



# Parámetros genéticos de calidad de madera, crecimiento y ramificación en *Pinus patula*

## Genetic parameters for wood quality, growth and branching traits in *Pinus patula*

Margarita Concepción Escobar-Sandoval<sup>1</sup>, J. Jesús Vargas-Hernández<sup>2\*</sup>, Javier López-Upton<sup>2</sup>, Saúl Espinosa-Zaragoza<sup>3</sup> y Amparo Borja-de la Rosa<sup>4</sup>

<sup>1</sup> Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. Unicach-Villacorzo. Facultad de Ingeniería. Villacorzo, Chiapas, México. macoesan@gmail.com

<sup>2</sup> Colegio de Postgraduados. Campus Montecillo. Postgrado en Ciencias Forestales. Montecillo, Estado de México, México. [vargashj@colpos.mx](mailto:vargashj@colpos.mx); [uptoni@colpos.mx](mailto:uptoni@colpos.mx)

<sup>3</sup> Universidad Autónoma de Chiapas. Facultad de Ciencias Agrícolas. Huehuetán, Chiapas, México. [saulezl@gmail.com](mailto:saulezl@gmail.com)

<sup>4</sup> Universidad Autónoma Chapingo. División de Ciencias Forestales. Chapingo, Estado de México, México. [aborja@correo.chapingo.mx](mailto:aborja@correo.chapingo.mx)

\* Autor de correspondencia. [vargashj@colpos.mx](mailto:vargashj@colpos.mx)

### RESUMEN

La determinación de parámetros genéticos en características de valor económico relacionadas con la productividad y calidad de la madera es importante para definir la estrategia más adecuada de mejora genética en especies forestales. En este trabajo se estimó la heredabilidad y las correlaciones genéticas y fenotípicas de características asociadas con la calidad de la madera (densidad de la madera, longitud de traqueidas), el crecimiento (altura total, diámetro normal y volumen del tronco) y la ramificación (número, diámetro y ángulo de ramas, y número de verticilos) en progenies de *Pinus patula* de ocho años de edad, obtenidas de polinización libre. Se encontró una variabilidad genética amplia en la mayoría de las características, pero el control genético fue de bajo a moderado en ellas ( $\leq 0.10 h^2 \leq 0.25$ ), excepto para longitud de traqueidas y número de ramas, en las que no se encontró una variación genética significativa ( $P > 0.05$ ). La estructura de correlaciones mostró una relación favorable en la mayoría de las características, con correlaciones genéticas que variaron de -0.23 a 0.98 y fenotípicas de 0.02 a 0.93. Los resultados muestran que es posible utilizar algunas características como criterios de selección de manera independiente o combinada para aumentar el crecimiento y calidad de la madera sin ocasionar efectos colaterales negativos en las otras características de importancia económica.

PALABRAS CLAVE: ángulo de ramas, correlación genética, densidad de la madera, heredabilidad, variación genética.

### ABSTRACT

Determining genetic parameters for economically important traits related with productivity and wood quality is required to establish the most appropriate breeding strategy in forest trees. In this study, the heritability and genetic and phenotypic correlations of traits related with wood quality (basic wood density and tracheid length), growth (total stem height, diameter and volume) and branching (branch number, diameter and angle, and number of whorls) were estimated in eight-years-old, open-pollinated progenies of *Pinus patula*. A broad genetic variation was found for most traits, but genetic control was low to moderate in them ( $\leq 0.10 h^2 \leq 0.25$ ), except for tracheid length and branch number, which did not show significant ( $P > 0.05$ ) genetic variation. The correlation structure showed a favorable relationship for most traits, with genetic correlations between -0.23 and 0.98 and phenotypic correlations between 0.02 and 0.93. Results suggest that it is possible to use some of these traits as selection criteria either independently or combined to increase growth and wood quality without causing negative collateral effects on the other economically important traits.

KEYWORDS: branch angle, genetic correlation, wood density, heritability, genetic variation.

### INTRODUCCIÓN

El principal objetivo económico de las plantaciones forestales maderables es aumentar la productividad y la calidad de la madera (Uusvaara, 1985). La tasa de crecimiento de los árboles influye sobre la productividad y la calidad de la madera, ya que afecta las dimensiones y calidad del arbolado y el proceso de formación de

madera (Zobel y Jett, 1995). Por ejemplo, la forma del fuste y las características de las ramas de los árboles, como el número, tamaño y ángulo de inserción tienen una gran repercusión económica en la productividad y en la calidad de la madera (Zobel y Talbert, 1984). El número, tamaño y ángulo de las ramas determinan el tamaño y arquitectura de la copa del árbol e

influyen sobre su capacidad de intercepción y uso de la luz (Velling y Tigerstedt, 1984); generalmente, los árboles dominantes y con mayor tasa de crecimiento tienen más ramas y de mayor tamaño (Uusvaara, 1974).

Al mismo tiempo, estas características de las ramas determinan el número y tamaño de los nudos en la madera, lo que influye fuertemente sobre su calidad y valor comercial (Tomblason, Grace e Inglis, 1990). Sin embargo, el tamaño de las ramas depende del crecimiento acumulado, por lo que la tasa de crecimiento del árbol influye en el tamaño de los nudos que se forman, afectando negativamente la calidad de la madera (Uusvaara, 1974).

Las características anatómicas y físicas de la madera también afectan la calidad de esta, ya que influyen en su integridad mecánica y determinan el funcionamiento de las estructuras y componentes derivados de ella (Bucur, 2011). La gravedad específica de la madera es la característica más importante que afecta su calidad en los productos de madera sólida y la calidad y cantidad de pulpa y papel (Zobel y Talbert, 1984). Es común que estas características presenten variación genética dentro de las poblaciones naturales, por lo que existe la posibilidad de manipularlas en programas de mejora (Xavier, Borges, Cruz y Cecon, 1997). Koch y Fins (2000) mencionan que la gravedad específica o densidad básica de la madera es un rasgo altamente heredable en la mayoría de las coníferas. Sin embargo, estas características también pueden ser afectadas por la tasa de crecimiento de los árboles, generando correlaciones negativas entre la productividad y la calidad de la madera (Cherry, Vikram, Briggs, Cress y Howe, 2008).

Debido a que tanto la productividad como la calidad de la madera contribuyen al valor agregado del producto final de las plantaciones forestales, en los programas de mejora genética de especies forestales interesa aumentar ambas (Zobel y Talbert, 1984). La posibilidad de mejorar los dos grupos de características depende en gran medida de la magnitud y estructura de sus parámetros genéticos, incluyendo el nivel de variación y control genético, y la estructura de las correlaciones genéticas y fenotípicas, entre ellas (White, Adams y Neale, 2007). Las características de crecimiento tienen un control genético variable, con heredabilidades bajas a moderadas en *Pinus patula* (Salaya-Domínguez, López-Upton y Vargas-Hernández, 2012) y

presentan una interacción genotipo x ambiente elevada (Barnes, Mullin y Battle, 1992; Morales-González, López-Upton, Vargas-Hernández, Ramírez-Herrera y Gil-Muñoz, 2013).

