



Repetibilidad de parámetros genéticos de las características de ramificación en progenies de *Pinus patula*

Repeatability of Genetic Parameters for Branching Traits in *Pinus patula* Progenies

César Virgilio Bustillos-Aguirre¹, J. Jesús Vargas-Hernández^{2*}, Javier López-Upton² y Gustavo Ramírez-Valverde³

¹ Universidad Tecnológica de la Tarahumara. Departamento Forestal. Cd. Guachochi, Chihuahua, México. cesar_pbr99@hotmail.com

² Colegio de Postgraduados. Postgrado en Ciencias Forestales. Montecillo, Texcoco, Estado de México, México. uptonj@colpos.mx

³ Colegio de Postgraduados. Postgrado en Socioeconomía y Estadística. Montecillo, Texcoco, Estado de México, México. gramirez@colpos.mx

*Autor de correspondencia. vargashj@colpos.mx

RESUMEN

La ramificación de los árboles tiene un impacto económico importante en las plantaciones forestales, ya que afecta 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 la repetibilidad de los parámetros genéticos de las características de ramificación en progenies de *Pinus patula* a 7 años y 10 años de edad, así como su relación genética con la tasa de crecimiento de los árboles. Las características de ramificación (número de verticilos, número, diámetro y ángulo de ramas, y presencia de defectos en la ramificación) y crecimiento (altura, diámetro y volumen del tronco) se evaluaron en 84 familias de polinización libre. Con estos datos se estimó la heredabilidad y las correlaciones genéticas, fenotípicas y edad-edad de las características. 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 de ramificación y crecimiento de los árboles 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 individual o entre familias para aumentar la productividad en esta población causaría mejoras en la ramificación (menor número de verticilos y ramas más delgadas, con ángulo mayor) y, por lo tanto, en la calidad de la madera.

PALABRAS CLAVE: ángulo de ramas, calidad de 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 repeatability of genetic parameters for branching traits in *Pinus patula* progenies at 7 years and 10 years of age, and their genetic relationship with growth rate of trees. Branching (number of whorls, branch number, diameter and angle, and branching defects) and growth (stem height, diameter and volume) traits were evaluated in 84 open-pollinated families. The data obtained was used to estimate heritability as well as genetic, phenotypic and age-age correlations of traits. 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 branching and growth 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 ($r \geq 0.86$). Individual or family selection to increase productivity in this population would also improve branching traits on trees (fewer whorls and thin branches with wider angle), and thus wood quality.

KEYWORDS: branch angle, wood quality, genetic correlation, branch size, heritability, selection response.

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, Ángeles-Pérez, Llanderal-Ocampo, Román-Jiménez y Reyes-Hernández, 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, Vargas-Hernández, Jasso-Mata, Velázquez-Martínez y Rodríguez-Franco, 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 (Tombleson, Grace e Inglis, 1990; Knowles y Kimberley, 1992; Zimmermann y Brown, 1980). Por ello, estas características son importantes para la industria forestal (Todoroki, West y Knowles, 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, Adams y Joyce, 2003). Los programas de mejora genética generalmente incluyen en sus objetivos las características asociadas con la calidad de la madera (Tong, Duchesne, Belley, Beaudoin y Swift, 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).

OBJETIVOS

La presente investigación tiene como propósito estimar la repetibilidad de los parámetros genéticos asociados con las características de ramificación a los 7 años y 10 años de edad en *Pinus patula*, y su relación genética con el crecimiento de los árboles. 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.

MATERIALES Y MÉTODOS

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 (19° 42' 46" N y 97° 59' 21" O, a una elevación de 2980 m, con exposición zenital). Los árboles se plantaron con un espaciamiento de 2.5 m x 2.5 m, en un diseño de bloques al azar, con 20 repeticiones y parcelas de un árbol por familia.



En el ensayo se incluyeron 84 familias de polinización libre de *Pinus patula*; sin embargo, debido a diferencias en el número de plantas disponibles en cada familia al momento de la plantación (por diferencias en germinación y supervivencia), algunas de las familias no están representadas en los últimos bloques, generando un diseño desbalanceado en el número de árboles por familia. 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.

