

# Genetic parameters of a progeny trial of *Pinus greggii* Engelmann ex Parlatore var. *australis* Donahue & López in the Mixteca Alta of Oaxaca, Mexico

## Parámetros genéticos de un ensayo de progenies de *Pinus greggii* Engelmann ex Parlatore var. *australis* Donahue & López en la Mixteca Alta de Oaxaca, México

Gina I. Reyes-Esteves<sup>1</sup>; Javier López-Upton<sup>1\*</sup>; Mario V. Velasco-García<sup>2</sup>; Marcos Jiménez-Casas<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo. km 36.5 carretera México-Texcoco. C. P. 56230. Montecillo, Texcoco, Estado de México, México.

<sup>2</sup>Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias (INIFAP), Centro Nacional de Investigación Disciplinaria en Conservación y Mejoramiento de Ecosistemas Forestales (CENID-COMEF). Av. Progreso 5, Santa Catarina. C. P. 04010. Coyoacán, Ciudad de México, México.

\*Corresponding author: [jlopezupton@gmail.com](mailto:jlopezupton@gmail.com); tel.: +52 595 952 0200 ext. 1463.

### Abstract

**Introduction:** The Mixteca Alta of Oaxaca has high environmental degradation. Several species have been planted to recover vegetation cover; *Pinus greggii* Engelmann ex Parlatore var. *australis* Donahue & López has grown successfully even without selected material.

**Objective:** To determine growth performance and genetic parameters of 90 families at early ages, for use in the selection of superior trees.

**Materials and methods:** In San Miguel Achiutla, Oaxaca, genetic variation in growth, conformation and straightness of 90 selected open-pollinated families of *P. greggii* var. *australis* was evaluated in a progeny trial five years after planting in two different quality sites. Additive genetic variation, heritability ( $h^2$ ) and genetic and phenotypic correlations were calculated.

**Results and discussion:**  $h^2$  were superior in the more fertile site. Height, whorls, straightness and volume had greater genetic control ( $0.09 < h^2_i < 0.18$ ).  $h^2$  of stem straightness was higher when evaluated as a whole than when divided into three sections. Genetic correlations were high and positive among growth variables ( $r_g > 0.81$ ; diameter vs. volume = 0.99) and low to moderate for the rest. Volume had a higher genetic correlation with other traits and higher genetic variation and heritability, so it could be used as a selection criterion for breeding cycle. Some genetic correlations differed contrastingly between sites in equal pairs of variables.

**Conclusion:** Differences between families and heritability will allow the identification of superior individuals for germplasm sources for regional use.

### Resumen

**Introducción:** La Mixteca Alta Oaxaqueña posee alta degradación ambiental. Para recuperar la cobertura vegetal se han plantado varias especies; *Pinus greggii* Engelmann ex Parlatore var. *australis* Donahue & López ha crecido con éxito aun sin material seleccionado.

**Objetivo:** Determinar el desempeño del crecimiento y los parámetros genéticos de 90 familias a edades tempranas, para su uso en la selección de árboles superiores.

**Materiales y métodos:** En San Miguel Achiutla, Oaxaca, se evaluó la variación genética del crecimiento, conformación y rectitud de 90 familias seleccionadas de polinización libre de *P. greggii* var. *australis*, en un ensayo de progenies a los cinco años de plantación en dos sitios de calidad diferentes. La variación genética aditiva, la heredabilidad ( $h^2$ ) y las correlaciones genética y fenotípica se calcularon.

**Resultados y discusión:** En general, las  $h^2$  fueron superiores en el sitio más fértil. La altura, verticilos, rectitud y volumen presentaron mayor control genético ( $0.09 < h^2_i < 0.18$ ). La  $h^2_i$  de la rectitud del fuste fue mayor cuando se evaluó completo que dividido en tres secciones. Las correlaciones genéticas fueron altas y positivas entre las variables de crecimiento ( $r_g > 0.81$ ; diámetro vs. volumen = 0.99) y bajas a moderadas en el resto. El volumen tuvo mayor correlación genética con otras características y mayor variación genética y heredabilidad, por lo que pudiera usarse como criterio de selección en el ciclo de mejora. Algunas correlaciones genéticas difirieron contrastantemente entre sitios en iguales pares de variables.

**Conclusión:** Las diferencias entre familias y la heredabilidad permitirán la identificación de individuos superiores para fuentes de germoplasma de uso regional.

