P. brutia* (Gülcü y Çelik 2009) y *Pseudotsuga menziesii* (Vargas-Hernández *et al.*, 2003). Estas relaciones genéticas también son favorables en un escenario de mejora genética, pues indica que la selección de una de ellas no tiene un efecto negativo importante en las otras, a diferencia de lo señalado por Watt *et al.* (2000) en *P. radiata*, donde la correlación negativa alta entre DR y NV implica que al tratar de reducir el tamaño de las ramas aumenta el número de verticilos.

**Cuadro 1.3.** Correlaciones fenotípicas de las medias de familia ( $r_{pf}$ , debajo de la diagonal) y genéticas ( $r_g \pm$  error estándar, arriba de la diagonal) entre las características de crecimiento y ramificación de los árboles de *Pinus patula* a los 7 y 10 años de edad.

| Edad y características | DAP   | Altura    | Volumen   | DR <sub>AJ</sub> | AR         | NV         |
|------------------------|-------|-----------|-----------|------------------|------------|------------|
| a) <u>7 años:</u>      |       |           |           |                  |            |            |
| DAP                    | ---   | 0.89±0.07 | 0.98±0.01 | ---              | 0.41±0.28  | -0.28±0.29 |
| Altura                 | 0.88  | ---       | 0.89±0.06 | -0.01±0.34       | 0.43±0.29  | -0.46±0.26 |
| Volumen                | 0.95  | 0.87      | ---       | -0.19±0.29       | 0.47±0.25  | -0.26±0.28 |
| DR <sub>AJ</sub>       | ---   | 0.51      | 0.55      | ---              | -0.79±0.13 | -0.08±0.32 |
| AR                     | 0.10  | 0.14      | 0.13      | -0.18            | ---        | 0.13±0.33  |
| NV                     | -0.10 | -0.12     | -0.09     | -0.27            | 0.28       | ---        |
| b) <u>10 años:</u>     |       |           |           |                  |            |            |
| DAP                    | ---   | 0.78±0.13 | 0.98±0.01 | ---              | 0.14±0.33  | -0.32±0.28 |
| Altura                 | 0.82  | ---       | 0.89±0.07 | -0.60±0.21       | 0.32±0.32  | -0.30±0.30 |
| Volumen                | 0.96  | 0.86      | ---       | -0.42±0.25       | 0.17±0.31  | -0.39±0.25 |
| DR <sub>AJ</sub>       | ---   | 0.43      | 0.63      | ---              | -0.11±0.31 | -0.14±0.32 |
| AR                     | -0.08 | -0.09     | -0.03     | -0.25            | ---        | 0.12±0.33  |
| NV                     | -0.20 | -0.17     | -0.19     | -0.27            | 0.02       | ---        |

DAP= diámetro a la altura del pecho (1.30 m); DR<sub>AJ</sub>= diámetro de ramas ajustado; AR= ángulo de ramas; NV= número de verticilos. Correlaciones fenotípicas con valor absoluto mayor de 0.22 son diferentes de 0 ( $p=0.05$ ).

#### 1.3.4. Repetibilidad de los parámetros genéticos

Los parámetros genéticos estimados (heredabilidad y correlaciones) para las características de crecimiento y ramificación mostraron una repetibilidad alta en las dos edades de medición. No se encontraron diferencias significativas entre los valores de heredabilidad a los 7 y 10 años en ninguna de las características evaluadas con la prueba de heterogeneidad de  $X^2$ . De la misma manera, la correlación entre los valores “z” de elementos similares en las matrices de correlaciones genéticas y fenotípicas fue 0.77, y entre elementos similares de estas matrices a los 7 y 10 años fue 0.86 y 0.94 para las correlaciones genéticas y fenotípicas, respectivamente. La prueba de heterogeneidad de  $X^2$  para cada elemento en estas matrices mostró que únicamente las correlaciones entre  $DR_{AJ}$  con altura y AR fueron significativamente diferentes en las dos edades de medición.

La misma situación ocurrió al estimar las correlaciones edad-edad para cada una de las características, ya que con excepción de las correlaciones fenotípicas de las medias de familia para  $DR_{AJ}$  y AR, todas las otras características mostraron correlaciones fenotípicas y genéticas mayores de 0.8 entre las dos edades de medición (Cuadro 4). En estudios anteriores con *P. patula* (Barnes *et al.*, 1992; Morales-González *et al.*, 2013), *P. ayacahuite* (Farfan-Vázquez *et al.*, 2002) y *Pseudotsuga menziesii* (Vargas-Hernández *et al.*, 2003) también se han encontrado correlaciones genéticas edad-edad elevadas.

**Cuadro 1.4.** Correlaciones fenotípicas de las medias de familia ( $r_{pf}$ ) y genéticas ( $r_g$ ) entre las dos edades de medición (7 y 10 años) para las características de crecimiento y ramificación en un ensayo de progenies de *Pinus patula*.

| Correlación | DAP      | Altura    | Volumen   | DR <sub>AJ</sub> | AR        | NV        |
|-------------|----------|-----------|-----------|------------------|-----------|-----------|
| $r_{pf}$    | 1.00±0.0 | 0.99±0.01 | 0.99±0.02 | 0.83±0.22        | 1.01±0.01 | 1.10±0.10 |
| $r_g$       | 0.93     | 0.94      | 0.93      | 0.64             | 0.58      | 0.83      |

DAP= diámetro a la altura del pecho (1.30 m); DR<sub>AJ</sub>= diámetro de ramas ajustado; AR= ángulo de ramas; NV= número de verticilos.

Aunque las correlaciones entre las características de crecimiento y ramificación son bajas, ellas son favorables, por lo que la selección de los árboles con mayor tasa de crecimiento tendría un efecto positivo en la ramificación, y viceversa. Por ejemplo, la selección de los individuos o familias con mayor crecimiento en volumen ocasionaría una respuesta correlacionada positiva en la ramificación al reducir DR<sub>AJ</sub> y NV, y aumentar AR, lo que repercutiría favorablemente en la calidad de la madera aserrada. La respuesta a la selección se podría optimizar si los dos grupos de características se incorporan en un índice de selección que considere mejorar en forma simultánea la productividad y la calidad de la madera.

#### **1.4. CONCLUSIONES**

Los resultados del estudio muestran que las características de ramificación difieren en el nivel de variación fenotípica y grado de control genético, pero su comportamiento es estable en las dos edades evaluadas. El ángulo y diámetro de ramas ajustado y el número de verticilos son las características que por su heredabilidad tienen potencial para incorporarse en un programa de mejora genética. El número de ramas y la presencia de defectos en el tronco, en cambio, no mostraron variación genética, por lo que no son útiles como criterios de selección.

Las características de ramificación también presentaron una estructura de correlaciones genéticas y fenotípicas favorable o neutra entre sí y con las características de crecimiento de los árboles, con una repetibilidad alta en las edades evaluadas. Estas condiciones de las características de ramificación favorecen su incorporación en el programa de mejora genética de la especie, ya que la selección de árboles más productivos tiene efectos positivos en las características de ramificación, con menor número de verticilos y ramas más delgadas y horizontales, resultando en madera de más calidad.

**CAPITULO II. INTERACCIÓN GENOTIPO-AMBIENTE EN EL CRECIMIENTO Y  
RAMIFICACIÓN DE *Pinus patula* Y SU IMPACTO EN LA ESTRUCTURA  
GENETICA DE LAS CARACTERÍSTICAS**

**RESUMEN**

La ramificación de los árboles tiene un impacto económico importante en las plantaciones forestales por su efecto en la calidad de la madera. La interacción genotipo-ambiente (IGA) limita las posibilidades de seleccionar individuos para una zona de mejora genética amplia y la complicación aumenta cuando las características de interés muestran un patrón de IGA distinto. Los objetivos del estudio fueron estimar el nivel de IGA en varias características de ramificación y crecimiento en progenies de 84 familias de polinización libre de *Pinus patula* de siete años de edad, identificar las familias que más contribuyen a la IGA en el crecimiento de los árboles y evaluar el efecto de su exclusión en el control y arquitectura genética de las características de ramificación. Las características de ramificación no presentaron IGA ( $r_B = 1.00$ ), excepto el diámetro de ramas ( $r_B = 0.63$ ), con valores similares a los de las características de crecimiento ( $r_B \leq 0.52$ ). Los métodos desviación media de la posición jerárquica ( $S_{mi}$ ) y ecovalencia ( $W_i$ ) presentaron resultados afines ( $r=0.72$ ) en la identificación de las familias más interactivas en el crecimiento en volumen. Al excluir cuatro de las familias más interactivas se aumentó de manera importante la estabilidad genética de las características de crecimiento ( $0.68 \leq r_B \leq 0.78$ ) sin modificar la estabilidad ni la estructura genética de las características de ramificación.