Variables evaluadas

Los datos se obtuvieron de mediciones realizadas en diciembre de 2012 (siete 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 vivos del ensayo: altura total (H) con una garrocha graduada en cm, y diámetro a la altura del pecho (DAP) del tronco, medido a 1.30 m del suelo con una forcípula graduada en milímetros (ambos por arriba de la pendiente). Con estos datos se estimó el volumen del fuste (VOL, en dm^3) con la ecuación de Carrillo-Anzures, Acosta-Mireles, Tenorio-Galindo y Becerra-Luna (2004) para la especie [VOL = $e^{-9.7688} (\text{DAP}^2 * \text{H})^{0.9451}$]. En esta ecuación la altura está en metros y el DAP en centímetros.

También se contó el número de verticilos (NV) en los primeros 2.5 m del tronco, a partir de la base del árbol, como un indicador de la longitud promedio de verticilos, 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 (siete años de edad), DR y AR se midieron solo 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. Cada una de estas categorías se analizó por separado como variable binomial, lo que permitió obtener la proporción de árboles con fustes sin defectos, con ramas ramicórmicas y con fustes bifurcados por familia y en todo el ensayo.

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 método de máxima verosimilitud restringida o REML (Littell, Milliken, Stroup y Wolfinger, 1996). El modelo lineal empleado fue:

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

Donde:

Y_{ij} = valor observado de la j -ésima familia en el i -ésimo bloque

μ = media poblacional

B_i = efecto fijo del i -ésimo bloque ($i = 1, 2, \dots, 20$)

F_j = efecto aleatorio de la j -ésima familia ($j = 1, 2, \dots, 84$) $\sim \text{NID}(0, \sigma^2_f)$

e_{ij} = error aleatorio $\sim \text{NID}(0, \sigma^2_e)$.

Debido a que las dimensiones de las ramas están asociadas a las dimensiones del árbol, al estimar los componentes de varianza de DR se 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; los parámetros genéticos estimados fueron similares a los obtenidos con las variables originales, por lo que solo se presentan estos 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; para evitar sesgos en la estimación de los componentes de varianza, se excluyeron del análisis siete árboles considerados endogámicos, con una altura inferior a 3.75 m a los 10 años de edad.

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):

$$h^2_i = \frac{\sigma^2_A}{(\sigma^2_f + \sigma^2_e)}$$

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

Donde:

σ^2_Λ = varianza aditiva; σ^2_f = varianza de familias

σ^2_e = varianza del error

n = media armónica del número de árboles por familia, 8.7 para las dos edades

Para la estimación de la varianza genética aditiva (σ^2_Λ) 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):

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

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

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

Donde: $Cov_{f(x,y)}$ 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 las variables “x” e “y”.

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

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

Donde $\sigma^2_{(x+y)}$ 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(r_{g})) se calculó con la ecuación de Falconer y Mackay (1996):

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

Donde $r_{g(x,y)}^2$ es el cuadrado del coeficiente de correlación genética entre las variables “x” e “y”, $EE(h_{ix}^2)$ es el error estándar de la heredabilidad individual de “x”, $EE(h_{iy}^2)$ es el error estándar de la heredabilidad individual de “y”, h_{ix}^2 es la heredabilidad de “x”, y h_{iy}^2 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, Torrie y Dickey, 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.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

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 dm³ a los 7 años a 74.3 dm³ tres años después (Tabla 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 1000 árboles ha⁻¹, el volumen promedio alcanzado a los 10 años de edad equivale a una tasa de crecimiento promedio en volumen de 7.4 m³ ha⁻¹ año⁻¹. Sin embargo, en los últimos tres años la tasa de crecimiento promedio fue de 18.9 m³ ha⁻¹ año⁻¹, una productividad por arriba del promedio para la especie en bosques manejados de altitudes similares en la región (Castaños-Martínez y Castro-Zavala, 2014).

Las características de ramificación no se modificaron con la edad, excepto el número de ramas que se redujo ligeramente en



Tabla 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 7 años 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 ³)	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

la segunda medición (Tabla 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, Yeh, Heaman y Dancik, 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 *Pinus radiata* (Jayawickrama, Shelbourne y Carson, 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 siete 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 (Tabla 1). En *Pinus 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. Es posible que los defectos de la ramificación de los árboles progenitores seleccionados se expresen más claramente conforme aumenta la edad de las progenies; sin embargo, el aumento de árboles con defectos también puede deberse simplemente al efecto acumulado de las condiciones de crecimiento en el sitio con la edad de los árboles, sin ninguna implicación genética.