En cambio, la calidad de la madera, medida en términos de la densidad básica o gravedad específica, generalmente tiene un mayor control genético que las características de crecimiento (Valencia, Vargas, Molina y Jasso, 1996) y presenta menor interacción con el ambiente (Ignacio-Sánchez, Vargas-Hernández, López-Upton y Borja-de la Rosa, 2005), pero puede presentar correlaciones genéticas negativas con las características de crecimiento (Vargas-Hernández y Adams, 1991; Valencia-Manzo y Vargas-Hernández, 2001). Sin embargo, en el caso de *Pinus patula*, no existe suficiente información sobre las interrelaciones genéticas de las características de calidad de la madera con las de ramificación y crecimiento de los árboles.

## OBJETIVOS

El objetivo de este trabajo fue estimar el control genético de características que influyen en la calidad de la madera y la productividad en progenies de *Pinus patula* y las interrelaciones entre ellas, mediante la determinación de: a) la heredabilidad en sentido estricto de la densidad de la madera, longitud de traqueidas y características de ramificación y crecimiento en árboles procedentes de un ensayo de progenies a los ocho años de edad; y b) las correlaciones genéticas y fenotípicas entre ellas. La hipótesis fue que las características relacionadas con la calidad de la madera tienen un control genético elevado y una correlación genética negativa con las características de ramificación y crecimiento de los árboles.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Localización del ensayo de progenies

El estudio se realizó en un ensayo de progenies de ocho años de edad (establecido en junio de 2005) en el municipio de Aquixtla, Puebla, paraje de Chichicaxtla (19° 44' 10" N y 97° 58' 57" O), a una elevación de 2660 m snm y exposición N, en la Sierra Norte de Puebla. El ensayo incluyó 84 familias de polinización libre, a partir de semillas recolectadas de árboles seleccionados por sus características superiores en la zona aledaña al predio. La plantación se hizo con un espaciamiento de 2.5 m × 2.5 m, en un



diseño de bloques incompletos al azar, con 20 repeticiones y unidades experimentales de un árbol por familia.

### VARIABLES EVALUADAS

En enero de 2013 se midió la altura total (ALT), el diámetro del tronco (DN), el número de verticilos (NV) en 2.5 m de altura del árbol, así como el número (NR), diámetro (DR) y ángulo de ramas (AR) en el verticilo inmediato superior a 1.30 m de altura, en 932 árboles de 83 familias, debido a que una de las familias no sobrevivió hasta la edad de medición (promedio de 11 árboles por familia). El diámetro y ángulo de ramas se determinaron en la rama más gruesa del verticilo. La altura del árbol se midió con una garrocha graduada en centímetros, colocada desde la base del fuste y el diámetro del tronco se midió a 1.30 m del suelo (ambos por arriba de la pendiente) con una forcípula graduada en milímetros, en dirección perpendicular a la pendiente. Con los datos de altura y diámetro del tronco se estimó el volumen del fuste (VOL, en  $\text{dm}^3$ ) con la ecuación (Carrillo, Acosta, Tenorio y Becerra, 2004):  $\text{VOL} = e^{-9.7688} (\text{DAP}^2 * \text{ALT})^{0.9451}$  donde: ALT = altura total del árbol (m); DAP = diámetro a 1.30 m (cm) y  $e =$  función exponencial.

Para evaluar las características de madera se tomaron muestras en septiembre-octubre 2013, de lado a lado del tronco en dirección norte-sur, con un taladro de Pressler de 5 mm de diámetro interno, a una altura de 50 cm del suelo. En las muestras se determinó la densidad básica ( $\text{g cm}^{-3}$ ) y la longitud de traqueidas (mm). En el primer caso se utilizó el método tradicional ( $D_1$ ) y el método del máximo contenido de humedad ( $D_2$ ), con las formulas descritas por Valencia y Vargas (1997). Con el primer método se usó una muestra de 932 árboles de 83 familias (promedio de 11 árboles por familia) y en el segundo una muestra de 637 árboles de 80 familias (promedio de siete individuos por familia). Las muestras de madera permanecieron varios días en un recipiente con agua hasta su saturación (peso constante). Para obtener el volumen en verde se colocó un recipiente con agua sobre una balanza analítica y se introdujo cada muestra sin tocar las paredes ni el fondo (el peso del agua desplazada equivale al volumen en verde de la muestra). Luego, se eliminó el exceso de agua de la muestra y se obtuvo el peso

saturado. Después, las muestras se secaron a  $105^\circ\text{C} - 110^\circ\text{C}$  por 24 h, para obtener el peso anhidro.

La longitud de traqueidas se determinó en la sección de madera tardía del último anillo de crecimiento, en el extremo sur de la muestra de madera en 496 árboles de 79 familias (promedio de seis árboles por familia). Cada sección se disoció con ácido acético y peróxido de hidrogeno 50% a  $70^\circ\text{C} \pm 2^\circ\text{C}$  por 24 horas. Después, las fibras se lavaron con agua destilada se tiñeron con pardo de Bismarck, y se montaron en porta-objetos (Stener y Hedenberg, 2003). Las fibras se midieron en un microscopio con pantalla y cámara de amplificación, con una escala micrométrica del software "LAS EZ" v. 2010 y 2012 (Leica Microsystems Inc.), en una muestra de cinco fibras por montaje. La medición se realizó en traqueidas completas claramente visibles.

### ANÁLISIS DE LOS DATOS

El análisis de varianza de los datos se hizo con el modelo lineal mixto:

$$Y_{ij} = \mu + B_i + F_j + \epsilon_{ij} \quad (1)$$

Donde:

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

$\mu$  = media poblacional

$B_i$  = efecto fijo del  $i$ -ésimo bloque

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

$\epsilon_{ij}$  = error experimental  $\sim \text{NID}(0, \sigma^2_e)$ ;  $i = 1, 2, \dots, 20$ ;  $j = 1, \dots, 83$

Los análisis estadísticos se hicieron con el paquete SAS 9.1 (SAS, 2004). Se estimaron los componentes de varianza y covarianza con el procedimiento MIXED usando el método REML, que es considerado el más adecuado cuando existe desbalance en los datos (SAS, 2004). El control genético de cada variable se evaluó al estimar la heredabilidad individual ( $h^2_i$ ) y de las medias de familia ( $h^2_f$ ), con las ecuaciones descritas por Falconer y Mackay (1996):

$$h^2_i = \sigma^2_A / (\sigma^2_A + \sigma^2_e) \quad (2)$$

$$h^2_f = (\sigma^2_f) / \sigma^2_{pf} \quad (3)$$

Donde:

$\sigma^2_A$  = varianza aditiva

$\sigma^2_f$  = varianza de familias

$\sigma^2_e$  = varianza del error

$\sigma^2_{pf}$  = varianza fenotípica de las medias de familia [=  $\sigma^2_f + (\sigma^2_e/n)$ ]

$n$  = media armónica del número de árboles por familia

La varianza genética aditiva ( $\sigma^2_A$ ) se calculó como tres veces la varianza de familias con el supuesto de que las familias de polinización libre representan una mezcla de medios hermanos y hermanos completos. El error estándar de  $h^2_i$  [EE( $h^2_i$ )] y de  $h^2_f$  [EE( $h^2_f$ )], y el coeficiente de variación genética ( $CV_g$ ) se estimaron con las ecuaciones:

$$EE(h^2_i) = \frac{\sqrt{(3)^2 \text{Var}(\sigma^2_f)}}{(\sigma^2_f + \sigma^2_e)^2} \quad (4)$$

$$EE(h^2_f) = \frac{\sqrt{\text{Var}(\sigma^2_f)}}{(\sigma^2_{pf})^2} \quad (5)$$

$$CV_g = (\sigma_A/x)(100) \quad (6)$$

Las correlaciones fenotípicas se estimaron con el coeficiente de correlación de Pearson y las correlaciones genéticas entre variables se estimaron mediante la fórmula de Falconer y Mackay (1996):

$$r_{g(x,y)} = \frac{\text{Cov}_{f(x,y)}}{\sqrt{\sigma^2_{f(x)} \sigma^2_{f(y)}}} \quad (7)$$

Donde:

$\text{Cov}_{f(x,y)}$  = covarianza de familias entre la variable “x” y la variable “y”, evaluadas en un mismo árbol

$\sigma^2_{f(x)}$ ;  $\sigma^2_{f(y)}$  = varianzas de familias para las variables “x” e “y”,

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

$$\text{Cov}_{f(x,y)} = \frac{\sigma^2_{f(x+y)} - (\sigma^2_{f(x)} + \sigma^2_{f(y)})}{2} \quad (8)$$

Donde  $\sigma^2_{f(x+y)}$  es la varianza de familias para la variable obtenida de la suma de las dos variables involucradas (x + y). Asimismo, el error estándar de las correlaciones genéticas se calculó con la ecuación de Falconer y Mackay (1996):

$$EE(r_g) = 1 - r_g^2 \frac{\sqrt{EE(h^2_x)EE(h^2_y)}}{2h^2_x h^2_y} \quad (9)$$

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### Características de la madera

El valor promedio de la densidad de madera estimado por el método tradicional ( $0.34 \text{ g cm}^{-3}$ ) fue menor que el estimado por el método del máximo contenido de humedad (Tabla 1). La diferencia entre las dos estimaciones se puede deber a que al estimar  $D_1$  en muestras pequeñas se tiende a sobreestimar el volumen, situación que no ocurre al estimar  $D_2$ , en donde solo se requiere el peso saturado. A pesar de las diferencias en los valores estimados con los dos métodos, la varianza y desviación estándar fueron similares para ambos y con una alta correlación tanto fenotípica como genética entre ellos ( $r_p = 0.89$ ;  $r_g = 0.96$ ), por lo que cualquiera de ellos es útil para estimar la densidad básica de la madera.

TABLA 1. Valores promedio y extremos, coeficiente de variación genética ( $CV_G$ ), y heredabilidad individual ( $h^2_i$ ) y de las medias de familia ( $h^2_f$ ), con sus respectivos errores estándar para las características de la madera en un ensayo de progenies de *Pinus patula* de ocho años de edad.

Variable	media	mínimo	máximo	$CV_G(\%)$	$h^2_i \pm e.e.$	$h^2_f \pm e.e.$
$D_1$ ( $\text{g cm}^{-3}$ )	0.34	0.16	0.46	4.47	$0.25 \pm 0.08$	$0.46 \pm 0.15$
$D_2$ ( $\text{g cm}^{-3}$ )	0.37	0.21	0.49	3.98	$0.20 \pm 0.09$	$0.33 \pm 0.15$
$L_T$ (mm)	3.21	1.87	4.27	1.33	$0.04 \pm 0.09$	$0.07 \pm 0.15$

$D_1$  = Densidad básica por el método tradicional;  $D_2$  = Densidad básica por el método del máximo contenido de humedad;  $L_T$  = Longitud de traqueidas



La densidad de madera promedio estimada con ambos métodos es menor que la que se ha encontrado en la especie, aunque las diferencias pueden deberse a la edad de los árboles, condiciones del sitio u otros factores relacionados con la tasa de crecimiento de los árboles. Por ejemplo, Muneri y Balodis (1998) obtuvieron valores promedio de densidad básica de  $0.56 \text{ g cm}^{-3}$  y  $0.54 \text{ g cm}^{-3}$  en dos sitios a los 25 años de edad, mientras que a los 14 años fueron  $0.48 \text{ g cm}^{-3}$  y  $0.49 \text{ g cm}^{-3}$ . Palmer, Ganguli y Gibbs (1984) en un estudio similar obtuvieron valores de densidad básica promedio de  $0.40 \text{ g cm}^{-3}$  en individuos de 14 años.

Valencia *et al.* (1996) y Meza, Vargas, López, Vaquera y Borja (2005) encontraron valores promedio de densidad de madera de  $0.34 \text{ g cm}^{-3}$  y  $0.44 \text{ g cm}^{-3}$ , a los 6 años y 16 años de edad, respectivamente, en un ensayo de progenies de *Pinus patula*. El valor obtenido por Valencia *et al.* (1996) es similar al encontrado en este estudio en árboles juveniles. Meza *et al.* (2005) señalan que *Pinus patula* presenta un patrón radial de aumento gradual en la densidad de la madera en los primeros 15 años - 20 años de edad, por lo que es común encontrar diferencias amplias en edades juveniles. En madera aserrada de plantaciones de *Pinus patula* de 16 años a 20 años se encontró un valor promedio de  $0.43 \text{ g cm}^{-3}$  con valores extremos de  $0.33 \text{ g cm}^{-3}$  a  $0.64 \text{ g cm}^{-3}$  (Dowse y Wessels, 2013).

La longitud promedio de traqueidas fue 3.21 mm (Tabla 1), similar al valor observado en árboles jóvenes de *P. patula* (Meza *et al.*, 2005; Plooy y Venter, 1981). Ringo (1985) encontró un valor promedio de 3.08 mm en árboles de 27 años de edad y Chikamai (1987) de 3.71 mm en individuos de 18 años de la misma especie. Muneri y Balodis (1998) indicaron valores promedio de 3.48 mm y 3.07 mm, en dos sitios distintos, a los 14 años de edad y de 3.55 mm y 3.84 mm a los 25 años. Clark y Saucier (1989) mencionan que en algunas especies leñosas las traqueidas tienden a estabilizar su tamaño conforme avanza la edad del árbol, debido a que las divisiones periclinales y anticlinales del cambium llegan a un límite al alcanzar la madurez fisiológica. En nuestro estudio, la muestra de madera se tomó de la parte exterior del último anillo de crecimiento, que corresponde a la sección de madera tardía de ese año de crecimiento y generalmente las traqueidas en esta zona son más largas que en la madera temprana.