**Palabras clave:** ángulo de rama, correlación genética tipo-B, diámetro de rama, ecovalencia, heredabilidad, número de ramas.

### ABSTRACT

Branching traits have an important economic impact in forest plantations, because of their effect on wood quality. Genetic-environment interaction (GEI) reduces the potential of selecting individuals for a broad breeding zone, and the limitation increases when traits of interest show distinct GEI patterns. The objectives of this study were to estimate the level of GEI in several branching and growth traits in seven-years-old, of 84 open-pollinated progenies families of *Pinus patula*, to identify families that contribute most to the GEI in tree growth, and to evaluate the effect of excluding them on the genetic control and genetic architecture of branching traits. Most branching traits did not present GEI ( $r_B = 1.00$ ), except branch diameter ( $r_B = 0.63$ ) having similar GEI values than growth traits ( $r_B \leq 0.52$ ). The mean deviation of rank position ( $S_{mi}$ ) and ecovalence ( $W_i$ ) methods provided similar results ( $r=0.72$ ) in identifying the most interactive families for stem volume. Genetic stability of growth traits increased substantially when excluding four of the most interactive families ( $0.68 \leq r_B \leq 0.78$ ), without negatively affecting genetic stability or genetic structure of branching traits.

**Key words:** branch number, branch diameter, branch angle, ecovalence, heritability, type-B genetic correlation.

## 2.1. INTRODUCCIÓN

*Pinus patula* Schiede ex Schl. et Cham. es una especie endémica de México, con amplia variabilidad fenotípica y genética en diversas características de interés económico y con alto potencial productivo (Dvorak *et al.*, 2000). Es una especie de rápido crecimiento, con excelente calidad de madera para diversos fines comerciales y con un manejo silvícola relativamente fácil (Velázquez *et al.*, 2004). Está adaptada a un clima subtropical, con una amplia plasticidad fenotípica y un patrón de crecimiento en altura que incluye varios ciclos de crecimiento por año en edades juveniles (Dvorak *et al.*, 2000; Gómez-Cárdenas *et al.*, 1998). Es uno de los árboles forestales más cultivados en el país y en muchos países subtropicales de África, Asia, Sudamérica y Oceanía, que lo utilizan en plantaciones comerciales (Dvorak *et al.*, 2000; Valencia-Manzo y Vargas-Hernández, 2001).

Debido al patrón de crecimiento poli-cíclico del brote en esta especie, es común una amplia variación en el número de verticilos que forma por año (Gómez-Cárdenas *et al.*, 1998), lo cual repercute en el número, tamaño y ángulo de inserción de las ramas, las que a su vez determinan las características de los nudos. Ramas delgadas y horizontales dejan nudos más pequeños que las de mayor tamaño o inclinadas. Los nudos reducen en gran medida la resistencia de la madera y afectan negativamente su calidad y valor comercial (Zimmermann y Brown, 1980; Tombleson *et al.*, 1990; Knowles y Kimberley, 1992), estas características son importantes para la industria forestal (Todoroki *et al.*, 2001).

A pesar de que algunos de los impactos negativos de la mala forma del tronco y el hábito de ramificación pueden ser mitigados por prácticas silvícolas, como aclareos

selectivos y podas, el mejoramiento genético proporciona una solución más eficaz a largo plazo, si hay suficiente variación genética en esos rasgos (Vargas-Hernández *et al.*, 2003). Generalmente se considera incluir en los programas de mejoramiento genético las características asociadas con la calidad de la madera (Tong *et al.*, 2013), junto con otras características relacionadas con el patrón de ramificación, la sinuosidad y bifurcación del fuste (Zobel y Talbert, 1988).

Para la mejora genética es esencial establecer ensayos de evaluación en varias localidades y observar el comportamiento y desarrollo de las diferentes progenies en cada ambiente particular en que crecen, lo cual permite determinar el grado de interacción genotipo-ambiente (IGA) (White *et al.*, 2007). La IGA se presenta cuando el comportamiento relativo de las progenies difiere al crecer en ambientes distintos (Falconer y Mackay, 1996), ocasionando que las diferencias entre los genotipos no sean constantes de un ambiente a otro o generando cambios en la jerarquización relativa de los genotipos en cada ambiente (White *et al.*, 2007).

La evaluación de IGA se complica por el hecho de que ésta puede diferir entre rasgos. Es importante saber cuáles son más sensibles a IGA y en qué ambientes ocurre, ya que cuando estos se ignoran se reduce la eficacia de la selección y pueden ocurrir pérdidas de producción en las plantaciones operativas (Zobel y Talbert, 1988). El crecimiento de los árboles generalmente muestra IGA elevada (Carson, 1991; Morales-González, 2012), en comparación con las características de ramificación y forma del fuste (Johnson y Burdon, 1990; Barnes *et al.*, 1992;

Jayawickrama, 2001), aunque algunas de ellas también presentan valores altos de IGA en casos particulares (Doede y Adams, 1998; Wu y Matheson, 2005).

En 2004 se inició un programa de mejoramiento genético de *Pinus patula* en la Sierra Norte de Puebla, que incluyó el establecimiento de ensayos de progenies en dos altitudes. Una evaluación realizada a los cinco años de edad muestra que las características de crecimiento tienen una heredabilidad moderada, con una IGA alta (Morales-González, 2012). Sin embargo, se desconoce el grado de IGA para las características de ramificación y si la IGA detectada para el crecimiento cambia con la edad de los árboles. También se desconoce el efecto que tiene la exclusión de los genotipos más interactivos en crecimiento sobre la estructura genética y el grado de IGA de las características de ramificación.

Los objetivos del estudio fueron: a) estimar el nivel de interacción genotipo-ambiente en diferentes características de ramificación en comparación con las de crecimiento en progenies de polinización libre de *Pinus patula*, y b) Identificar las familias que más contribuyen a la interacción genotipo-ambiente en el crecimiento de los árboles y evaluar el efecto de su exclusión en los parámetros y arquitectura genética de las características de ramificación. Esta información permitirá evaluar la efectividad de los criterios de selección de los genotipos más productivos y su incorporación en un programa de mejoramiento genético orientado a aumentar la productividad y la calidad de la madera de esta especie de pino.

## 2.2. MATERIALES Y METODOS

### 2.2.1. Ubicación del ensayo y material genético

En Junio de 2005 se establecieron dos ensayos de progenie de *Pinus patula* con plantas de seis meses de edad en la Sierra Norte de Puebla, en los parajes de Chichicaxtla (19°44'10"N, 97°58'57"O, a 2,660 m s.n.m. y exposición N) y Sierra Mojada (19°42'46" N, 97°59'21" O, a 2,980 m s.n.m. y exposición zenital). Los árboles se plantaron con un espaciamiento de 2.5 x 2.5 m, en un diseño de bloques al azar, con 20 repeticiones y parcelas de un árbol por familia.

Los ensayos incluyeron 84 familias de polinización libre; los últimos bloques en cada sitio no incluyen a todas las familias debido a diferencias en el número de plantas disponibles al momento de la plantación por diferencias en germinación. En cada sitio se plantaron dos hileras perimetrales de árboles al mismo espaciamiento, como una franja de protección y propiciar competencia completa de las plantas.

### 2.2.2. Variables evaluadas

Los datos de crecimiento y ramificación se obtuvieron en los dos sitios en diciembre de 2012 (siete estaciones de crecimiento completas a partir de la plantación). En ambos sitios las mediciones se tomaron de la misma forma en todos los árboles, la altura total con una garrocha graduada en cm, y el diámetro del tronco (DAP) a 1.30 m del suelo con una forcípula graduada en mm (ambos por arriba de la pendiente). Con estos datos se estimó el volumen del fuste (en dm<sup>3</sup>) con la ecuación elaborada por Carrillo-Anzures *et al.* (2004) para la especie  $[VOL = e^{-9.7688} (DAP^2 * H)^{0.9451}]$ . En esta ecuación la altura está en m y el DAP en cm.