Control genético de las características de crecimiento y ramificación

Las características de crecimiento (DAP, altura y volumen) presentaron variación fenotípica elevada ($CV_p \geq 20\%$) y control

genético moderado tanto a nivel individual ($0.15 \leq h^2_i \leq 0.20$), como de las medias de familia ($0.31 \leq h^2_f \leq 0.38$) (Tabla 2), con valores similares o ligeramente superiores a los que se estimaron en edades menores en el mismo ensayo (Morales-González, López-Upton, Vargas-Hernández, Ramírez-Herrera y Gil-Muñoz, 2013). Las heredabilidades para estas características fueron muy estables y ligeramente más altas que las documentadas para varios ensayos de progenie de *Pinus radiata* de 8 años - 11 años de edad (Jayawickrama, 2001), en donde se encuentran valores de 0.06 a 0.19 utilizando un coeficiente de determinación genética de 4 para estimar la varianza aditiva a partir del componente de varianza de familias de polinización libre. Sin embargo, los valores estimados en el ensayo de *Pinus patula* son más bajos que los que se han encontrado en otras especies como *P. brutia* Ten. (Gülcü y Çelik, 2009), *P. ayacahuite* Ehren. var. *ayacahuite* (Farfán-Vázquez, Jasso-Mata, López-Upton, Vargas-Hernández y Ramírez-Herrera, 2002) y *Abies procera* Rehd. (Doede, 1993), en donde h^2_i para las características de crecimiento ha variado de 0.25 hasta 0.55.

El nivel de variación fenotípica y control genético de las características de ramificación difirió entre ellas, pero fue consistente en las dos edades (Tabla 2), excepto para NR que no mostró variación genética en la medición realizada a los 10 años,

debido quizás al efecto de la poda natural en los árboles que se mencionó anteriormente. 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 (Tabla 2). El control genético bajo de NR y DR coincide con los resultados obtenidos en *Pinus radiata* (Bannister, 1980), con valores de 0.12 a 0.15 (con un coeficiente de determinación genética de 3.5), *Abies procera* (Doede, 1993), con valores de 0.10 a 0.15, y *P. sylvestris* L. (Haapanen, Veiling y Annala, 1997; Janson, Baumanis y Haapanen, 2009), con valores de 0.06 a 0.15 en promedio de varios ensayos y usando un coeficiente de determinación genética de 4. 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.

El ángulo de ramas (AR) mostró una heredabilidad moderada, pero con valores menores a los que generalmente se

Tabla 2. Coeficiente de variación fenotípica (CV_p) 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 7 años y 10 años de edad.

Característica	7 años			10 años		
	CV_p (%)	h^2_i	h^2_f	CV_p (%)	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 _{AJ}	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_{AJ} = diámetro de ramas ajustado; AR = ángulo de ramas; NV = número de verticilos; RR = individuos con ramas ramicórmicas; AB = árboles con bifurcaciones.



han encontrado en otras especies de coníferas (Bannister, 1980; Adams y Morgensten, 1991; King *et al.*, 1992; Doede, 1993; Haapanen *et al.*, 1997), en donde los valores de h^2 varían de 0.27 a 0.73. 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 cruza controladas de *P. patula* se encontró una heredabilidad

de las medias de familia de 0.92 para esta característica (Barnes, Mullin y Battle, 1992).

La presencia de defectos en el tronco, incluyendo ramas ramicórmicas y bifurcaciones, mostró un coeficiente de variación fenotípica bajo y sin control genético (Tabla 2), que coincide con lo documentado para *P. radiata* (Jayawickrama, 2001), *Picea glauca* (Moench) Voss (Tong *et al.*, 2013) y *Abies procera* (Doede, 1993). En cambio, en *Pseudotsuga menziesii* estas características muestran un control genético más alto (Vargas-Hernández *et al.*, 2003).