**Keywords:** genetic control; heritability; stem straightness; genetic correlation; superior trees.

**Palabras clave:** control genético; heredabilidad; rectitud del fuste; correlación genética; árboles superiores.

## Introduction

The Mixteca Alta region in Oaxaca is one of the most drastic examples of degradation of forest areas with water scarcity problems (Martínez, 2006). Several species have been planted to recover vegetation cover, including *Pinus greggii* Engelman ex Parlatore var. *australis* Donahue & López because of its adaptability and tolerance to limiting conditions of degraded areas in Oaxaca (Vásquez-García, Cetina-Alcalá, Campos-Bolaños & Casal-Ángeles, 2016; Velasco-Velasco, Enríquez-del Valle, Rodríguez-Ortiz, Campos-Ángeles, Gómez-Cárdenas, & García-García, 2012). Although some provenances of var. *australis* have shown excellent results in the Mixteca Alta of Oaxaca (Valencia-Manzo, Velasco-García, Gómez, Ruiz-Muñoz, & Capó-Arteaga, 2006; Velasco-Velasco et al., 2012), no genetic material development has been appreciated through progeny trial evaluations nor has genetic control via heritability estimation been determined. Heritability estimates in several growth and tree form traits are necessary for selection of superior trees, to obtain germplasm that will generate more productive reforestations (White, Adams, & Neale, 2007). The present study analyzed the performance of 90 half-sib families five years after planting in a progeny trial at two sites in San Miguel Achiutla, Oaxaca. The objective was to evaluate growth differences, tree conformation, branching quality and stem straightness in the progeny of *Pinus greggii*, in two limiting sites, and to estimate genetic parameters for use in the selection of superior trees.

## Materials and Methods

### Trial establishment and biological material

In the fall of 2014, a progeny trial with 90 open-pollinated families of *P. greggii* var. *australis* was established on land in the community of San Miguel Achiutla, Oaxaca. The site has a semi-warm temperate sub-humid (A)C(w<sub>1</sub>) climate, precipitation and mean annual temperature of 700 mm and 18.1 °C, without frost (Instituto Nacional de Estadística y Geografía [INEGI], 2005). The trial consisted of two sites 1 km apart (site 1: 17.29° N and 97.48° W, 1 924 m elevation, western exposure; site 2: 17.29° N and 97.48° W, 1 915 m elevation, eastern exposure), both with slight erosion and shallow soil with pH of 8.4. Site 2 soil had higher levels of nitrogen (0.6 vs. 0.3 mg·kg<sup>-1</sup>), iron (2.7 vs. 2.2 mg·kg<sup>-1</sup>), copper (0.5 vs. 0.2 mg·kg<sup>-1</sup>), zinc (0.3 vs. 0.2 mg·kg<sup>-1</sup>), less sodium (15.8 vs. 20.7 mg·kg<sup>-1</sup>), equal amount of phosphorus (1.1 vs. 1.1 mg·kg<sup>-1</sup>) and higher percentage of clay than site 1. N concentrations were determined by the micro-Kjeldahl method and those of P, K, Fe, Cu and Zn by inductively coupled plasma optical emission spectrometry (ICP-OES model 725, Agilent; Mulgrave, Australia) (Alcántar & Sandoval, 1999). A randomized complete block experimental

## Introducción

La región Mixteca Alta en Oaxaca es uno de los ejemplos más drásticos de la degradación de las zonas forestales con problemas de escasez de agua (Martínez, 2006). Para recuperar la cobertura vegetal se han plantado varias especies, entre las más sobresalientes se encuentra *Pinus greggii* Engelman ex Parlatore var. *australis* Donahue & López por su adaptabilidad y tolerancia a las condiciones limitantes de las áreas degradadas en Oaxaca (Vásquez-García, Cetina-Alcalá, Campos-Bolaños & Casal-Ángeles, 2016; Velasco-Velasco, Enríquez-del Valle, Rodríguez-Ortiz, Campos-Ángeles, Gómez-Cárdenas, & García-García, 2012). A pesar de que algunas procedencias de la var. *australis* han mostrado resultados excelentes en la Mixteca Alta Oaxaqueña (Valencia-Manzo, Velasco-García, Gómez, Ruiz-Muñoz, & Capó-Arteaga, 2006; Velasco-Velasco et al., 2012), no se ha apreciado el desarrollo de materiales genéticos a través de evaluaciones de ensayos de progenie ni determinado el control genético vía estimación de heredabilidades. Las estimaciones de la heredabilidad en varias características de crecimiento y forma del árbol son necesarias para la selección de árboles superiores, de las cuales se obtenga germoplasma que genere reforestaciones más productivas (White, Adams, & Neale, 2007). En el presente estudio se analizó el comportamiento de 90 familias de medios hermanos a cinco años de su plantación en un ensayo de progenies en dos sitios en San Miguel Achiutla, Oaxaca. El objetivo fue evaluar las diferencias del crecimiento, conformación del árbol, calidad de ramaje y rectitud de fuste en la progenie de *Pinus greggii*, en dos sitios limitantes, y estimar parámetros genéticos para su uso en la selección de árboles superiores.