También se contó el número de verticilos (NV) en los primeros 2.5 m del tronco, a partir de la base del árbol, así como el número de ramas (NR), el diámetro de la rama más gruesa (DR) y el ángulo (AR) de esta rama en el verticilo más cercano a 1.30 m del suelo. Los defectos o “anormalidades” en la ramificación se evaluaron con una escala categórica, 0 para un fuste sin defectos, 1 para ramas ramicórmicas (ramas gruesas con ángulos de inserción menores de 40°, Tong *et al.*, 2013) y 2 para fustes bifurcados o multifurcados. A partir de estas categorías se generaron tres variables de tipo binomial: a) fustes con defectos (0 para árboles en la categoría 0; 1 para aquellos en las categorías 1 y 2), b) árboles con ramas ramicórmicas (0 para árboles en las categorías 0 y 2; 1 para individuos en la categoría 1), y c) árboles bifurcados (0 para árboles en las categorías 0 y 1; 1 para aquellos en la categoría 2).

### 2.2.3. Análisis de varianza de los datos

El análisis estadístico en conjunto de los dos sitios se realizó con el paquete Statistical Analysis System (SAS 9.0). Los datos de cada sitio se estandarizaron a un valor medio de 0 y una desviación estándar de 1 para evitar sesgos por efectos de escala (Hodge *et al.*, 1996). Se utilizó el procedimiento GLM para evaluar la significancia de la variación entre familias y posteriormente el procedimiento MIXED para estimar los componentes de varianza con base en el método de máxima verosimilitud restringida o REML (Littell *et al.*, 1996). El modelo lineal empleado fue:

$$Y_{ijk} = \mu + S_i + B_{j(i)} + F_k + SF_{ik} + e_{ijk}$$

dónde:  $Y_{ijk}$  = valor observado en la progenie de la  $k$ -ésima familia en el  $j$ -ésimo bloque (repetición) en el  $i$ -ésimo sitio;  $\mu$  = media poblacional;  $S_i$  = efecto fijo del  $i$ -ésimo sitio

( $i = 1$  y  $2$ );  $B_j$  = efecto fijo del  $j$ -ésimo bloque ( $j = 1, 2, \dots, 20$ ) anidado en el  $i$ -ésimo sitio;  $F_k$  = efecto aleatorio de la  $k$ -ésima familia ( $k = 1, 2, \dots, 84$ )  $\sim$  NID ( $0, \sigma^2_f$ );  $SF_{ik}$  = efecto de la interacción entre el  $i$ -ésimo sitio y la  $k$ -ésima familia  $\sim$  NID ( $0, \sigma^2_{sf}$ ); y  $e_{ijk}$  = error aleatorio  $\sim$  NID ( $0, \sigma^2_e$ ).

Debido a que las dimensiones de las ramas están asociadas a las dimensiones del árbol, al estimar los componentes de varianza de DR se utilizaron dos procedimientos distintos con la intención de remover el efecto del tamaño del árbol: en el primero se incluyó el diámetro del árbol como covariable en el modelo estadístico para estimar los componentes de varianza de la variable  $DR_{AJ}$  y en el segundo se dividió el DR entre el DAP para obtener un “coeficiente de diámetro de rama” (CDR), al cual se le estimaron los componentes de varianza.

Las variables NR y NV fueron transformadas con la función raíz cuadrada (Gülcü y Çelik, 2009) previo al análisis de varianza, pero los parámetros genéticos estimados fueron similares a los obtenidos con las variables originales, por lo que sólo se presentan éstos últimos. Cuatro familias (códigos 7, 27, 43 y 57) se excluyeron del análisis por tener sólo uno o dos árboles en los ensayos, insuficientes para estimar con precisión la media y la varianza de esos grupos; también se excluyeron siete árboles considerados endogámicos, con una altura inferior a 2.7 m, para evitar sesgos en la estimación de los componentes de varianza.

#### 2.2.4. Estimación de parámetros genéticos

Con los componentes de varianza se estimó la heredabilidad en sentido estricto a nivel individual ( $h_i^2$ ) y de medias de familia ( $h_f^2$ ) para todas las variables de crecimiento y ramificación en las que se encontró una variación significativa de las familias, mediante las ecuaciones de Falconer y Mackay (1996):

$$h_i^2 = \frac{\sigma_A^2}{(\sigma_f^2 + \sigma_{sf}^2 + \sigma_e^2)};$$

$$h_f^2 = \frac{\sigma_f^2}{(\sigma_f^2 + \frac{\sigma_{sf}^2}{s} + \frac{\sigma_e^2}{sn})}$$

dónde:  $\sigma_A^2$  = varianza aditiva;  $\sigma_f^2$  = varianza de familias;  $\sigma_{sf}^2$  = varianza de interacción sitios por familias;  $\sigma_e^2$  = varianza del error; s = número de sitios (= 2); y n = media armónica del número de árboles por familia por sitio (= 9.9).

Para estimar la varianza genética aditiva ( $\sigma_A^2$ ) se empleó un coeficiente de determinación genética de 3, con el supuesto de que la correlación intra-clase en familias de hermanos obtenidos por polinización libre es de  $1/3$  (Sorensen y White, 1988) y no de  $1/4$  como en las de medios hermanos (Falconer y Mackay, 1996).

El error estándar de la heredabilidad individual y de las medias de familia [EE( $h^2$ )] se calculó con base en el método de Dickerson (1969):

$$EE(h^2) = \sqrt{\frac{\text{Var}(q_1)}{(q_2)^2}}$$

donde:  $q_1$  y  $q_2$  son el numerador y denominador, respectivamente, de la heredabilidad.

Para determinar la estabilidad genética de cada una de las características con respecto a los sitios de evaluación, se estimó la interacción genotipo-ambiente (IGA) mediante las correlaciones genéticas tipo B ( $r_B$ ) con los datos estandarizados, con la ecuación propuesta por Yamada (1962):

$$r_B = \frac{\sigma_f^2}{(\sigma_f^2 + \sigma_{sf}^2)}$$

dónde:  $\sigma_f^2$  es la varianza de familias y  $\sigma_{sf}^2$  es la varianza de la interacción sitio x familias para la característica correspondiente.

También se estimaron las correlaciones genéticas ( $r_g$ ) entre variables mediante la fórmula de Falconer y Mackay (1996):

$$r_{g(x,y)} = \frac{\text{Cov}_{f(x,y)}}{\sqrt{\sigma_{f(x)}^2 \sigma_{f(y)}^2}}$$

dónde:  $\text{Cov}_{f(x,y)}$  es la covarianza de familias entre la variable x y la variable y, evaluadas en un mismo árbol;  $\sigma_{f(x)}^2$  y  $\sigma_{f(y)}^2$  son las varianzas de familias para las variables "x" y "y".

La covarianza de familias entre variables se calculó con la fórmula descrita por White y Hodge (1989):

$$\text{Cov}_{f(x,y)} = \frac{\sigma_{f(x+y)}^2 - (\sigma_{f(x)}^2 + \sigma_{f(y)}^2)}{2}$$

dónde  $\sigma^2_{(x+y)}$  es la varianza de familias para la variable obtenida con la suma de las dos variables involucradas (x + y).

Asimismo, el error estándar de las correlaciones genéticas ( $EE_{(rg)}$ ) se calculó con la ecuación de Falconer y Mackay (1996):

$$EE_{(rg)} = (1 - r_{g(x,y)}^2) \sqrt{\frac{EE(h_{ix}^2)EE(h_{iy}^2)}{2h_{ix}^2 h_{iy}^2}}$$

dónde  $r_{g(x,y)}^2$  es el cuadrado del coeficiente de correlación genética entre las variables “x” e “y”,  $EE(h_{ix}^2)$  y  $EE(h_{iy}^2)$  son los errores estándar de las heredabilidades individuales de “x” y “y”, respectivamente, y  $h_{ix}^2$  y  $h_{iy}^2$  son las heredabilidades de esas mismas características.

Dado que el volumen presentó una IGA elevada, se utilizaron dos de los criterios descritos por Matheson y Raymond (1984) para identificar las familias con mayor contribución a la IGA. Estos criterios fueron la desviación media de la posición jerárquica de cada familia en los sitios de evaluación ( $S_{mi}$ ) y el valor de ecovalencia ( $W_i$ ), que estima la aportación relativa de cada familia a la varianza de IGA. La desviación media de la posición jerárquica de cada familia ( $S_{mi}$ ) se calculó con la fórmula desarrollada por Zas *et al.* (2004) con base en la descripción de Matheson y Raymond (1984):

$$S_{mi} = \frac{1}{n} \sum_{j=1}^n |r_{ij} - \bar{r}_j|$$

donde  $r_{ij}$  es la posición jerárquica de la familia  $i$  en el sitio  $j$ , y  $\bar{r}_j$  es la posición jerárquica de la familia  $i$  con base en el volumen promedio de los sitios;  $n$  es el número de sitios. Las familias más interactivas son las que tienen mayores valores de desviación media (cambios de posición) en la jerarquización de un sitio a otro (Pswarayi *et al.*, 1997).