Estructura genética de las características

Las características de crecimiento (DAP, altura y volumen) de *Pinus patula* presentaron correlaciones genéticas y fenotípicas altas entre sí en las dos edades (Tabla 3), coincidente con lo hallado en otros estudios de la especie (Valencia-Manzo y Vargas-Hernández, 2001; Morales-González *et al.*, 2013) y otras coníferas (Barnes *et al.*, 1992; Doede, 1993; 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 (Tabla 3). Por ejemplo, DR_{AJ} y NV mostraron una

Tabla 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 7 años y 10 años de edad.

Edad y características	DAP	Altura	Volumen	DR _{AJ}	AR	NV
7 años:						
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 _{AJ}	---	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	---
10 años:						
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 _{AJ}	---	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_{AJ} = 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 ($p=0.05$).

correlación débil y negativa con altura, DAP y 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, 1993), *Pinus banksiana* Lamb. (Adams y Morgensten, 1991; Larocque, 2000), *P. radiata* (Jayawickrama *et al.*, 1997; Jayawickrama, 2001; Kumar, Jayawickrama, Lee y Lausberg, 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 tanto estructuras genéticas favorables (Vargas-Hernández *et al.*, 2003) como desfavorables (King *et al.*, 1992) en estas características.

Con excepción de la correlación genética entre DR_{Aj} y AR a los siete años (Tabla 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, 1993), *Pinus sylvestris* (Velling y Tigerstedt, 1984; Haapanen *et al.*, 1997), *P. radiata* (Jayawickrama *et al.*, 1997), *Pseudotsuga menziesii* (Vargas-Hernández *et al.*, 2003) y *P. brutia* (Gülcü y Çelik, 2009). 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, Turner y Mason (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.

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 años 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 años 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; esto puede deberse al efecto del ajuste de la variable DR en la estimación de las covarianzas genéticas con las otras variables, ya que los valores de las correlaciones fenotípicas de las medias de familia (r_{pf}) entre estas características son similares en las dos edades.

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 (Tabla 4). En estudios anteriores con *Pinus patula* (Barnes *et al.*, 1992; Morales-González *et al.*, 2013), *P. ayacahuite* (Farfán-Vázquez *et al.*, 2002) y *Pseudotsuga menziesii* (Vargas-Hernández *et al.*, 2003) también se han encontrado correlaciones genéticas edad-edad elevadas.

CONCLUSIONES

Las características de ramificación difirieron en el nivel de variación fenotípica y grado de control genético, pero su comportamiento fue estable en las dos edades evaluadas. El ángulo y diámetro de ramas ajustado y el número de verticilos genética. El número de ramas y la presencia de defectos en el

Tabla 4. Correlaciones fenotípicas de las medias de familia (r_{pf}) y genéticas (r_g) entre las dos edades de medición (7 años y 10 años) para las características de crecimiento y ramificación en un ensayo de progenies de *Pinus patula*.

Correlación	DAP	Altura	Volumen	DR_{Aj}	AR	NV
r_{pf}	0.93	0.94	0.93	0.64	0.58	0.83
r_g	1.00 ± 0.0	0.99 ± 0.01	0.99 ± 0.02	0.83 ± 0.22	1.01 ± 0.01	1.10 ± 0.10

DAP = diámetro a la altura del pecho (1.30 m); DR_{Aj} = diámetro de ramas ajustado; AR = ángulo de ramas; NV = número de verticilos.



tronco, en cambio, no son útiles como criterios de selección, ya que no mostraron variación genética.

La estructura de correlaciones genéticas y fenotípicas y la repetibilidad elevada de las características de ramificación favorecen su incorporación en un programa de mejora genética de la especie. La selección de árboles más productivos tendría efectos positivos en la ramificación al producir árboles con menor número de verticilos y ramas más delgadas y horizontales, resultando en madera de más calidad.

RECONOCIMIENTOS

A los ingenieros 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 Conacyt y al Colegio de Postgraduados por brindar la oportunidad de realizar los estudios de postgrado del primer autor y por el apoyo económico para realizar esta investigación.