La densidad básica de madera presentó un control genético mayor que la longitud de traqueidas (Tabla 1). La heredabilidad estimada para  $D_1$  fue ligeramente mayor que para  $D_2$ , lo cual puede deberse a las diferencias en el tamaño de muestra utilizado con cada método, como lo sugiere White *et al.* (2007), ya que el número de árboles por familia tiene un efecto importante en la estimación de los parámetros genéticos, en particular de  $h^2$ , ya que se aumenta la precisión en la estimación del valor promedio de las familias. Cuando se utilizó el mismo número de muestras ( $n = 637$ ) para estimar el control genético de  $D_1$  el valor de  $h^2$  (0.22) fue similar al de  $D_2$ . Por lo tanto, si se considera el tiempo de procesamiento de las muestras y la precisión en la estimación de la densidad, el método del máximo contenido de humedad podría ser más apropiado.

De cualquier manera, el control genético encontrado en este trabajo es más bajo que el que se ha señalado para esta característica en estudios previos de la misma especie (Barnes, Birks, Battle y Mullin, 1994; Birks y Barnes, 1991; Nel, 2013; Valencia *et al.*, 1996) y en otras especies de coníferas como *Pinus radiata* (Nicholls, Morris y Pederick, 1980), *Pinus pinaster* Ait. (Louzada, 2003) y *Pseudotsuga menziesii* (Vargas-Hernández y Adams, 1991). Sin embargo, Stanger (2003) encontró una heredabilidad similar a la de este estudio en la densidad de la madera de árboles jóvenes de *Pinus patula* establecidos en Sudáfrica, y Payn (2001) señala que la heredabilidad de la densidad de la madera en árboles de ocho años de edad varió de 0.17 a 0.53 en diferentes sitios de evaluación.

El control genético estimado para la longitud de traqueidas fue muy bajo y no diferente de cero, en comparación con los valores hallados en otras especies, como *Picea glauca* (Moench) Voss ((Ivkovich, Namkoong y Koshy, 2002) y *Picea abies* (L.) H. Karst. (Hannrup *et al.*, 2004). En *Pinus* generalmente se asume que la longitud de traqueidas presenta un control genético moderado (entre 0.20 y 0.40); sin embargo, Barnes *et al.* (1994) y Nel (2013) concluyeron que en *P. patula* la longitud de traqueidas presenta un control genético bajo, y en el estudio realizado por Stanger (2003) la heredabilidad para esta característica no fue diferente de cero, lo que se atribuyó a la amplia variación existente dentro de las familias de polinización libre.

En este contexto, es posible que la baja heredabilidad estimada para longitud de traqueidas en nuestro estudio se deba al número reducido de muestras utilizado por familia (3 a 15, con una media armónica de 5.4 por familia), a la época del año en que se tomaron las muestras, o a la zona del anillo de crecimiento donde se midieron las traqueidas. *P. patula* tiene varios flujos de crecimiento en el año y las muestras se tomaron antes de terminar el periodo de formación de madera de ese año, por lo que el anillo de crecimiento muestreado no estaba completamente formado. Además, las traqueidas se tomaron de la parte externa de la muestra de madera (formada más recientemente), y es posible que en ese momento los árboles se encontraran en diferente etapa de transición de madera temprana a tardía, lo que aumentó el error de muestreo en la medición e introdujo variación ambiental adicional. Para reducir el efecto potencial de estos factores se sugiere realizar el muestreo después de finalizar el periodo estacional de crecimiento o evaluar esta característica en un anillo de crecimiento formado en un año previo.

### Características de crecimiento y ramificación

En todas las variables de crecimiento y ramificación se encontró variación fenotípica amplia (Tabla 2). Los valores promedio para las variables de crecimiento de los árboles fueron de 6.8 m para altura, 10.2 cm para diámetro normal, 34.4 dm<sup>3</sup> para volumen, con un promedio de 8 verticilos por individuo, 5 ramas en el verticilo a 1.30 m de altura, con 23.9 mm de diámetro y 61.1 grados en el ángulo de inserción de la rama más gruesa en dicho

verticilo. Morales-González *et al.* (2013) presentaron valores promedio de 3.85 m de altura, 4.5 cm de diámetro y 4.43 dm<sup>3</sup> de volumen del fuste para el mismo ensayo a los cinco años de edad, lo cual muestra que los árboles han aumentado su tasa de crecimiento en los últimos años.

Todas las características de crecimiento y ramificación mostraron valores de heredabilidad de bajos a moderados ( $0.03 \leq h^2_i \leq 0.24$ , Tabla 2). Las heredabilidades más altas, a nivel individual y de las medias de familia, se presentaron en el ángulo de rama, volumen, altura, número de verticilos y diámetro normal con valores de  $h^2_i$  mayores de 0.15. En cambio, el número y diámetro de las ramas presentaron valores bajos de heredabilidad, lo que indica un mayor efecto ambiental en estas características.

La heredabilidad estimada para las características de crecimiento es similar o ligeramente superior a la que se ha encontrado en estudios previos con la especie en la región. Morales-González *et al.* (2013) mencionan una  $h^2_i$  de 0.12 a 0.18 para estas características a los 4 años y 5 años de edad, y Valencia *et al.* (1996) indican valores entre 0.09 y 0.15 en otro ensayo a los 6 años de edad. Salaya-Domínguez *et al.* (2012) estimaron valores entre 0.13 y 0.22 a los 5 años de edad y entre 0.17 y 0.24 a los 6 años. En cambio, en un ensayo de 8 años de edad en Kenya, Kariuki (1998) encontró valores de  $h^2_f$  entre 0.61 y 0.70. Ladrach y Lambeth (1991) citan valores entre 0.31 y 0.59 para  $h^2_i$  y entre 0.71 y 0.84 para  $h^2_f$  en *Pinus patula* de 7 años de edad, en Colombia.

TABLA 2. Valores promedio y extremos, coeficiente de variación genética ( $CV_G$ ), y heredabilidad individual ( $h^2_i$ ) y de las medias de familia ( $h^2_f$ ), con sus respectivos errores estándar para las características de crecimiento y ramificación en un ensayo de progenies de *Pinus patula* de ocho años de edad.