La ecovalencia de cada familia ( $W_i$ ) se calculó con la siguiente fórmula desarrollada por Wricke (1962):

$$W_i = \sum_{j=1}^n (Y_{ij} - Y_{i.} - Y_{.j} + Y_{..})^2$$

donde  $Y_{ij}$  es la media de la  $i$ -ésima familia en el  $j$ -ésimo sitio,  $Y_{i.}$  y  $Y_{.j}$  son la media general de la  $i$ -ésima familia y del  $j$ -ésimo sitio, respectivamente, y  $Y_{..}$  es la media general de la característica en los dos sitios.

Las familias se ordenaron de mayor a menor con base en su contribución a la IGA en volumen, de acuerdo con los dos criterios, los que dieron resultados similares en la identificación de las familias más interactivas ( $r = 0.72$ ). Con esa información se evaluó el efecto de excluir del análisis las familias más interactivas que no estuvieran entre las primeras 10 de crecimiento promedio en volumen sobre la heredabilidad, la  $r_B$  y la estructura de las correlaciones genéticas entre las características, con respecto a los resultados obtenidos al incluir todas las familias.

## 2.3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### 2.3.1. Valores promedio y control genético de las características

Los valores promedio de las características de crecimiento y el porcentaje de defectos (Cuadro 2.1) en el análisis conjunto de los dos sitios fueron mayores que los obtenidos en Sierra Mojada, dado que el sitio Chichicaxtla presenta condiciones ambientales más favorables. Escobar-Sandoval (2015) reporta un volumen promedio de  $34.4 \text{ dm}^3$  por árbol a los 7 años de edad en Chichicaxtla. El aumento en el porcentaje de defectos, ramas ramicórmicas y bifurcaciones indica que éstas son más comunes en condiciones que favorecen el crecimiento de los árboles. A diferencia de las características anteriores, los valores promedio de NR, DR y AR fueron similares a los de Sierra Mojada y NV se redujo ligeramente, debido a la mayor tasa de crecimiento en altura de los árboles en Chichicaxtla (Escobar-Sandoval, 2015).

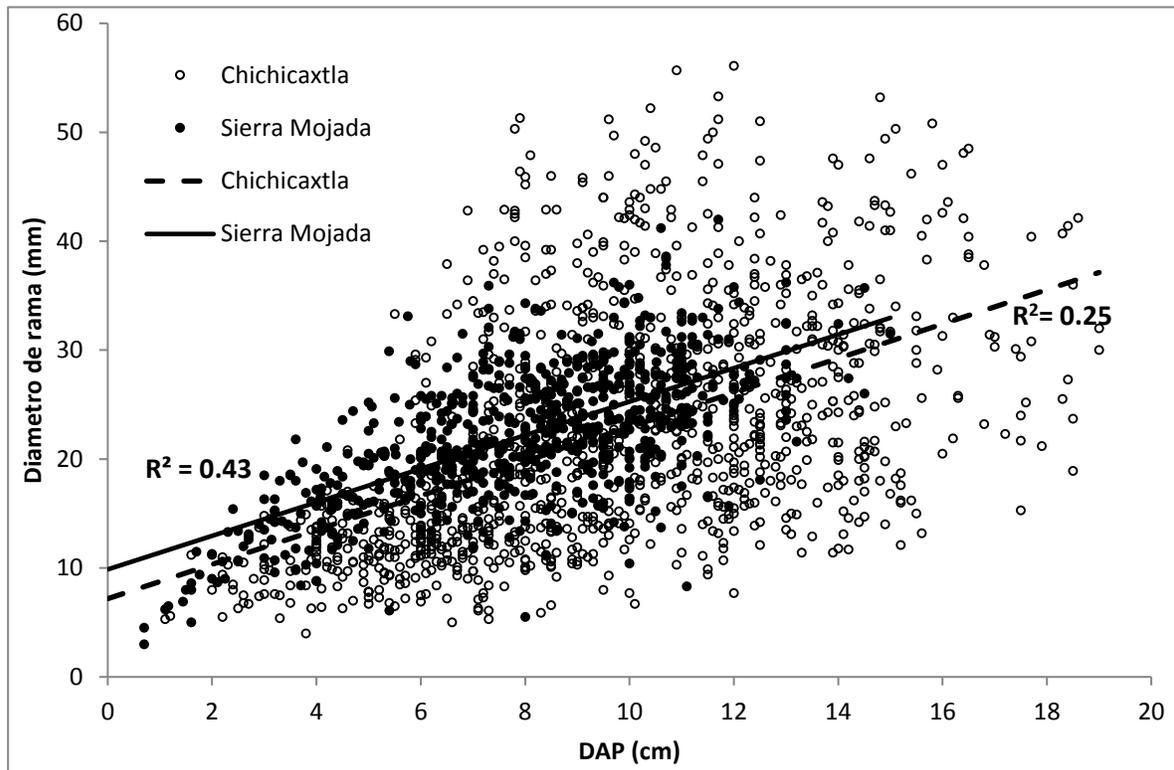
**Cuadro 2.1.** Valores promedio y extremos, coeficientes de variación fenotípica (CVp) y heredabilidades individuales ( $h^2_i$ ) y de las medias de familia ( $h^2_f$ ) para las características de crecimiento y ramificación en progenies de *Pinus patula* a los 7 años de edad en dos sitios de evaluación.

| Característica             | Media | rango        | CVp (%) | $h^2_i$     | $h^2_f$     |
|----------------------------|-------|--------------|---------|-------------|-------------|
| DAP (cm)                   | 8.9   | 0.7 – 20.8   | 34.1    | 0.10 ± 0.05 | 0.35 ± 0.18 |
| Altura (m)                 | 6.2   | 1.4 – 14.2   | 24.5    | 0.10 ± 0.05 | 0.35 ± 0.18 |
| Volumen (dm <sup>3</sup> ) | 25.7  | 0.04 – 171.9 | 84.8    | 0.11 ± 0.06 | 0.36 ± 0.18 |
| Ramas (No.)                | 4.7   | 1 – 10       | 22.0    | 0.07 ± 0.03 | 0.32 ± 0.15 |
| DR (mm)                    | 22.4  | 3 – 64.8     | 42.0    | 0.06 ± 0.04 | 0.26 ± 0.18 |
| DR <sub>AJ</sub>           | –     | –            | 35.7    | 0.05 ± 0.06 | 0.20 ± 0.23 |
| CDR                        | 0.27  | 0.05 – 0.96  | 37.5    | 0.08 ± 0.04 | 0.31 ± 0.17 |
| AR (°)                     | 60.6  | 25 – 105     | 15.4    | 0.21 ± 0.06 | 0.59 ± 0.15 |
| NV (No.)                   | 8.7   | 5 – 15       | 16.5    | 0.14 ± 0.10 | 0.50 ± 0.15 |
| Defectos (%)               | 13.0  | –            | 2.5     | 0.04 ± 0.04 | 0.19 ± 0.20 |
| RR (%)                     | 9.0   | –            | 3.0     | 0.02 ± 0.04 | 0.11 ± 0.21 |
| AB (%)                     | 5.0   | –            | 4.3     | 0.00 ± 0.00 | 0.00 ± 0.00 |

DAP= diámetro a la altura del pecho (1.30 m); DR= diámetro de ramas; DR<sub>AJ</sub>= diámetro de ramas ajustado; CDR= Coeficiente del diámetro de ramas; AR= ángulo de ramas; NV= número de verticilos; RR= individuos con ramas ramicórmicas; AB= árboles con bifurcaciones.