## Materiales y métodos

### Establecimiento del ensayo y material biológico

En el otoño del 2014 se estableció un ensayo de progenies con 90 familias de polinización libre de *P. greggii* var. *australis* en terrenos de la comunidad San Miguel Achiutla, Oaxaca. El lugar presenta clima semicálido templado subhúmedo (A)C(w<sub>1</sub>), precipitación y temperatura media anual de 700 mm y 18.1 °C, sin presencia de heladas (Instituto Nacional de Estadística y Geografía [INEGI], 2005). El ensayo fue conformado por dos sitios con separación de 1 km (sitio 1: 17.29° N y 97.48° O, 1 924 m de elevación, exposición oeste; sitio 2: 17.29° N y 97.48° O, 1 915 m de elevación, exposición este), ambos con erosión leve y suelo somero con pH 8.4. El suelo del sitio 2 presentó niveles mayores de nitrógeno (0.6 vs. 0.3 mg·kg<sup>-1</sup>), hierro (2.7 vs. 2.2 mg·kg<sup>-1</sup>), cobre (0.5 vs. 0.2 mg·kg<sup>-1</sup>), zinc (0.3 vs. 0.2 mg·kg<sup>-1</sup>), menos sodio (15.8 vs. 20.7 mg·kg<sup>-1</sup>), igual cantidad de fósforo (1.1 vs. 1.1 mg·kg<sup>-1</sup>) y mayor porcentaje de arcilla que el sitio 1. Las concentraciones

design was used at each site, 20 replicates for each family, in one-tree plots at 3 x 3 m spacing (1800 trees per site). A row of trees of the same species was established around the perimeter of both plantations to ensure complete competition between plants.

### Variables evaluated

Survival, total height with a graduated level staff, diameter at 1 m above the ground using a digital vernier, number of whorls with two or more branches, and tree conformation on a scale of 1 to 5 (1 = greater straightness and branches with flat angles., 5 = sinuous trunk and branches with acute angles) were evaluated after five years (winter 2019). Tree conformation was determined by two independent observers to avoid bias in appreciation (Reyes de la Barra, Ponce-Donoso, Vallejo-Barra, Daniluk-Mosquera, & Coelho-Duarte, 2018) and average was determined. In the whorl closest to the height of 1 m, the angle was obtained with a graduated protractor, regarding the average of the thickest branch and its opposite (Bustillos-Aguirre, Vargas-Hernández, López-Upton, & Ramírez-Valverde, 2018; Escobar-Sandoval, Vargas-Hernández, López-Upton, Espinosa-Zaragoza, & Borja de la Rosa, 2018). Diameter was measured in the same branches where the angle was evaluated, obtaining an average. The stem straightness was evaluated with two criteria: straightness 1, that of the entire stem with a scale from 1 (straight stem) to 5 (with pronounced twists) (Gutiérrez-Vázquez, Cornejo-Oviedo, Zermeño-González, Valencia-Manzo, & Mendoza-Villarreal, 2010); and straightness 2, the average value of straightness of three equal sections of the stem, each graded on a scale of 1 = straight, 2 = with a single curve and 3 = with two curvatures (Sierra de Grado, Diez-Barra, & Alia-Miranda, 1999). The volume of the trunk ( $\text{dm}^3$ ) was calculated as  $V = 0.0003 \cdot \text{diameter}^2 \cdot \text{height}$  (Dvorak, Kietzka, Donahue, Hodge, & Stanger, 2000).

### Statistical analysis and estimation of genetic parameters

The pooled analysis of the two evaluation sites showed significant differences between all variables; therefore, analysis by each evaluation trial was selected. The analysis of variance for each site was performed with the MIXED procedure of SAS (Littell, Milliken, Stroup, Wolfinger, & Schabenberger, 2006) and variance components were obtained by the restricted maximum likelihood method. The model of the completely randomized blocks design was:

$$Y_{jk} = \mu + B_j + F_k + e_{jk}$$

where,

$Y_{jk}$  = measured value of the individual of the k-th family, within the j-th block (repetition)

de N se determinaron por el método micro-Kjeldahl y las de P, K, Fe, Cu y Zn por espectrometría de emisión óptica de inducción de plasma acoplado (ICP-OES modelo 725, Agilent; Mulgrave, Australia) (Alcántar & Sandoval, 1999). Se empleó un diseño experimental de bloques completos al azar en cada sitio, 20 repeticiones para cada familia, en parcelas de un árbol a espaciamiento de 3 x 3 m (1800 árboles por sitio). Se estableció una hilera de árboles de la misma especie en todo el perímetro de ambas plantaciones, para asegurar una competencia completa entre plantas.

### Variables evaluadas

A los cinco años (invierno del 2019) se evaluó la supervivencia, la altura total con un estadal graduado, diámetro a la altura de 1 m del suelo con un vernier digital, número de verticilos con dos o más ramas y conformación del árbol en una escala del 1 al 5 (1 = mayor rectitud y ramas con ángulos llanos, 5 = fuste sinuoso y ramas con ángulos agudos). La conformación del árbol se determinó por dos observadores independientes para evitar sesgo en la apreciación (Reyes de la Barra, Ponce-Donoso, Vallejo-Barra, Daniluk-Mosquera, & Coelho-Duarte, 2018) y se obtuvo el promedio. En el verticilo más cercano a la altura de 1 m, el ángulo se obtuvo con un transportador graduado, considerando el promedio de la rama más gruesa y su opuesta (Bustillos-Aguirre, Vargas-Hernández, López-Upton, & Ramírez-Valverde, 2018; Escobar-Sandoval, Vargas-Hernández, López-Upton, Espinosa-Zaragoza, & Borja de la Rosa, 2018). El diámetro se midió en las mismas ramas donde se evaluó el ángulo, obteniendo un promedio. La rectitud de fuste se evaluó con dos criterios: rectitud 1, la del fuste completo con una escala de 1 (fuste recto) a 5 (con torceduras pronunciadas) (Gutiérrez-Vázquez, Cornejo-Oviedo, Zermeño-González, Valencia-Manzo, & Mendoza-Villarreal, 2010); y rectitud 2, el valor promedio de la rectitud de tres secciones iguales del fuste, cada una calificada en escala 1 = recto, 2 = con una curva simple y 3 = con dos curvaturas (Sierra de Grado, Diez-Barra, & Alia-Miranda, 1999). El volumen del tronco ( $\text{dm}^3$ ) se calculó como  $V = 0.0003 \cdot \text{diámetro}^2 \cdot \text{altura}$  (Dvorak, Kietzka, Donahue, Hodge, & Stanger, 2000).