Variable	media	mínimo	máximo	$CV_G(\%)$	$h^2_i \pm e.e.$	$h^2_f \pm e.e.$
ALT (m)	6.8	3.2	14.1	11.54	0.21 ± 0.07	0.42 ± 0.14
DN (cm)	10.3	1.6	20.8	12.92	0.16 ± 0.06	0.35 ± 0.14
VOL (dm <sup>3</sup> )	34.4	1.2	171.9	38.78	0.22 ± 0.07	0.43 ± 0.14
NV (No.)	8.0	5.0	14.0	7.06	0.17 ± 0.07	0.36 ± 0.14
NR (No.)	5.0	1.0	10.0	2.97	0.03 ± 0.05	0.08 ± 0.13
DR (mm)	23.9	5.0	73.0	14.03	0.08 ± 0.05	0.22 ± 0.13
AR (grados)	61.1	25.0	90.0	7.56	0.24 ± 0.08	0.45 ± 0.15

ALT = Altura; DN = Diámetro normal 1.30 m; VOL = Volumen; NV = Número de verticilos; NR = Número de ramas; DR = Diámetro de ramas; AR = Ángulo de ramas.



En el caso de las variables de ramificación existe menos información publicada, pero en general los valores son menores que los que se han registrado para otras especies. Haapanen y Pöykkö (1993) señalan una  $h^2$  de 0.21 para diámetro de ramas en *P. sylvestris* y Haapanen, Velling y Annala (1997) menciona valores de 0.14 para diámetro de ramas y de 0.27 para ángulo de ramas en la misma especie en Finlandia. En *P. radiata* se estimaron valores de 0.17 a 0.20 y 0.20 a 0.23 para estas mismas características en árboles jóvenes de 5 años a 8 años de edad (Burdon, Bannister y Low, 1992a; Cotterill y Zed, 1980). Jansons, Baumanis y Haapanen (2009) encontraron una  $h^2$  de 0.07 para el número de ramas por verticilo, y de 0.15 para diámetro de ramas en progenies de *P. sylvestris*. Sin embargo, en un estudio más reciente, que incluyó la evaluación de ocho ensayos de progenie de *Pinus radiata* (Baltunis, Gapare y Wu, 2010), se encontró que el ángulo de ramas presentó una  $h^2$  promedio mayor que el tamaño de ramas (0.20 vs. 0.04), valores similares a los de *Pinus patula*.

### Correlaciones entre la densidad de la madera, crecimiento y ramificación

La mayoría de las correlaciones genéticas y fenotípicas encontradas entre las características (Tabla 3) fueron favorables desde el punto de vista de selección y mejoramiento genético. Por

ejemplo, la densidad de la madera mostró una correlación genética positiva ( $0.40 \leq r_g \leq 0.56$ ) con las características de crecimiento y negativa ( $-0.23 \leq r_g \leq -0.09$ ), aunque débil, con las características de ramificación, lo que indica que es posible aumentar la productividad sin que se tenga un efecto negativo sobre la calidad de la madera y la calidad del fuste, o viceversa. La correlación positiva entre la densidad de la madera y el crecimiento de los árboles es un tanto inesperada, ya que en las especies de *Pinus* es común encontrar una correlación negativa entre estas características, como se ha mostrado en *Pinus banksiana* (Park, Simpson, Fowler y Morgenstern, 1989), *P. radiata* (Baltunis *et al.*, 2010; Cown, Young y Burdon, 1992; Kumar, Burdon y Stovold, 2007), *P. sylvestris* (Haapanen *et al.*, 1997), *P. taeda* (Atwood, White y Huber, 2002) e, incluso, *P. patula* (Barnes *et al.*, 1994; Nel, 2013; Stanger, 2003; Valencia-Manzo y Vargas-Hernández, 2001). Sin embargo, las correlaciones genéticas entre estas características pueden variar ampliamente entre y dentro de especies en función de diferentes factores (Zobel y Van Buijtenen, 1989). En una revisión realizada en *Pinus radiata*, el valor de las correlaciones genéticas entre densidad de la madera y crecimiento en diámetro (o anchura del anillo de crecimiento) registradas en 13 estudios distintos varió de 0.60 a -1.08, con una media de -0.51 (Wu *et al.*, 2008).

TABLA 3. Correlaciones genéticas (arriba de la diagonal) con sus errores estándar y correlaciones fenotípicas (debajo de la diagonal) entre las características de densidad de madera, crecimiento y ramificación de los árboles en un ensayo de progenies de *Pinus patula* de ocho años de edad.

Variable	$D_2$	$A_{LT}$	$D_N$	$V_{OL}$	$N_V$	$D_R$	$A_R$
$D_2$		0.56 ±0.19	0.40 ±0.26	0.49 ±0.21	-0.10 ±0.30	-0.23 ±0.36	-0.09 ±0.27
$A_{LT}$	0.32		0.88 ±0.06	0.93 ±0.03	-0.47 ±0.21	-0.01 ±0.73	0.43 ±0.19
$D_N$	0.28	0.77		0.98 ±0.01	-0.59 ±0.18	0.34 ±0.31	0.24 ±0.34
$V_{OL}$	0.30	0.88	0.93		-0.53 ±0.26	0.27 ±0.42	0.22 ±0.31
$N_V$	-0.07	-0.25	-0.25	-0.24		-0.66 ±0.28	0.15 ±0.34
$D_R$	0.02	0.12	0.39	0.27	-0.23		-0.33 ±0.40
$A_R$	0.07	0.07	0.04	0.06	0.07	-0.33	

$D_2$  = Densidad por máximo contenido de humedad;  $A_{LT}$  = Altura;  $D_N$  = Diámetro normal;  $V_{OL}$  = Volumen;  $N_V$  = Número de verticilos;  $D_R$  = Diámetro de ramas;  $A_R$  = Ángulo de ramas.

Aunque es común que fenotípicamente los individuos con mayor tasa de crecimiento tengan una madera menos densa, el efecto puede deberse a factores ambientales y no genéticos. Dado que la densidad de la madera depende en gran medida de la proporción de madera temprana y madera tardía formada en cada anillo de crecimiento, si los individuos con mayor tasa de crecimiento lo hacen aumentando el periodo de formación de madera tardía, entonces también pueden tener una mayor densidad de madera. De cualquier manera, la correlación genética positiva encontrada entre la densidad de la madera y las características de crecimiento tiene implicaciones importantes para el programa de mejora genética que se ha iniciado en esta población de *Pinus patula*, ya que muestra que es posible aumentar su productividad y al mismo tiempo obtener una respuesta correlacionada favorable en la calidad de la madera, o diseñar una estrategia de selección simultánea para mejorar en forma conjunta ambas características.