REFERENCES

- Adams, G. W., & Morgenstern, E. K. (1991). Multiple-trait selection in jack pine. *Canadian Journal of Forest Research*, 21(4), 439-445. doi: org/10.1139/x91-059
- Barnes, R. D., Mullin, L. J., & Battle, G. (1992). Genetic control of fifth year traits in *Pinus patula* Schiede and Deppe. *Silvae Genetica*, 41(4-5), 242-248.
- 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.
- Bradshaw, H. D. Jr., & Strauss, S. H. (2001). Breeding strategies for the 21st Century: domestication of poplar. En D. I. Dickmann, J. G. Isebrands, J. E. Eckenwalderand, & J. Richardson (Eds.), *Poplar Culture in North America* (pp. 383-394). Ottawa, Canadá: NCR Research Press, National Research Council of Canada.
- Carrillo-Anzures, F., Acosta-Mireles, M., Tenorio-Galindo, G., & Becerra-Luna, F. (2004). Tabla de volumen para *Pinus patula* Schl. et Cham., en el Estado de Hidalgo. Folleto Técnico No. 2. México: INIFAP-SAGARPA.
- Carson, M. J. (1987). Improving log and wood quality: the role of the radiata pine improvement programme. *New Zealand Journal of Forestry*, 31(4), 26-30.
- Castaños-Martínez, L. J., & Castro-Zavala, S. (2014). Manejo forestal: Reserva Forestal Multifuncional “El Manantial” S.C. Conceptos, Conductas y Acciones. Zapopan, México: Comisión Nacional Forestal.
- Constabel-Pfennings, A. (1994). *Evaluación del largo de internodo para un programa de mejoramiento genético en Pinus radiata D. Don*. Tesis de licenciatura no publicada, Universidad Austral de Chile, Chile.
- Dickerson, G. E. (1969). Techniques for research in quantitative animal genetics. En A. B. Chapman (Ed), *Techniques and Procedures in Animal Science Research* (pp. 36-79). Nueva York, Estados Unidos: American Society of Animal Research Albany.
- Doede, D. L. (1993). *Genetics of stem volume, stem form, and branch characteristics in sapling Noble Fir*. Tesis de maestría no publicada. Oregon State University, Estados Unidos.
- Dvorak, W. S., Hodge, G. R. Kietzka, J. E., Malan, F. Osorio, L. F., & Stanger, T. K. (2000). *Pinus patula*. En *The CAMCORE Cooperative. Conservation and Testing of Tropical & Subtropical Forest Tree Species* (pp. 149-173). Raleigh, NC, EUA: North Carolina State University, College of Natural Resources.
- Falconer, D. S., & Mackay, T. F. C. (1996). *Introduction to Quantitative Genetics*. Edimburgo, Escocia: Addison Wesley Longman Limited.
- Farfán-Vázquez, E. de G., Jasso-Mata, J., López-Upton, J., Vargas-Hernández, J. J., & Ramírez-Herrera, C. (2002). Parámetros genéticos y eficiencia de la selección temprana en *Pinus ayacahuite* Ehren. Var. *ayacahuite*. *Revista Fitotecnica Mexicana*, 25(3), 239-246.
- Farjon, A. (2001). *World Checklist and Bibliography of Conifers*. Inglaterra: Royal Botanic Gardens, Kew.
- Gómez-Cárdenas, M., Vargas-Hernández, J. J., Jasso-Mata, J., Velázquez-Martínez, A., & Rodríguez-Franco, C. (1998). Patrón de crecimiento anual del brote terminal en arboles jóvenes de *Pinus patula*. *Agrociencia*, 32, 357-364.
- Gülcü, S., & Çelik, S. (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., Veiling, P., & Annala, M. L. (1997). Progeny trial estimates of genetic parameters for growth and quality traits in Scots pine. *Silva Fennica*, 31(1), 3-12.
- Janson, Ā., Baumanis, I., & Haapanen, M. (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., Shelbourne, C. J. A., & Carson, M. J. (1997). New Zealand's long internode breed of *Pinus radiata*. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 27(2), 126-141.
- King, J. N., Yeh, F. C., Heaman, J. C., & Dancik, B. P. (1992). Selection of crown form traits in controlled crosses of coastal Douglas-fir. *Silvae Genetica*, 41(6), 362-370.