### Análisis estadístico y estimación de parámetros genéticos

El análisis conjunto de los dos sitios de evaluación mostró diferencias significativas entre todas las variables; por lo tanto, se decidió el análisis por cada ensayo de evaluación. El análisis de la varianza para cada sitio se realizó con el procedimiento MIXED de SAS (Littell, Milliken, Stroup, Wolfinger, & Schabenberger, 2006) y los componentes de varianza se obtuvieron a través del método de máxima verosimilitud restringida. El modelo del diseño experimental en bloques completamente al azar fue:

$\mu$  = population mean

$B_j$  = block fixed effect

$F_k^j$  = random effect of the k-th family  $\sim NID(0, \sigma_f^2)$

$e_{jk}$  = error associated with these effects  $\sim NID(0, \sigma_e^2)$

$j = 1, 2, \dots, 20$  blocks

$k = 1, 2, \dots, 90$  families.

The additive genetic variation coefficient was estimated with the relation:  $CVGA = (\sigma_\lambda^2)^{1/2} / \bar{X} * 100$ .

Strict sense heritability at the individual level ( $h_i^2$ ) and of family means ( $h_f^2$ ), for all variables per site, was calculated with variance components using the following equations (Falconer, 2017):

$$h_i^2 = 3\sigma_f^2 / \sigma_f^2 + \sigma_e^2$$

$$h_f^2 = \left( \frac{3}{4} \sigma_f^2 \right) / \left( \sigma_f^2 + \frac{\sigma_e^2}{b} \right)$$

where,

$\sigma_f^2$  = variance of families

$\sigma_e^2$  = error variance

$b$  = harmonic mean of the number of plants per family for each site.

A coefficient of genetic determination of 3 was used to avoid overestimating the additive variance ( $\sigma_\lambda^2 = 3\sigma_f^2$ ) and heritability.

The standard error of individual heritability [EE( $h^2$ )] was estimated with the Falconer (2017) equation:

$$EE(h^2) = \left[ \left( 2(1 + (nf - 1)h_i^2)^2 (1 - h_i^2)^2 / (na(na - 1)(nf - 1)) \right) \right]^{0.5}$$

where,

$nf$  = number of families

$na$  = number of trees per family.

Phenotypic correlations between pairs of variables were evaluated based on Pearson's correlation coefficient, while genetic correlations ( $r_{g(XY)}$ ) per site were obtained with the equation described by Falconer (2017):

$$r_{g(XY)} = COV_{f(X,Y)} / (\sigma_{f(X)}^2 * \sigma_{f(Y)}^2)^{0.5}$$

where,

$COV_{f(X,Y)}$  = covariance of families between X and Y

$\sigma_{f(X)}^2$  and  $\sigma_{f(Y)}^2$  = variances of families for the same traits.

$COV_{f(X,Y)}$  was estimated from the sum of X and Y (Rice, 1988):  $COV_{f(X,Y)} = [\sigma_{f(X+Y)}^2 - (\sigma_{f(X)}^2 * \sigma_{f(Y)}^2)] / 2$ , where  $\sigma_{f(X+Y)}^2$  is the variance of families of variable X + Y.

The standard error of genetic correlations [EE( $rg$ )] was calculated according to the procedure described by Falconer (2017):

$$Y_{jk} = \mu + B_j + F_k + e_{jk}$$

donde,

$Y_{jk}$  = valor observado del individuo de la k-ésima familia, dentro del j-ésimo bloque (repetición)

$\mu$  = media poblacional

$B_j$  = efecto fijo de bloque

$F_k^j$  = efecto aleatorio de la k-ésima familia  $\sim NID(0, \sigma_f^2)$

$e_{jk}$  = error asociado a dichos efectos  $\sim NID(0, \sigma_e^2)$

$j = 1, 2, \dots, 20$  bloques

$k = 1, 2, \dots, 90$  familias.

El coeficiente de variación genética aditiva se estimó con la relación:  $CVGA = (\sigma_\lambda^2)^{1/2} / \bar{X} * 100$ .