Las características de crecimiento (altura, diámetro y volumen) mostraron correlaciones genéticas elevadas entre ellas ( $r_g \geq 0.88$ ), aspecto común dado la interrelación que tienen con la velocidad de crecimiento de los árboles. Estas características también mostraron una correlación negativa con el número de verticilos ( $-59 \leq r_g \leq -47$ ) y positiva, aunque moderada, con el ángulo de ramas ( $0.22 \leq r_g \leq 0.43$ ), lo que implica que los genotipos de mayor productividad son propensos a tener un tronco con interverticilos más largos y ramas más horizontales; es decir, con mayor calidad de fuste. Las únicas correlaciones desfavorables fueron las encontradas entre el crecimiento y el diámetro de ramas ( $-0.01 \leq r_g \leq 0.34$ ), ya que implica que los árboles más productivos tienden a tener ramas de mayor tamaño. Sin embargo, la correlación fue baja y además incluye el efecto del tamaño del árbol (los árboles más grandes tienen ramas más gruesas, simplemente por su tamaño).

La estructura genética encontrada entre las características de crecimiento y ramificación es similar a la que se ha señalado en otras especies de *Pinus* (Burdon, Bannister y Low, 1992b; Haapanen y Pöykkö, 1993; Jayawickrama, 2001; Wu *et al.*, 2008). En *P. sylvestris*, diferentes estudios (Haapanen *et al.*, 1997; Jansons *et al.*, 2009; Velling y Tigerstedt, 1984) han mencionado correlaciones positivas entre las características de crecimiento y las de ramificación. Por ejemplo, Jansons *et al.* (2009) encontró correlaciones genéticas y fenotípicas positivas del diámetro

promedio de ramas con las características de crecimiento, aunque los valores fueron más elevados ( $0.53 \leq r_g \leq 0.94$ ) que los encontrados en *P. patula*. Sin embargo, cuando el diámetro de las ramas se expresó en términos relativos, como proporción de la altura o diámetro del tronco, la correlación se volvió negativa, indicando que los árboles de mayor tamaño (*i.e.*, mayor tasa de crecimiento) produjeron ramas de menor tamaño relativo (Jansons *et al.*, 2009).

Estos resultados indican que, a pesar de la correlación positiva entre el tamaño de las ramas y el crecimiento de los árboles, la estructura de las correlaciones genéticas encontradas en esta población de *Pinus patula* es favorable para el avance del programa de mejora genética en la especie. Al seleccionar los individuos con mayor productividad (en términos de crecimiento y producción de madera) también se tendría un efecto positivo en la calidad de la madera, al aumentar la densidad básica de la madera y el ángulo de ramas, de manera similar a como se ha demostrado en otras especies de *Pinus* (Jäghagen, 1997).

## CONCLUSIONES

Con excepción de la longitud de traqueidas y el número de ramas, las características de crecimiento, calidad de la madera y ramificación evaluadas en el ensayo de progenie de *Pinus patula* mostraron una variación significativa en la población. A pesar de que éstas mostraron un control genético bajo a moderado en ellas, es posible utilizarlas como criterios de selección en un programa de mejora genética de esta población. Los dos métodos utilizados para estimar la densidad básica de la madera produjeron resultados consistentes entre sí, pero el método tradicional subestimó el valor de esta característica.

Las características de crecimiento de los árboles mostraron una estructura genética favorable con respecto a la densidad de la madera y a las características de ramificación, en particular una correlación positiva con la densidad de la madera y el ángulo de ramas y una correlación negativa con el número de verticilos. Debido a ello, la selección de los genotipos con mayor tasa de crecimiento en volumen ocasionaría una respuesta correlacionada positiva en la calidad de la madera, ya que se tendría un aumento en la densidad de la madera, el ángulo de ramas y la longitud de los interverticilos en el tronco y una reducción en el número de nudos.





## RECONOCIMIENTOS

Los autores agradecen a los Ing. León Jorge Castaños-Martínez y Salvador Castro-Zavala, propietarios de la Reserva Forestal Multifuncional “El Manantial”, el permiso y el apoyo logístico proporcionados para tomar los datos de campo en el ensayo de progenies. Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (Conacyt) y al Colegio de Postgraduados se agradece el apoyo financiero para realizar este proyecto como parte de la Línea Prioritaria de Investigación “Conservación y mejoramiento de recursos genéticos”.