Los valores de heredabilidad individual para las características de crecimiento (Cuadro 2.1) fueron menores que las obtenidas en el análisis de cada sitio por separado realizado anteriormente, debido al efecto de la IGA, pero la heredabilidad de las medias de familia fue similar o incluso ligeramente mayor en ellas, por el aumento en el número de individuos por familia. Un efecto similar ocurrió con el número y diámetro de ramas, con valores de  $h^2_i$  bajos y errores estándar elevados. En el caso del diámetro de ramas, a diferencia de lo que ocurrió en Sierra Mojada, el ajuste con respecto al diámetro del árbol (DR<sub>AJ</sub> y CDR) no mejoró de manera importante la estimación de la heredabilidad (Cuadro 2.1). Esta situación se debe en parte a que la relación entre el diámetro de las ramas (DR) y el del tronco (DAP)

difiere ligeramente en los dos sitios de evaluación (Figura 2.1). Esto hace que al usar el mismo factor de ajuste en el análisis conjunto de los dos sitios no se aumente la precisión para detectar la variación entre familias.



**Figura 2.1.** Relación entre el diámetro de rama y el diámetro del tronco (DAP) de los árboles a los siete años de edad en los dos sitios de evaluación (Chichicaxtla y Sierra Mojada) de las progenies de *Pinus patula*.

El ángulo de ramas (AR) y el número de verticilos (NV) mostraron una  $h^2_i$  intermedia con respecto a los valores obtenidos en los sitios de Sierra Mojada y Chichicaxtla por separado, debido principalmente a que en Chichicaxtla se detectó una mayor variación y control genético en estas características (Escobar-Sandoval, 2015). Sin embargo, los valores estimados de  $h^2_f$  fueron mayores en el análisis conjunto (Cuadro 2.1) y muestran una respuesta favorable a la selección familiar. En el caso de árboles con defectos y presencia de ramas ramicórmicas (RR) en el

análisis conjunto fue posible detectar variación genética en ellas, pero con valores de heredabilidad muy bajos y errores estándar relativamente elevados (Cuadro 2.1).

### **2.3.2. Interacción Genotipo-Ambiente (IGA) de las características**

Las características de crecimiento presentaron una elevada IGA (Cuadro 2.2), por lo que su comportamiento muestra una baja estabilidad genética. Estos resultados son similares a los que se han reportado en los mismos ensayos en edades menores (Morales-González, 2012), excepto que en el caso de la altura la IGA aumentó ligeramente con la edad. También coincide con los resultados de otros estudios en la misma especie (Barnes *et al.*, 1992; Gómez-Martínez, 2013), o en otras especies de coníferas, como *P. radiata* (Johnson y Burdon, 1990; Carson, 1991; Baltunis *et al.*, 2010) y *Abies procera* (Doede y Adams, 1998). Algo similar ocurrió con DR, que también mostró niveles moderados de IGA, y los procedimientos de ajuste de esta característica con respecto al tamaño del árbol, aumentaron la magnitud de la IGA (Cuadro 2.2), por las razones mencionadas en párrafos anteriores. En *P. radiata* también se han observado niveles moderados de IGA en el diámetro de las ramas, con valores ajustados (Wu y Matheson, 2005) o sin ajustar (Baltunis *et al.*, 2010). En general, los estudios en coníferas muestran que las características de crecimiento o tamaño de los árboles (altura, diámetro y particularmente volumen del tronco) presentan niveles moderados a altos de IGA (White *et al.*, 2007).

A diferencia de los rasgos anteriores, todas las características de ramificación que mostraron variación genética en el ensayo (NR, AR y NV) mostraron una elevada

estabilidad genética, con un valor de  $r_B$  de 1.0, que indica la ausencia de IGA en ellas. Estudios en *P. radiata* muestran que NR y AR generalmente muestran una baja IGA (Jayawickrama, 2001; Wu y Matheson, 2005; Baltunis *et al.*, 2010). En el caso de NV, Gómez-Martínez (2013) reportan un valor bajo de  $r_B$  para esta característica en un ensayo de *P. patula* en la misma zona; sin embargo, el estudio realizado por Morales-González (2012) en los mismos árboles de nuestro estudio a los 4 y 5 años de edad también muestra un valor elevado de  $r_B$  para NV al igual que los resultados reportados para *P. radiata* (Jayawickrama *et al.*, 1997; Jayawickrama, 2001; Wu y Matheson, 2005). En general, Diferentes estudios en *P. patula* (Barnes *et al.*, 1992) y *P. radiata* (Johnson y Burdon, 1990; Wu y Matheson, 2005) han señalado que las características de ramificación tienen nula o poca IGA. Las discrepancias con el estudio de Gómez-Martínez (2013) en el caso de NV, se pueden deber a que en ese estudio se incluyeron materiales genéticos muy diversos, con diferente grado de domesticación y se evaluaron en sitios con ambientes contrastantes, lo que ocasionó que se manifestaran diferentes patrones de crecimiento del brote terminal.

Con los dos criterios ( $S_{mi}$  y  $W_i$ ) utilizados para identificar a las familias que más contribuyen a la IGA en volumen se encontró que en las primeras 10 hay cuatro en común (familias 46, 25, 16 y 53) que no están entre las primeras 10 familias con mayor crecimiento en volumen en ninguno de los dos sitios (Cuadro 2.2).

**Cuadro 2.2.** Familias con mayor contribución a la IGA en volumen con base en los valores de desviación media de la posición jerárquica ( $S_{mi}$ ) y ecovalencia ( $W_i$ ) en progenies de *Pinus patula* a los 7 años de edad establecidas en dos sitios de evaluación.

| Familia | Posición jerárquica en su contribución a IGA |       | Posición jerárquica en volumen promedio en cada sitio |               |
|---------|--|-------|---|---------------|
|         | $S_{mi}$                                     | $W_i$ | Chichicaxtla  | Sierra Mojada |
| 17      | 1  | 2     | 79  | 2             |
| 46      | 2  | 4     | 73  | 13            |
| 25      | 3  | 3     | 81  | 22            |
| 51      | 4  | 5     | 69  | 3             |
| 16      | 5  | 8     | 76  | 16            |
| 53      | 6  | 10    | 77  | 55            |
| 117     | 7  | 6     | 5   | 49            |
| 19      | 8  | 16    | 19  | 65            |
| 23      | 9  | 15    | 67  | 23            |
| 54      | 10   | 1     | 2   | 58            |

### 2.3.3. Efecto de la remoción de familias interactivas sobre la IGA y el control genético

Al excluir del análisis cuatro de las familias más interactivas en volumen, que no están dentro del grupo de familias con mayor productividad en los sitios de evaluación, se tuvo un efecto positivo en la estabilidad de las características de crecimiento, al aumentar los valores de  $r_B$  de 0.50 hasta valores de 0.68 a 0.78 (Cuadro 2.3). El aumento de las correlaciones tipo B en rasgos de crecimiento al eliminar las familias más interactivas coincide con lo reportado para *P. patula* (Gómez-Martínez, 2013) y otras especies de coníferas (Matheson y Raymond, 1984; Pswarayi *et al.*, 1997). Por otro lado, es importante señalar que la exclusión de estas familias no modificó la estabilidad de las otras características de ramificación, que mantuvieron prácticamente los mismos valores de  $r_B$  antes y después (Cuadro 2.3).

**Cuadro 2.3.** Correlaciones genéticas tipo B ( $r_B$ ) para las características de crecimiento y ramificación en progenies de *Pinus patula* a los 7 años de edad establecidas en dos sitios de evaluación antes y después de la exclusión de las familias con contribución alta a la IGA en volumen.

| Familias excluidas | DAP  | Altura | Volumen | NR   | DR   | DR <sub>AJ</sub> | CDR  | AR   | NV   |
|--------------------|------|--------|---------|------|------|------------------|------|------|------|
| ninguna            | 0.52 | 0.50   | 0.50    | 1.00 | 0.63 | 0.35             | 0.52 | 1.00 | 1.00 |
| 46                 | 0.58 | 0.59   | 0.57    | 1.00 | 0.60 | 0.30             | 0.52 | 1.00 | 1.00 |
| 46 y 25            | 0.65 | 0.60   | 0.63    | 1.00 | 0.53 | 0.29             | 0.51 | 1.00 | 1.00 |
| 46, 25 y 16        | 0.72 | 0.67   | 0.67    | 1.00 | 0.57 | 0.27             | 0.52 | 1.00 | 1.00 |
| 46, 25, 16 y 53    | 0.78 | 0.68   | 0.71    | 1.00 | 0.63 | 0.28             | 0.52 | 1.00 | 1.00 |

DAP= diámetro a la altura del pecho (1.30 m); NR= número de ramas; DR= diámetro de ramas; DR<sub>AJ</sub>= diámetro de ramas ajustado; CDR= Coeficiente del diámetro de ramas; AR= ángulo de ramas; NV= número de verticilos.