La heredabilidad en sentido estricto a nivel individual ( $h_i^2$ ) y de medias de familias ( $h_f^2$ ), para todas las variables por sitio, se calculó con los componentes de varianza mediante las ecuaciones siguientes (Falconer, 2017):

$$h_i^2 = 3\sigma_f^2 / \sigma_f^2 + \sigma_e^2$$

$$h_f^2 = \left( \frac{3}{4} \sigma_f^2 \right) / \left( \sigma_f^2 + \frac{\sigma_e^2}{b} \right)$$

donde,

$\sigma_f^2$  = varianza de familias

$\sigma_e^2$  = varianza del error

$b$  = media armónica del número de plantas por familia para cada sitio.

Para no sobrestimar la varianza aditiva ( $\sigma_\lambda^2 = 3\sigma_f^2$ ) y la heredabilidad se utilizó un coeficiente de determinación genética de 3.

El error estándar de la heredabilidad individual [EE( $h^2$ )] se estimó con la ecuación de Falconer (2017):

$$EE(h^2) = \left[ \left( 2(1 + (nf - 1)h_i^2)^2 (1 - h_i^2)^2 / (na(na - 1)(nf - 1)) \right) \right]^{0.5}$$

donde,

$nf$  = número de familias

$na$  = número de árboles por familia.

Las correlaciones fenotípicas entre pares de variables se evaluaron con base en el coeficiente de correlación de Pearson, mientras que las correlaciones genéticas ( $r_{g(XY)}$ ) por cada sitio se obtuvieron con la ecuación descrita por Falconer (2017):

$$r_{g(XY)} = COV_{f(X,Y)} / (\sigma_{f(X)}^2 * \sigma_{f(Y)}^2)^{0.5}$$

donde,

$COV_{f(X,Y)}$  = covarianza de familias entre los caracteres X y Y

$\sigma_{f(X)}^2$  y  $\sigma_{f(Y)}^2$  = varianzas de familias para esas mismas características.

$$EE(r_g) = 1 - r_g^2 \left[ \frac{EE(h_x^2) EE(h_y^2)}{2h_x^2 h_y^2} \right]$$

## Results and Discussion

Survival of the trial at five years was 89 % at site 1 and 84 % at site 2. According to Table 1, significant differences ( $P < 0.05$ ) between families were obtained for all variables. Averages were higher at site 2 for the variables of growth, branch quality, conformation and straightness. This may be due to higher content of N, Cu, Fe and Zn in soil of site 2. Velasco-Velasco et al. (2012) reported superior growth in sites with higher fertility in a trial in the Mixteca Alta of Oaxaca.

Height, stem diameter and number of whorls were similar to those obtained in *P. greggii* in the Mixteca Alta of Oaxaca, in sites with pH of 7.6 and 8.1 (Valencia-Manzo et al., 2006; Velasco-Velasco et al., 2012). Lower average values at similar ages and in poor environmental conditions have been reported for this species (Domínguez-Calleros, Rodríguez-Laguna, Capulín-Grande, Razo-Zárate, & Díaz-Vásquez, 2017). This could be because the families evaluated in this

COV<sub>f(X,Y)</sub> se estimó a partir de la suma de los caracteres X y Y (Rice, 1988):  $COV_{f(X,Y)} = [\sigma_{f(X+Y)}^2 - (\sigma_{f(X)}^2 * \sigma_{f(Y)}^2)]/2$ , donde  $\sigma_{f(X+Y)}^2$  es la varianza de familias de la variable X + Y.

El error estándar de las correlaciones genéticas [EE(rg)] se calculó de acuerdo con el procedimiento descrito por Falconer (2017):

$$EE(r_g) = 1 - r_g^2 \left[ \frac{EE(h_x^2) EE(h_y^2)}{2h_x^2 h_y^2} \right]$$

## Resultados y discusión

La supervivencia del ensayo a los cinco años fue 89 % en el sitio 1 y 84 % en el sitio 2. De acuerdo con el Cuadro 1, en todas las variables se obtuvieron diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) entre familias. Los promedios fueron superiores en el segundo sitio para las variables de crecimiento, calidad de ramas, conformación y rectitud. Lo anterior puede deberse al mayor contenido de N, Cu, Fe y Zn en el suelo del sitio 2. Velasco-Velasco et al. (2012) reportaron crecimientos superiores en sitios con mayor fertilidad en un ensayo en la Mixteca Oaxaqueña.

**Table 1. Average, minimum and maximum values of characters evaluated in families of *Pinus greggii* var. *australis* 5 after planting in two sites in the Mixteca Alta of Oaxaca, Mexico.**

**Cuadro 1. Valores promedio, mínimos y máximos de los caracteres evaluados en familias de *Pinus greggii* var. *australis* a los 5 años de plantación en dos sitios de la Mixteca Alta de Oaxaca, México.**