## REFERENCIAS

- Atwood, R. A., White, T. L., & Huber, D. A. (2002). Genetic parameters and gains for growth and wood properties in Florida source loblolly pine in the southeastern United States. *Canadian Journal of Forest Research*, 32(6), 1025-1038. doi: 10.1139/x02-025
- Baltunis, B. S., Gapare, W. J., & Wu, H. X. (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. doi: 10.1515/sg-2010-0014
- Barnes, R. D., Mullin, L. J., & Battle, G. (1992). Genetic control of eight year traits in *Pinus patula* Schiede and Deppe. *Silvae Genetica*, 41(6), 318-326. Recuperado de [https://www.thuenen.de/media/institute/fg/PDF/Silvae\\_Genetica/1992/Vol\\_41\\_Heft\\_4-5/41\\_4-5\\_242.pdf](https://www.thuenen.de/media/institute/fg/PDF/Silvae_Genetica/1992/Vol_41_Heft_4-5/41_4-5_242.pdf)
- Barnes, R. D., Birks, J. S., Battle, G., & Mullin, L. J. (1994). The genetic control of ring width, wood density and tracheid length in the juvenile core of *Pinus patula*. *South African Journal of Forestry*, 169, 15-20. doi: 10.1080/00382167.1994.9629661
- Birks, J. S., & Barnes, R. D. (1991). *Genetic control of wood density in Pinus patula*. Oxford Forestry Institute Report.
- Bucur, V. (2011). *Delamination in Wood, Wood Products and Wood-Based Composites*. CSIRO. Clayton Laboratories Materials, Science and Engineering. Springer Verlag.
- Burdon, R. D., Bannister, M. H., & Low, C. B. (1992a). Genetic survey of *Pinus radiata*. 3: variance structures and narrow-sense heritabilities for growth variables and morphological traits in seedlings. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 22(2/3), 160-186. Recuperado de [https://www.scionresearch.com/\\_\\_data/assets/pdf\\_file/0005/17744/NZJFS222\\_31992BURDON160\\_186.pdf](https://www.scionresearch.com/__data/assets/pdf_file/0005/17744/NZJFS222_31992BURDON160_186.pdf)
- Burdon, R. D., Bannister, M. H., & Low, C. B. (1992b). Genetic survey of *Pinus radiata*. 5: between-trait and age-age correlations for growth rate, morphology, and disease resistance. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 22(2/3), 211-227. Recuperado de [http://www.scionresearch.com/\\_\\_data/assets/pdf\\_file/0003/17742/NZJFS222\\_31992BURDON211\\_227.pdf](http://www.scionresearch.com/__data/assets/pdf_file/0003/17742/NZJFS222_31992BURDON211_227.pdf)
- Carrillo A., F., Acosta M., M., Tenorio G., G., & Becerra L., F. (2004). *Tabla de volumen para Pinus patula Schl. et Cham., en el Estado de Hidalgo*. Folleto Técnico No. 2. Inifap-Sagarpa.
- Cherry, M. L., Vikram, V., Briggs, D., Cress, D. W., & Howe, G. T. (2008). Genetic variation in direct and indirect measures of wood stiffness in coastal Douglas-fir. *Canadian Journal of Forest Research*, 38(9), 2476-2486. doi: 10.1139/X08-087
- Chikamai, B. N. (1987). Variation in the wood quality of *Pinus patula* grown in Kenya. *East African Agriculture and Forestry Journal*, 52(3), 176-183. doi: 10.1080/00128325.1987.11663514
- Clark, A., & Saucier, J. R. (1989). Influence of initial planting density, geographic location and species on juvenile wood formation in Southern pines. *Forest Products Journal*, 39(1), 42-48.
- Cotterill, P. P., & Zed, P. G. (1980). Estimates of genetic parameters for growth and form traits in four *Pinus radiata* progeny tests in South Australia. *Australian Forest Research*, 10, 155-167. doi: 0004-914X/19810668833
- Cown, D. J., Young, G. D., & Burdon, R. D. (1992). Variation in wood characteristics of 20-year-old half-sib families of *Pinus radiata*. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 22(1), 63-76. Recuperado de [http://www.scionresearch.com/\\_\\_data/assets/pdf\\_file/0010/59842/NZJFS2211992COWN63\\_76.pdf](http://www.scionresearch.com/__data/assets/pdf_file/0010/59842/NZJFS2211992COWN63_76.pdf)
- Dowse, G. P., & Wessels, C. B. (2013). The structural grading of young South African grown *Pinus patula*. *Southern Forests*, 75(1), 7-17. doi: 10.2989/20702620.2012.743768
- Falconer, D. S., & Mackay, T. F. C. (1996). *Introduction to Quantitative Genetics*. Edinburgo: Addison Wesley Longman Limited.
- Haapanen, M., & Pöykkö, T. (1993). Genetic relationship between growth and quality traits in an 8-years-old half-sib progeny trial of *Pinus silvestris*. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 8, 305-312. doi: 10.1080/02827589309382779
- Haapanen, M., Velling, 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. Recuperado de <hdl.handle.net/1975/8506>
- Hannrup, B., Cahalan, C., Chantre, G., Grabner, M., Karlsson, B., Le Bayon, I., Jones, G. L., Müller, U., Pereira, H., Rodrigues, J. C., Rosner, S., Rozenberg, P., Wilhelmsson, L., & Wimmer, R. (2004). Genetic parameters of growth and wood quality traits in *Picea abies*. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 19(1), 14-29. doi: 10.1080/02827580310019536
- Ignacio-Sánchez, E., Vargas-Hernández, J. J., López-Upton, J., & Borja-de la Rosa, A. (2005). Parámetros genéticos del crecimiento y densidad de la madera en edades juveniles de *Eucalyptus urophylla* S. T. Blake. *Agrociencia*, 39(4), 469-479. <http://www.redalyc.org/resumen.oa?id=30239411&idioma=es>

- Ivkovich, M., Namkoong, G., & Koshy, M. (2002). Genetic variation in wood properties of interior spruce II. Tracheid characteristics. *Canadian Journal of Forest Research*, 32(12), 2128-2139. doi: 10.1139/x02-139
- Jäghagen, K. (1997). Timber quality and volume increment of advanced growth and planted *Pinus sylvestris*. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 12(4), 328-335. doi: 10.1080/02827589709355419
- Jansons, A., Baumanis, I., & Haapanen, M. (2009). Branch traits as selection criteria in Scots pine breeding in Latvia. *Latvijas Lauksaimniecības Universitāte Raksīki*, 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. Recuperado de <http://www.redalyc.org/resumen.oa?id=30239411&idioma=es>
- Kariuki, J. G. (1998). Provenance and family –within-provenance variation in *Pinus patula*, *Pinus patula* subspecies *tecunumanii* and *Pinus oocarpa* planted at Turbo, Kenya. *Forest Ecology and Management*, 107, 127-133. doi: 10.1016/S0378-1127(97)00327-7
- Koch, L., & Fins, L. (2000). Genetic variation in wood specific gravity from progeny tests of ponderosa pine (*Pinus ponderosa* Laws.) in northern Idaho and western Montana. *Silvae Genetica*, 49(2), 174-181. doi: 0037-5349/20013041629
- Kumar, S., Burdon, R. D., & Stovold, G. T. (2007). Breeding for wood properties of radiata pine in New Zealand. En Proceedings of the Australasian Forest Genetics Conference “Breeding for Wood Quality”, 11-14 April 2007, Hobart, Tasmania, Australia. Australasian Forestry Research Working Group 1 (Genetics). Recuperado de [http://proceedings.com.au/afgc/papers\(pdf\)/wedskumar.pdf](http://proceedings.com.au/afgc/papers(pdf)/wedskumar.pdf)
- Ladrach, W. E., & Lambeth, C. (1991). Growth and heritability estimates for a seven-year-old open-pollinated *Pinus patula* progeny test in Colombia. *Silvae Genetica*, 40(2), 169-173. Recuperado de [https://www.thuenen.de/media/institute/fg/PDF/Silvae\\_Genetica/1991/Vol\\_40\\_Heft\\_5-6/40\\_5-6\\_169.pdf](https://www.thuenen.de/media/institute/fg/PDF/Silvae_Genetica/1991/Vol_40_Heft_5-6/40_5-6_169.pdf)
- Louzada, J. L. P. C. (2003). Genetic correlations between wood density components in *Pinus pinaster* Ait. *Annals of Forest Science*, 60(3), 285-294. doi: 10.1051/forest:2003020
- Meza J., D. J., Vargas H, J. J., López U., J., Vaquera H., H., & Borja de la R., A. (2005). Determinación de la edad de transición de madera juvenil a madura en *Pinus patula* Schl. et Cham. *Ra Ximhai*, 2, 305-324. Recuperado de <http://www.redalyc.org/html/461/46110205/index.html>
- 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. Recuperado de [http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S0187-73802013000200008](http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0187-73802013000200008)
- Muneri, A., & Balodis, V. (1998). Variation in wood density and tracheid length in *Pinus patula* grown in Zimbabwe. *Southern African Forestry Journal*, 182(1), 41-50. doi: 10.1080/10295925.1998.9631188
- Nel, A. (2013). *Genetic control of wood properties of Pinus patula in southern Africa* (tesis doctoral). Faculty of Natural and Agricultural Sciences, Department of Genetics, University of the Free State. Bloemfontein, South Africa. Recuperado de <http://scholar.ufs.ac.za:8080/xmlui/handle/11660/1218>
- Nicholls, J. W., Morris, J. D., & Pederick, L. A. (1980). Heritability estimates of density characteristics in juvenile *Pinus radiata* wood. *Silvae Genetica*, 29(1), 54-61. Recuperado de [www.thuenen.de/media/institute/fg/PDF/Silvae\\_Genetica/1980/Vol\\_29\\_Heft\\_2/29\\_2\\_54.pdf](http://www.thuenen.de/media/institute/fg/PDF/Silvae_Genetica/1980/Vol_29_Heft_2/29_2_54.pdf)
- Palmer, E. R., Ganguli, S., & Gibbs, J. A. (1984). Pulping properties of *Pinus caribaea*, *Pinus elliottii* and *Pinus patula* growing in Tanzania. *Tropical Development and Research Institute Report*, 66(iv), 32. Recuperado de [cfs.nrcan.gc.ca/publications?id=7799](http://cfs.nrcan.gc.ca/publications?id=7799)
- Park, Y. S., Simpson, J. D., Fowler, D. P., & Morgenstern, E. K. (1989). *A selection index with desired gains to rogue jack pine seedling seed orchards*. Canadian Forestry Service-Maritimes Information Report M-X-176. 18 p.
- Payn, K. G. (2001). *Wood density variation in a Pinus patula progeny trial series established in South Africa* (Tesis de maestría). University of Natal, Durban. South Africa.
- Plooy, A. B. J. du, & Venter, J. S. M. (1981). *The kraft and thermo-mechanical pulp quality of ten year-old Pinus patula and Pinus greggi*. Pretoria, Sudáfrica: Council for the Scientific and Industrial Research. National Timber Research Institute.
- Ringo, W. N. (1985). Basic density and tracheid length in juvenile and mature wood in *Pinus patula* from southern Tanzania. *Forestry Abstracts*, 46, 665-666.
- Salaya-Domínguez, J. M., Lopez-Upton, J., & Vargas-Hernández, J. J. (2012). Variación genética y ambiental en dos ensayos de progenies de *Pinus patula*. *Agrociencia*, 46(5), 519-534. Recuperado de <http://www.scielo.org.mx/pdf/agro/v46n5/v46n5a9.pdf>
- SAS Institute Inc (2004) SAS/STAT users' guide, Version 9.1. SAS Institute Inc., Cary.
- Stanger, T. K. (2003). *Variation and genetic control of wood properties in the juvenile core of Pinus patula grown in South Africa* (tesis doctoral). Department of Forestry, North Carolina State University. Raleigh, NC, Estados Unidos. Recuperado de <https://repository.lib.ncsu.edu/handle/1840.16/3981>
- Stener, L-G., & Hedenberg, Ö. (2003). Genetic parameters of wood, fibre, stem quality and growth traits in a clone test with *Betula pendula*. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 18(2), 103-110. doi: 10.1080/02827580310003678