Al excluir del análisis cuatro de las familias con mayor IGA el coeficiente de variación fenotípica de las características de crecimiento y ramificación prácticamente no se modificaron (Cuadro 2.4), posiblemente porque se excluyó un número reducido de familias y todas ellas con un desempeño promedio. En cambio, la heredabilidad individual y de las medias de familia, aumentó ligeramente en la mayoría de las características (Cuadro 2.4), ya que la IGA alta afecta negativamente la heredabilidad (Pswarayi *et al.*, 1997; White *et al.*, 2007). A pesar de que la exclusión de las familias interactivas fue con base en el volumen, la heredabilidad de las características de ramificación también aumentó ligeramente, excepto para DR ajustado o sin ajustar (Cuadro 2.4).

**Cuadro 2.4.** Valores promedio y extremos, coeficientes de variación fenotípica (CVp) y heredabilidades individuales ( $h^2_i$ ) y de las medias de familia ( $h^2_f$ ) para las características de crecimiento y ramificación en progenies de *Pinus patula* a los 7 años de edad en dos sitios de evaluación, después de excluir cuatro familias con IGA alta en volumen.

| Característica             | Media | Rango        | CVp (%) | $h^2_i$     | $h^2_f$     |
|----------------------------|-------|--------------|---------|-------------|-------------|
| DAP (cm)                   | 9.0   | 0.7 – 20.8   | 33.7    | 0.13 ± 0.05 | 0.44 ± 0.17 |
| Altura (m)                 | 6.2   | 1.4 – 14.2   | 24.5    | 0.12 ± 0.05 | 0.41 ± 0.18 |
| Volumen (dm <sup>3</sup> ) | 26.0  | 0.04 – 171.9 | 84.0    | 0.14 ± 0.05 | 0.45 ± 0.17 |
| Ramas (No.)                | 4.7   | 1 – 8        | 21.8    | 0.08 ± 0.03 | 0.35 ± 0.15 |
| DR (mm)                    | 22.6  | 3 – 64.8     | 41.8    | 0.05 ± 0.04 | 0.22 ± 0.19 |
| DR <sub>AJ</sub>           | -     | -            | 35.9    | 0.04 ± 0.06 | 0.16 ± 0.24 |
| CDR                        | 0.27  | 0.05 – 0.96  | 37.6    | 0.07 ± 0.05 | 0.29 ± 0.19 |
| AR (°)                     | 60.6  | 25 – 105     | 15.2    | 0.22 ± 0.06 | 0.62 ± 0.16 |
| NV (No.)                   | 8.7   | 5 – 15       | 16.5    | 0.14 ± 0.04 | 0.50 ± 0.15 |

DAP= diámetro a la altura del pecho (1.30 m); DR= diámetro de ramas; DR<sub>AJ</sub>= diámetro de ramas ajustado; CDR= Coeficiente del diámetro de ramas; AR= ángulo de ramas; NV= número de verticilos.

#### **2.3.4. Efecto de la remoción de familias interactivas sobre las correlaciones genéticas entre las características**

La estructura de las correlaciones genéticas de las características de crecimiento y ramificación en el análisis conjunto de los dos sitios (Cuadro 2.5) fue similar a la que se describió en el capítulo anterior para el sitio de Sierra Mojada (Cuadro 1.3). En general, las características de crecimiento presentan valores altos de correlaciones entre sí, y las de ramificación (CDR, AR y NV) presentan correlaciones genéticas favorables con las de crecimiento (Cuadro 2.5). Únicamente NR presenta correlaciones genéticas desfavorables con las características de crecimiento, con valores de  $r_g$  intermedios ( $0.51 \leq r_g \leq 0.60$ ), ya que al seleccionar los individuos con mayor productividad también se aumentaría el número de ramas. El

AR y NV se correlacionan positivamente entre si (Cuadro 2.5). DR también presenta correlaciones genéticas desfavorables con el crecimiento de los árboles, la que se debe más bien al efecto del tamaño de los árboles (individuos de mayor tamaño tienen ramas de mayor dimensión), ya que al utilizar el coeficiente de diámetro de rama (CDR), para ajustar por el diámetro del tronco, la correlación se vuelve negativa (Cuadro 2.5), indicando que las progenies con mayor crecimiento tienen, proporcionalmente a su tamaño, ramas más delgadas. La correlación genética entre AR y NV ( $r_g = 0.30$ ), aunque desfavorable a primera vista, no es significativa dado que el valor estimado es bajo y con un error estándar elevado.

La exclusión de cuatro de las familias más interactivas en volumen no afectó de manera importante la estructura general de correlaciones genéticas descrita en el párrafo anterior. Las principales modificaciones son un ligero aumento en las correlaciones genéticas de CDR con las otras variables y una ligera disminución en las de NR con las características de crecimiento y con NV (Cuadro 2.5).

**Cuadro 2.5.** Correlaciones genéticas ( $r_g \pm$  error estándar) entre las características de crecimiento y ramificación de todas las familias (arriba de la diagonal) y al excluir cuatro familias con alta IGA en volumen(debajo de la diagonal) en progenies de *Pinus patula* a los 7 años de edad en dos sitios de evaluación.

| Caracte-<br>rística | DAP        | Altura     | Volumen    | NR         | DR         | CDR        | AR         | NV         |
|---------------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|------------|
| DAP                 | --         | 0.98±0.02  | 0.96±0.03  | 0.51±0.26  | 0.42±0.29  | -0.74±0.18 | 0.25±0.24  | -0.31±0.38 |
| Altura              | 0.96±0.02  | --         | 1.03±0.02  | 0.59±0.23  | 0.45±0.28  | -0.60±0.26 | 0.39±0.22  | -0.36±0.36 |
| Volumen             | 0.97±0.02  | 1.02±0.01  | --         | 0.60±0.23  | 0.24±0.33  | -0.88±0.09 | 0.37±0.22  | -0.30±0.38 |
| NR                  | 0.32±0.63  | 0.41±0.59  | 0.43±0.37  | --         | 0.92±0.06  | -0.15±0.40 | 0.27±0.24  | -0.66±0.41 |
| DR                  | 0.45±0.34  | 0.46±0.34  | 0.29±0.39  | 1.08±0.07  | --         | -0.65±0.23 | -0.44±0.21 | -0.66±0.23 |
| CDR                 | -0.90±0.07 | -0.78±0.14 | -1.01±0.01 | -0.22±0.35 | -0.79±0.13 | --         | -0.43±0.21 | 0.08±0.42  |
| AR                  | 0.17±0.22  | 0.38±0.19  | 0.27±0.21  | 0.24±0.22  | -0.57±0.15 | -0.55±0.16 | --         | 0.30±0.38  |
| NV                  | -0.35±0.22 | -0.37±0.22 | -0.32±0.22 | -0.10±0.25 | -0.73±0.12 | 0.14±0.24  | 0.33±0.22  | --         |

DAP= diámetro a la altura del pecho (1.30 m); DR= diámetro de ramas; CDR= Coeficiente del diámetro de ramas; AR= ángulo de ramas; NV= número de verticilos.

Estos resultados muestran que es posible excluir algunas de las familias mas interactivas en crecimiento, con el propósito de aumentar la estabilidad en el desempeño de éstasy mantener un solo grupo de mejora genética para una región más amplia y diversa ambientalmente, que permita reducir los costos operativos del programa de mejoramiento genético sin que haya una repercusión negativa importante en la ganancia genética esperada en dichas características. Los datos del estudio muestran que la eliminación de las familias interactivas en crecimiento tampoco modifica de manera significativa la arquitectura genética de otras características correlacionadas, como es el caso de la ramificación de los árboles, por lo que no se debn esperar efectos colaterales negativos o inesperados sobre la respuesta a la selección de estas características al incorporarrse como criterios de selección en un programa operativo de mejora genética. En estudios previos se ha

encontrado que la exclusión de las familias más interactivas en crecimiento, para aumentar la estabilidad genética tiene generalmente efectos negativos sobre al respuesta a la selección (Carson, 1991; Wu y Mathenson, 2005; Gómez-Martínez, 2013). Sin embargo, en dichos estudios, dentro de las familias excluidas se encontraban algunas de las familias más productivas en uno o varios de los sitios de evaluación, lo que redujo el diferencial de selección.