Variable/site Variable/sitio	Site 1/Sitio 1				Site 2/Sitio 2			
	Probability/ Probabilidad	Mean/ Media	Average per family/ Promedio por familia		Probability/ Probabilidad	Mean/ Media	Average per family/ Promedio por familia	
			Minimum/ Mínimo	Maximum/ Máximo			Minimum/ Mínimo	Maximum/ Máximo
Total height (cm)/ Altura total (cm)	0.0001	218	159	297	0.0009	281	229	328
Diameter (cm)/ Diámetro (cm)	0.0034	2.47	1.65	3.83	0.0096	3.40	2.48	4.52
Volume (dm <sup>3</sup> )/ Volumen (dm <sup>3</sup> )	0.0013	0.80	0.27	2.32	0.0017	1.46	0.75	2.82
Branch diameter (mm)/ Diámetro rama (mm)	0.0119	10.80	7.60	14.20	0.0017	12.50	9.90	16.10
Branch angle (°) / Ángulo de rama (°)	0.0001	57.90	49.50	65.30	0.0095	58.10	51.00	65.00
Whorls/Verticilos	0.0001	7.40	5.60	10.30	0.0001	11.50	8.00	15.60
Conformation/ Conformación	0.001	2.28	2.88	1.81	0.0001	1.77	2.34	1.39
Straightness_1/ Rectitud_1	0.0001	2.54	2.94	2.16	0.0001	1.57	2.00	1.14
Straightness_2 / Rectitud_2	0.0236	1.51	1.73	1.31	0.0158	1.51	1.76	1.38

Diameter = stem diameter at 1 m; straightness\_1 = straightness of the entire stem; straightness\_2 = average of three stem sections.

Prob = probabilidad; diámetro = diámetro de fuste a 1 m; rectitud\_1 = rectitud del fuste completo; rectitud\_2 = promedio de tres secciones del fuste.

research correspond to provenances reported as outstanding in studies conducted in the Mixteca Alta of Oaxaca (Valencia-Manzo et al., 2006; Vásquez-García et al., 2016; Velasco-Velasco et al., 2012). Growth values should be related to the strategy of adaptation to water deficit, seeking the selection of larger trees with tolerance to this deficit (Martínez-Trinidad, Vargas-Hernández, Muñoz, & López-Upton, 2002).

### Genetic control of traits evaluated

Table 2 shows that individual heritabilities ( $h_i^2$ ) at both sites were classified as low (Cornelius, 1994); family heritabilities ( $h_f^2$ ) at site 2 were slightly higher. Height, volume, number of whorls and straightness 1 had the highest individual and family mean heritabilities in both evaluation sites; site 1 also had it for branch angle and site 2 for stem conformation, perhaps due to environmental differences in soil fertility and texture. In trials carried out on *Pinus patula* Schiede ex Schltd. et Cham. heritability differences between sites have been determined with values that double the numbers from one trial to another (Salaya-Domínguez, López-Upton, & Vargas-Hernández, 2012; Morales González, López-Upton, Vargas-Hernández, Ramírez-Herrera, & Gil-Muñoz, 2013).

Heritabilities of traits of interest such as stem straightness, height, diameter at breast height and volume per tree are in the range of 0.1 to 0.3 for forest species (Bustillos-Aguirre et al., 2018; Escobar-Sandoval et al., 2018; Mora & Zamudio, 2006; Morales-González et al., 2013; Sánchez-Vargas, Cambrón-Sandoval, Sáenz-Romero, & Vargas-Hernández, 2014). Therefore, the values found in this trial are also within the range of realistic values and are conservatives for these variables.

$h_i^2$  and  $h_f^2$  values in diameter are lower than that in height and volume; this trend has been observed in other studies with values in diameter of  $0.10 < h_i^2 < 0.30$  compared to height and volume ( $0.10 < h_i^2 < 0.35$ ) in *P. pinaster* Ait. (Zas-Arregui, Merlo, & Fernández-López, 2004) and in *P. patula* (Bustillos-Aguirre et al., 2018; Escobar-Sandoval et al., 2018; Salaya-Domínguez et al., 2012). Values of  $h_i^2 = 0.28$  for diameter and  $h_i^2 = 0.25$  for height have been reported for *P. greggii*, but lower than volume ( $h_i^2 = 0.32$ ) (Azamar-Oviedo, López-Upton, Vargas-Hernández, & Plancarte-Barrera, 2000). Height and diameter are sensitive to microenvironmental effects and competition between trees (Vargas-Hernández, Adams, & Joyce, 2003).

Conformation and straightness 1 had slightly higher heritability than the more precisely measured traits (diameter and angle of branches and straightness 2) as reported by Haapanen, Velling, and Annala

La altura, diámetro de fuste y número de verticilos fueron similares a los obtenidos en *P. greggii* en la Mixteca Oaxaqueña, en sitios con pH de 7.6 y 8.1 (Valencia-Manzo et al., 2006; Velasco-Velasco et al., 2012). Se han reportado valores promedio inferiores en edades similares y en condiciones ambientales deficientes para esta especie (Domínguez-Calleros, Rodríguez-Laguna, Capulín-Grande, Razo-Zárate, & Díaz-Vásquez, 2017). Esto pudiera deberse a que las familias evaluadas en esta investigación corresponden a procedencias reportadas como sobresalientes en estudios realizados en la Mixteca Oaxaqueña (Valencia-Manzo et al., 2006; Vásquez-García et al., 2016; Velasco-Velasco et al., 2012). Los valores de crecimiento deben relacionarse con la estrategia de adaptación al déficit hídrico, procurando la selección de árboles de mayor talla con tolerancia al mismo (Martínez-Trinidad, Vargas-Hernández, Muñoz, & López-Upton, 2002).