- Tombleson, J. D., Grace, J. C., & Inglis, C. S. (1990). Response of radiata pine branch characteristics to site and stocking. *FRI Bulletin*, 151, 229-232.
- Uusvaara, O. (1974). Wood quality in plantation-grown Scots pine. *Communicaciones Instituti Forestalis Fenniae*, 80, 105.
- Uusvaara, O. (1985). The quality and value of sawn wood from plantation-grown Scots pine. *Communicaciones Instituti Forestalis Fenniae*, 130, 53. urn.fi/URN:ISBN:951-40-0697-6
- Valencia M., S., & Vargas H., J. J. (1997). Método empírico para estimar la densidad básica en muestras pequeñas de madera. *Madera y Bosques*, 3(1), 81-87. dx.doi.org/10.21829/myb.1997.311381
- Valencia-Manzo, S., & Vargas-Hernández, J. J. (2001). Correlaciones genéticas y selección simultánea del crecimiento y densidad de la madera en *Pinus patula*. *Agrociencia*, 35(1), 109-120. Recuperado de <http://www.colpos.mx/agrociencia/Bimestral/2001/ene-feb/art-10.pdf>
- Valencia M., S., Vargas H., J. J., Molina G., J., & Jasso M., J. (1996). Genetic control of growth rate and wood traits in *Pinus patula*. *Agrociencia*, 30(2), 265-273. Recuperado de <http://www.scielo.mec.pt/pdf/slu/v11n2/v11n2a01.pdf>
- Vargas-Hernández, J., & Adams, W. T. (1991). Genetic variation of wood density components in young coastal Douglas-fir: implications for tree breeding. *Canadian Journal of Forest Research*, 21(12), 1801-1807. doi/10.1139/x91-248
- Velling, P., & Tigerstedt, P. M. A. (1984). Harvest index in a progeny test of Scots pine with reference to the model of selection. *Silva Fennica*, 18(1), 21-32. doi: 10.14214/sf.a15383
- White, T. L., & Hodge, G. R. (1989). *Predicting Breeding Values with Applications in Forest Tree Improvement*. Países Bajos: Kluwer Academic Publishers.
- White, T. L., Adams, W. T., & Neale D. B. (2007). *Forest Genetics*. Oxford, Estados Unidos: CABI.
- Wu, H. X., Ivković M., Gapare, W. J., Matheson, A. C., Baltunis, B. S., Powell, M. B., & McRae, T. A. (2008). Breeding for wood quality and profit in radiata pine: a review of genetic parameter estimates and implications for breeding and deployment. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 38(1), 56-87. Recuperado de [https://www.scionresearch.com/\\_data/assets/pdf\\_file/0008/5579/NZJFS\\_38\\_12008\\_Wu\\_et\\_al\\_56-87.pdf](https://www.scionresearch.com/_data/assets/pdf_file/0008/5579/NZJFS_38_12008_Wu_et_al_56-87.pdf)
- Xavier, A. R., Borges, C. G., Cruz, C. D., & Cecon, P. R. (1997). Parâmetros genéticos de características de qualidade da madeira em *Eucalyptus grandis*. *Revista Árvore*, 21(1), 71-78.
- Zobel, B. J., & Jett, J. B. (1995). *Genetics of Wood Production*. Springer-Verlag, New York, USA. 338 p.
- Zobel, B. J., & Talbert, J. (1984). *Applied Forest Tree Improvement*. Nueva York, Estados Unidos: Wiley.
- Zobel, B. J., & van Buijtenen, J. P. (1989). *Wood Variation, its Causes and Control*. Alemania: Springer-Verlag.

Manuscrito recibido el: 12 de julio de 2017

Aceptado el: 7 de diciembre de 2017

Publicado el: 18 de junio de 2018

Este documento se debe citar como:

Escobar-Sandoval, M. C., Vargas-Hernández, J. J., López-Upton, J., Espinosa-Zaragoza, S., & Borja-de la Rosa, A. (2018). Parámetros genéticos de calidad de madera, crecimiento y ramificación en *Pinus patula*. *Madera y Bosques*, 24(2), e2421595. doi: 10.21829/myb.2018.2421595



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