## 2.4. CONCLUSIONES

Las características de crecimiento de los árboles presentaron niveles moderados a altos de interacción genótipo-ambiente (IGA); en cambio, las características de ramificación presentaron una estabilidad genética elevada en los dos sitios de evaluación, con excepción del diámetro de ramas que tuvo un comportamiento similar a las primeras. A pesar de la IGA en el crecimiento de los árboles, el control y la arquitectura genética de las características de crecimiento y ramificación en los dos sitios fue similar a lo encontrado previamente en los análisis separados de ambos sitios.

La exclusión del análisis de cuatro de las familias más interactivas en volumen, identificadas con dos métodos distintos, permitió reducir el nivel de IGA y aumentar ligeramente el control genético de las características de crecimiento, sin modificar la arquitectura genética de las características de ramificación, lo cual tiene efectos positivos importantes en un programa operativo de mejoramiento genético para aumentar la productividad y calidad de la madera en *Pinus patula*.

## CONCLUSIONES GENERALES

Los resultados del estudio muestran que las características de ramificación difieren en el nivel de variación fenotípica y grado de control genético, pero su comportamiento es estable en las dos edades evaluadas. El ángulo y diámetro de ramas ajustado y el número de verticilos son las características que por su heredabilidad tienen potencial para incorporarse en un programa de mejora genética. El número de ramas analizando un solo sitio no mostró variación genética, sin embargo, al analizar los datos de los dos sitios de manera conjunta a una misma edad, presenta un control genético moderado. La presencia de defectos en el tronco, en cambio, no mostró variación genética en el análisis de los sitios por separado o de manera conjunta, por lo que no son útiles como criterios de selección. Sin embargo, parece que las condiciones ambientales de crecimiento de los árboles influyen sobre la manifestación de los defectos en el tronco, ya que su presencia aumentó en el sitio de mayor productividad promedio.

Las características de crecimiento de los árboles presentaron niveles moderados a altos de interacción genotipo-ambiente (IGA). A pesar de la IGA en el crecimiento de los árboles, el control y la arquitectura genética de las características de crecimiento y ramificación en los dos sitios fue similar a lo encontrado en los análisis por separado de cada uno de los sitios.

Las características de ramificación presentaron una estructura de correlaciones genéticas y fenotípicas favorable o neutra entre sí y con las de crecimiento de los árboles, con una repetibilidad alta en las edades evaluadas, un control genético

mayor que las características de crecimiento y una nula IGA en los dos sitios de evaluación. Una excepción a este comportamiento fue el diámetro de ramas, que tuvo un comportamiento similar a las características de crecimiento, posiblemente porque también está muy relacionada con la tasa de crecimiento de los árboles. Estas condiciones de las características de ramificación favorecen su incorporación en el programa de mejora genética de la especie, ya que la selección de árboles más productivos tendría efectos positivos en las características de ramificación, al priorizar árboles con menor número de verticilos, ramas más delgadas y horizontales, lo cual repercute de manera favorable en madera de más calidad. Solo el número de ramas presenta una correlación desfavorable con el crecimiento de los árboles, al aumentar el número de ramas, pero la correlación es muy débil, por lo que el impacto en esta característica es bajo.

La exclusión del análisis de cuatro de las familias con mayor IGA en volumen, identificadas con dos métodos distintos, permitió reducir el nivel de IGA y aumentar ligeramente el control genético de las características de crecimiento, sin modificar la arquitectura genética de las características de ramificación. Utilizar esta opción tendría efectos positivos importantes en un programa operativo de mejoramiento genético para aumentar la productividad y calidad de la madera en *Pinus patula*, ya que permitiría seleccionar familias con un comportamiento más estable en un área geográfica y ambiental más amplia, aumentando el impacto del programa de mejoramiento genético en la región, sin aumentar los costos operativos del programa para mantener la población de mejora genética.

## LITERATURA CITADA

- Adams, G. W. and E. K. Morgenstern 1991. Multiple-trait selection in jack pine. Canadian Journal of Forest Research 21 (4): 439–445.
- Baltunis, B. S., W. J. Gapare and H. X. Wu. 2010. Genetic parameters and genotype by environment interaction in radiata pine for growth and wood quality traits in Australia. *Silvae Genetica* 59 (2-3): 113-124.
- Bannister, M. H. 1980. An early progeny trial in *Pinus radiata* 3. Characters affecting log quality. New Zealand Journal of Forestry Science 10 (2): 325-342.
- Barnes, R. D., L. J. Mullin and G. Battle. 1992. Genetic control of fifth year traits in *Pinus patula* Schiede and Deppe. *Silvae Genetica* 41: 242-248.
- Bradshaw, H. D. Jr. and S. H. Strauss. 2001. Breeding strategies for the 21st Century: domestication of poplar. In: Poplar Culture in North America. Part B, Chapter 14.
- Dickmann, D. I., J. G. Isebrands, J. E. Eckenwalder and J. Richardson (Eds.). NCR Research Press, National Research Council of Canada. Ottawa, Ontario. pp: 383-394.
- Carrillo-Anzures, F., M. Acosta-Mireles, G. Tenorio-Galindo y F. Becerra-Luna. 2004. Tabla de volumen para *Pinus patula* Schl. et Cham., en el estado de Hidalgo. Folleto Técnico No. 2. INIFAP-SAGARPA. 16 p.
- Carson, M. J. 1987. Improving log and wood quality: the role of the radiata pine improvement program. New Zealand Journal of Forestry 31 (4): 26-30.

- Carson, S. D. 1991. Genotype x environment interaction and optimal number of progeny test sites for improving *Pinus radiata* in New Zealand. *New Zealand Journal of Forestry Science* 21: 32-49.
- Castaños-Martínez, L. J. y S Castro-Zavala. 2014. Manejo forestal: Reserva Forestal Multifuncional "El Manantial" S.C. Conceptos, Conductas y Acciones. Comisión Nacional Forestal, Zapopan, Jalisco, México. 222 p.
- Constabel-Pfennings, A. 1994. Evaluación del largo de internudo para un programa de mejoramiento genético en *Pinus radiata* D. Don. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile. Chile. 72 p.
- Dickerson, G. E. 1969. Techniques for research in quantitative animal genetics. *In: Techniques and Procedures in Animal Science Research*. A B Chapman (Ed.). American Society of Animal Research Albany, New York. pp: 36-79.
- Doede, D. L. and W. T. Adams. 1998. Genetics of stem volume, stem form, and branch characteristics in sapling Noble Fir. *Silvae Genetica* 47: 177-183.
- Dvorak, W. S., G. R. Hodge, J. E. Kietzka, F. Malan, L. F. Osorio and T. K Stanger. 2000. *Pinus patula*. *In: The CAMCORE Cooperative. Conservation and Testing of Tropical and Subtropical Forest Tree Species*. College of Natural Resources, NCSU. Raleigh, NC, USA. pp: 149-173.
- Escobar-Sandoval, M. C. 2015. Variación genética en la calidad de madera y su relación con características del crecimiento en genotipos de *Pinus patula* Schiede ex Schltdl. et Cham. Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Texcoco Edo. de México. México. 87 p.

- Falconer, D. S. and T. F. C. Mackay. 1996. Introduction to Quantitative Genetics. Addison Wesley Longman Limited, Edinburgh. 484 p.
- Farfán-Vázquez, E. de G., J. Jasso-Mata, J. López-Upton, J. J. Vargas-Hernández y C. Ramírez-Herrera. 2002. Parámetros genéticos y eficiencia de la selección temprana en *Pinus ayacahuite* Ehren. var. *ayacahuite*. Revista Fitotecnia Mexicana 25 (3): 239-246.
- Farjon, A. 1996. Biodiversity of *Pinus* (*Pinaceae*) in Mexico: speciation and palaeo-endemism. Botanical Journal of the Linnean Society 121: 365-380.
- Farjon, A. 2001. World checklist and bibliography of conifers. Royal Botanic Gardens, Kew, UK. 309 p.
- Gómez-Cárdenas, M., J. J. Vargas-Hernández, J. Jasso-Mata, A. Velázquez-Martínez y C. Rodríguez-Franco. 1998. Patrón de crecimiento anual del brote terminal en arboles jóvenes de *Pinus patula*. Agrociencia 32: 357-364.
- Gómez-Martínez, P. 2013. Parámetros genéticos e interacción genotipo x ambiente en el crecimiento de progenies reintroducidas y nativas de *Pinus patula*. Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Texcoco Edo. de México. México. 54 p.
- Gómez-Martínez, P., J. López-Upton, J. J. Vargas-Hernández, C. Ramírez-Herrera y N. Gutiérrez-Rangel. 2016. Variation and genetic control of growth traits in reintroduced and native families of *Pinus patula* at two test sites. *Silvae Genetica* (enviado para su publicación).