- Knowles, R. and Kimberley, M. (1992). *The Effects of Site Stocking and Genetics on Second-log Branching in Pinus radiata*. Nueva Zelanda: Forest Research Institute.
- Kumar, S., Jayawickrama, K. J. S., Lee, J., & Lausberg, M. (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., Milliken, G. A. Stroup, W. W., & Wolfinger, R. D. (1996). *SAS System for Mixed Models*. Cary, NC, EUA: SAS.
- Magnussen, S., & Yeatman, C. W. (1987). Early testing of jack pine. II. Variance and repeatability of stem and branch characters. *Canadian Journal of Forest Research*, 17(6), 460-465. doi: org/10.1139/x87-079
- Morales-González, E., López-Upton, J., Vargas-Hernández, J. J., Ramírez-Herrera, C., & Gil-Muñoz, A. (2013). Parámetros genéticos de *Pinus patula* en un ensayo de progenies establecido en dos altitudes. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 36(2), 155-162.
- Sorensen, F. C., & White, T. L. (1988). Effect of natural inbreeding on variance structure in tests of wind-pollination Douglas-fir progenies. *Forest Science*, 34(1), 102-118.
- Steel, R. G. D., Torrie, J. H., & Dickey, D. A. (1997). *Principles and Procedures of Statistics, a Biometrical Approach* (3a ed.). Nueva York, Estados Unidos: McGraw-Hill.
- Todoroki, C. L., West, G. G., & Knowles, R. L. (2001). Sensitivity analysis of log and branch characteristics influencing sawn timber grade. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 31(1), 101-119.
- Tomblason, J. D., Grace, J. C., & Inglis, C. S. (1990). Response of radiata pine branch characteristics to site and stocking. *FRI Bulletin*, 151, 229-232.
- Tong, Q., Duchesne, I., Belley, D., Beaudoin, M., & Swift, E. (2013). Characterization of knots in plantation white spruce. *Wood and Fiber Science*, 45(1), 1-14.
- Valencia-Manzo, S., & Vargas-Hernández, J. J. (2001). Correlaciones genéticas y selección simultánea del crecimiento y densidad de la madera de *Pinus patula*. *Agrociencia*, 35(1), 109-120.
- Vargas-Hernández, J. J., Adams, W. T., & Joyce, D. G. (2003). Quantitative genetic structure of stem form and branching traits in Douglas-fir seedlings and implications for early selection. *Silvae Genetica*, 52(1), 36-44.
- Velázquez-Martínez, A., Ángeles-Pérez, G., Llanderal-Ocampo, T., Román-Jiménez, A. R., & Reyes-Hernández, V. (2004). *Monografía de Pinus patula*. Zapopan, México: SEMARNAT/CONAFOR, Colegio de Postgraduados.
- Velling, P., & Tigerstedt, P. M. (1984). Harvest index in a progeny test of scots pine with reference to the model of selection. *Silva Fennica*, 18(1), 21-32.
- Watt, M. S., Turner, J. A., & Mason, E. G. (2000). Genetic influence on second-log branching in *Pinus radiata*. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 30(3), 315-331.
- White, T. L., & Hodge, G. R. (1989). *Predicting Breeding Values with Applications in Forest Tree Improvement*. Holanda: Kluwer Academic Publishers.
- Zimmermann, M. H., & Brown, C. L. (1980). *Trees. Structure and Function*. Estados Unidos: Springer.
- Zobel, B. J., & Talbert, J. (1988). *Técnicas de Mejoramiento Genético de Árboles Forestales*. Ciudad de México, México: Limusa.

Manuscrito recibido el: 1 de agosto de 2016

Aceptado el: 6 de septiembre de 2017

Publicado el: 9 de marzo de 2018

Este documento se debe citar como:

Bustillos-Aguirre, C. V., Vargas-Hernández, J. J., López-Upton, J., & Ramírez-Valverde, G. (2018). Repetibilidad de parámetros genéticos de las características de ramificación en progenies de *Pinus patula*. *Madera y Bosques*, 24(1), 2411131. doi: 10.21829/myb.2018.2411131



Madera y Bosques por Instituto de Ecología, A.C. se distribuye bajo una Licencia Creative Commons Atribución-NoComercial-CompartirIgual 4.0 Internacional.