### Control genético de las características evaluadas

El Cuadro 2 muestra que las heredabilidades individuales ( $h_i^2$ ) en ambos sitios se clasificaron como bajos (Cornelius, 1994); las heredabilidades de familia ( $h_f^2$ ) del sitio 2 fueron ligeramente mayores. La altura, volumen, número de verticilos y rectitud 1 obtuvieron las mayores heredabilidades individuales y de medias de familia en ambos sitios de evaluación; en el sitio 1 también lo obtuvo el ángulo de ramas y en el sitio 2 la conformación del fuste, quizá por la diferencia ambiental de fertilidad y textura en el suelo. En ensayos realizados en *Pinus patula* Schiede ex Schltd. et Cham. se han determinaron diferencias de heredabilidad entre sitios con valores que doblan la cifra de un ensayo a otro (Salaya-Domínguez, López-Upton, & Vargas-Hernández, 2012; Morales González, López-Upton, Vargas-Hernández, Ramírez-Herrera, & Gil-Muñoz, 2013).

En general, en especies forestales, las heredabilidades de las características de interés como rectitud del fuste, altura, diámetro normal y volumen por árbol están en el rango de 0.1 a 0.3 (Bustillos-Aguirre et al., 2018; Escobar-Sandoval et al., 2018; Mora & Zamudio, 2006; Morales-González et al., 2013; Sánchez-Vargas, Cambrón-Sandoval, Sáenz-Romero, & Vargas-Hernández, 2014). Por lo tanto, los valores obtenidos en este ensayo también se encuentran dentro del rango de valores realistas y son conservadores para dichas variables.

Los valores  $h_i^2$  y  $h_f^2$  en el diámetro son menores que el de altura y volumen; dicha tendencia se ha presentado en otros estudios con valores en diámetro de  $0.10 < h_i^2 < 0.30$  en comparación con la altura y volumen ( $0.10 < h_i^2 < 0.35$ ) en *P. pinaster* Ait. (Zas-Arregui, Merlo, & Fernández-López, 2004) y en *P. patula* (Bustillos-Aguirre et al.,

**Table 2. Individual heritability ( $h_i^2$ ) and family means ( $h_f^2$ ), and additive genetic variation ( $CV_{GA}$ ) coefficient for growth and stem quality traits evaluated in a progeny trial of *Pinus greggii* var. *australis* after five years of planting at two sites in the Mixteca Alta of Oaxaca, Mexico.**

**Cuadro 2. Heredabilidad individual ( $h_i^2$ ) y de medias de familia ( $h_f^2$ ), y coeficiente de variación genética aditiva ( $CV_{GA}$ ) para las características de crecimiento y de calidad de fuste evaluadas en un ensayo de progenie de *Pinus greggii* var. *australis* a los cinco años de plantación en dos sitios de la Mixteca Alta de Oaxaca, México.**

Traits/Característica	Site 1/Sitio 1			Site 2/Sitio 2		
	$CV_{GA}$ (%)	$h_i^2$	$h_f^2$	$CV_{GA}$ (%)	$h_i^2$	$h_f^2$
Height/Altura	11.18	0.11 (0.021)	0.30	7.76	0.10 (0.020)	0.27
Diameter/Diámetro	16.11	0.08 (0.018)	0.25	10.11	0.07 (0.017)	0.21
Volume/Volumen	46.01	0.09 (0.019)	0.26	27.61	0.09 (0.019)	0.25
Branch diameter/ Diámetro de rama	11.69	0.06 (0.016)	0.21	10.76	0.09 (0.019)	0.26
Branch angle/ Ángulo de rama	6.69	0.14 (0.024)	0.35	3.86	0.07 (0.017)	0.21
Whorls/Verticilos	13.59	0.15 (0.026)	0.37	15.43	0.18 (0.028)	0.39
Conformation/ Conformación	9.91	0.09 (0.019)	0.26	13.45	0.17 (0.027)	0.37
Straightness_1/Rectitud_1	7.79	0.11 (0.022)	0.31	13.45	0.14 (0.025)	0.34
Straightness_2/Rectitud_2	4.94	0.05 (0.015)	0.19	4.18	0.06 (0.016)	0.19

Standard error of  $h_i^2$  in parentheses. Straightness\_1 = straightness of the entire stem; Straightness\_2 = average of three stem sections.

Error estándar de  $h_i^2$  entre paréntesis. Rectitud\_1 = rectitud del fuste completo; rectitud\_2 = promedio de tres secciones del fuste.

(1997), except for branch angle at site 1. Reports on heritabilities for stem straightness show great variability and differences in both ages and material used, environments and evaluation methods may be influencing such discrepancies (Sierra de Grado et al., 1999; Zas-Arregui et al., 2004).