- Gülcü, S. and S. Çelik. 2009. Genetic variation in *Pinus brutia* Ten. seed stands and seed orchards for growth, stem form and crown characteristics. African Journal of Biotechnology 8 (18): 4387-4394.
- Haapanen, M., P. Veiling and M. L. Annala. 1997. Progeny trial estimates of genetic parameters for growth and quality traits in Scots pine. Silva Fennica 31: 3-12.
- Hodge, G. R., P. W. Volker, B. M. Potts and J. U. Owen. 1996. A comparison of genetics information from open-pollinated and control-pollinated progeny tests in two eucalypt species. Theoretical and Applied Genetics 92: 53-63.
- Janson, Ā., I. Baumanis and M. Haapanen. 2009. Branch traits as selection criteria in Scots pine breeding in Latvia. LLU Raksti 23 (318): 45-56.
- Jayawickrama, K. J. S. 2001. Genetic parameter estimates for radiata pine in New Zealand and New South Wales: a synthesis of results. Silvae Genetica 50 (2): 45-53.
- Jayawickrama, K. J. S., C. J. A. Shelbourne and M. J. Carson. 1997. New Zealand's long internode breed of *Pinus radiata*. New Zealand Journal of Forestry Science 27 (2): 126-141.
- Johnson, G. R. and R. D. Burdon. 1990. Family-site interaction in *Pinus radiata*: implications for progeny testing strategy and regionalized breeding in New Zealand. Silvae Genetica 39 (2): 55-62.
- King, J. N., F. C. Yeh, J. C. Heaman and B. P. Dancik. 1992. Selection of crown form traits in controlled crosses of coastal Douglas-fir. Silvae Genetica 41 (6): 362-370.

- Knowles, R. and M. Kimberley. 1992. The effects of site stocking and genetics on second-log branching in *Pinus radiata*. Forest Research Institute. New Zealand Forest Service. 121 p.
- Kumar, S., K. J. S. Jayawickrama, J. Lee and M. Lausberg. 2002. Direct and indirect measures of stiffness and strength show high heritability in a wind-pollinated radiata pine progeny test in New Zealand. *Silvae Genetica* 51 (5–6): 256-261.
- Larocque, G. R. 2000. Performance of young jack pine trees originating from two different branch angle traits under different intensities of competition. *Annals of Forest Science* 57: 635–649.
- Littell, R. C., G. A. Milliken, W. W. Stroup and R. D. Wolfinger. 1996. SAS System for Mixed Models. SAS, Cary. NC. 633 p.
- Magnussen, S. and C. W. Yeatman. 1987. Early testing of jack pine. II. Variance and repeatability of stem and branch characters. *Canadian Journal of Forest Research* 17 (6): 460–465.
- Martínez, M. 1948. Los Pinos Mexicanos. 2<sup>a</sup> ed. México. Ed. Botas. 368 p.
- Matheson, A. C. and C. A. Raymond. 1984. The impact of genotype x environment interactions on Australian *Pinus radiata* breeding programs. *Australian Forest Research* 14: 11–25.
- Morales-González, E. 2012. Parámetros genéticos e interacción genotipo x ambiente en características de crecimiento en ensayo de progenies de *Pinus patula* Schiede ex Schltdl. et Cham. Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Texcoco Edo. de México. México. 60 p.

- Morales-González, E., J. López-Upton, J.J. Vargas-Hernández, C. Ramírez-Herrera y A. Gil-Muñoz. 2013. Parámetros genéticos de *Pinus patula* en un ensayo de progenies establecido en dos altitudes. *Revista Fitotecnia Mexicana* 36 (2): 155 –162.
- Perry, J. P. 2009. *The Pines of Mexico and Central America*. Timber Press, Oregon. 231 p.
- Pswarayi, I. Z., R. D. Barnes, J. S. Birks and P. J. Kanowski. 1997. Genotype-environment interaction in a population of *Pinus elliotii* Engelm. var. *elliottii*. *Silvae Genetica* 46: 35-40.
- Sáenz-Romero, C., H. Nienstaedt and J. J. Vargas-Hernández. 1994. Performance of *Pinus patula* genotypes selected in South Africa and growing in their native Mexican environment. *Silvae Genetica* 43: 73-81.
- Shelbourne, C. J. A. 1972. Genotype-environment interaction: its study and its implications in forest tree improvement. *In: Proceedings of the IUFRO Genetics-SABRAO Joint Symposium*. IUFRO-SABRAO (Eds.). Tokyo, Japan. pp: 1-28.
- Sorensen F. C. and T. L. White. 1988. Effect of natural inbreeding on variance structure in tests of wind-pollination Douglas-fir progenies. *Forest Science* 34: 102-118.
- Steel, R. G. D., J. H. Torrie and D. A. Dickey. 1997. *Principles and procedures of statistics, a biometrical approach*. Third ed. McGraw-Hill, Inc. New York. 666 p.

- Todoroki, C. L., G. G. West and R. L. Knowles. 2001. Sensitivity analysis of log and branch characteristics influencing sawn timber grade. *New Zealand Journal of Forestry Science* 31: 101-119.
- Tombleson, J. D., J. C. Grace and C. S. Inglis. 1990. Response of radiata pine branch characteristics to site and stocking. *FRI Bulletin* 151: 229-232.
- Tong, Q., I. Duchesne, D. Belley, M. Beaudoin and E. Swift. 2013. Characterization of knots in plantation white spruce. *Wood and Fiber Science* 45: 1-14.
- Valencia-Manzo, S. y J. J. Vargas-Hernández. 2001. Correlaciones genéticas y selección simultánea del crecimiento y densidad de la madera de *Pinus patula*. *Agrociencia* 35: 109-119.
- Vargas-Hernández, J. J., W. T. Adams and D. G. Joyce. 2003. Quantitative genetic structure of stem form and branching traits in Douglas-fir seedlings and implications for early selection. *Silvae Genetica* 52: 36-44.
- Velázquez-Martínez., A., G. Ángeles-Pérez, T. Llanderal-Ocampo, A. R. Román-Jiménez y V. J. Reyes-Hernández. 2004. Monografía de *Pinus patula*. SEMARNAT/CONAFOR. Colegio de Postgraduados. Zapopan, Jal. 425 p.
- Velling, P. and P. M. Tigerstedt. 1984. Harvest index in a progeny test of scots pine with reference to the model of selection. *Silva Fennica* 18: 21-32.
- Watt, M. S., J. A. Turner and E. G. Mason. 2000. Genetic influence on second-log branching in *Pinus radiata*. *New Zealand Journal of Forestry Science* 30 (3): 315-331.

- White, T. L., T. W. Adams and D. B. Neale. 2007. Forest Genetics. CAB International, Oxford. 682 p.
- White, T. L. and G. R. Hodge. 1989. Predicting breeding values with applications in forest tree improvement. Kluwer Academic Publishers. The Netherlands. 368 p.
- Wricke, G. 1962. Über eine methode zur erfassung der ökologischen streubreite in feldversuchen. Zeitung für Pflanzenzüchtung 47: 92–96.
- Wright, J. A., L. F. Osorio and W.S. Dvorak. 1995. Recent developments in a tree improvement program with *Pinus patula* in Colombia. Forest Ecology and Management 72: 229-234.
- Wu, H. X. and A. C. Matheson. 2005. Genotype by environment interactions in an Australia-wide radiata pine diallel mating experiment: implications for regionalized breeding. Forest Science 51: 29-40.
- Yamada, Y. 1962. Genotype by environment interaction and genetic correlation of the same trait under different environments. Japanese Journal of Genetics 37: 498-509.
- Zas, R., E. Merlo and J. Fernández-López. 2004. Genotype x environment interaction in maritime pine families in Galicia, Northwest Spain. Silvae Genetica 53 (4): 175-182.
- Zimmermann, M. H. and C. L. Brown. 1980. Trees. Structure and Function. USA. Springer. 336 p.
- Zobel, B. J. y J. Talbert. 1988. Técnicas de Mejoramiento Genético de Árboles Forestales. Limusa, México, D.F. 505 p.