Bustillos-Aguirre et al. (2018) reported low to moderate genetic control values of  $0.00 < h_i^2 < 0.23$  and  $0.00 < h_f^2 < 0.42$  for branching traits of *P. patula*. In the present study, branch angle and diameter showed less genetic control than number of whorls. Low heritabilities in branch diameter agree with the results obtained by Bustillos-Aguirre et al. (2018) for *P. patula*, and Jansons, Baumanis, and Haapanen (2009) for *P. sylvestris* L., who indicate that branch size is weakly heritable (reduced additive variance) and is influenced by environmental factors. Branch traits have an important effect on wood quality (Lowell et al., 2014) and evaluation should be incorporated as a long-term selection criterion. For practicality, two branches were evaluated in the whorl closest to the height of the point where stem diameter was measured; however, under open field conditions, high variability was observed within and between whorls, so obtaining data in a single whorl may not be the best indicator of branch quality. In this regard, for the selection it was better to consider the number of whorls, because it has a higher heritability and it

2018; Escobar-Sandoval et al., 2018; Salaya-Domínguez et al., 2012). En *P. greggii* se han reportado valores de  $h_i^2 = 0.28$  para diámetro y de  $h_f^2 = 0.25$  de altura, pero menores que el volumen ( $h_i^2 = 0.32$ ) (Azamar-Oviedo, López-Upton, Vargas-Hernández, & Plancarte-Barrera, 2000). La altura y el diámetro son sensibles a los efectos microambientales y a la competencia entre árboles (Vargas-Hernández, Adams, & Joyce, 2003).

La conformación y rectitud 1 tuvieron heredabilidad ligeramente mayor que los rasgos medidos de forma más precisa (diámetro y ángulo de ramas y rectitud 2) como lo reportaron Haapanen, Velling, y Annala (1997), a excepción del ángulo de ramas en sitio 1. Los informes sobre heredabilidades para la rectitud de fuste muestran gran variabilidad y las diferencias tanto en las edades como en el material utilizado, los ambientes y los métodos de evaluación pueden estar influyendo en tales discrepancias (Sierra de Grado et al., 1999; Zas-Arregui et al., 2004).

Bustillos-Aguirre et al. (2018) reportaron valores de control genético de bajo a moderado de  $0.00 < h_i^2 < 0.23$  y de  $0.00 < h_f^2 < 0.42$  en características de ramificación de *P. patula*. En la presente investigación, el ángulo y el diámetro de las ramas presentaron menor control genético que el número de verticilos. Las bajas heredabilidades en diámetro de las ramas coinciden

is more practical to measure it in the open-field, as recommended by Zas-Arregui et al. (2004).

The number of whorls, which is related to the annual growth pattern of the terminal bud and height growth rate, had a moderate to high genetic control. Jansons et al. (2009) indicate that longer shoot length result in more knot-free wood.

Additive genetic variability ( $CV_{GA}$ ) was considerable in most variables. In the case of *Pinus*,  $CV_{GA}$  values close to 10 % indicate substantial gains per selection, with values between 5 and 15 % being common for growth variables (Cornelius, 1994). Volume had the highest  $CV_{GA}$  values (46 and 27.6 % for sites 1 and 2, respectively). These results were lower than those reported in *P. patula* by Salaya-Domínguez et al. (2012), where diameter, height and volume reached ranges of 24 to 39 %, 19 to 30 % and 55 to 80 %, respectively.

### Phenotypic and genetic correlations between variables

Genetic correlations were high and positive among growth traits ( $r_g \geq 0.776$ , Tables 3 and 4). Based on correlations, it will be appropriate to use diameter as a classification criterion, due to simplicity and precision of its measurement, contrary to what occurs with the height of trees greater than 7 m if branches make it difficult to observe the crown of the tree. High  $r_g$  values are attributed to the presence of common genes that influence traits and to the effect of linkage between close genes (Falconer, 2017).

Genetic correlations between branch diameter and growth traits were high ( $r_g \geq 0.85$ ) for site 1. When selecting tall trees with larger stem diameter and volume, their progeny will have branches with larger diameters, but only at this site, because at site 2 there is almost no genetic correlation between these variables. For both sites, genetic correlations were positive between conformation and straightness 2 (average of three stem sections); trees with optimal conformation values will also have the best straightness values. Correlations of branch diameter with conformation and straightness of the total stem were positive at a medium level ( $0.38 < r_g < 0.70$ ), so selecting trees with smaller diameters would moderately improve conformation and straightness of the stem (given the scale of measurement).

For site 1, branch angle showed positive, but moderate correlation ( $0.27 < r_g < 0.46$ ), with total stem growth and straightness traits. This means that genotypes with more horizontal branches will be those with higher productivity (Escobar-Sandoval et al., 2018), but will be prone to generate sinuous stems (higher values in

con los resultados obtenidos por Bustillos-Aguirre et al. (2018) en *P. patula*, y Jansons, Baumanis, y Haapanen (2009) en *P. sylvestris* L., quienes señalan que el tamaño de las ramas es débilmente heredable (reducida varianza aditiva) y está influenciada en mayor medida por los factores ambientales. Las características de ramaje tienen efecto importante en la calidad de la madera (Lowell et al., 2014) y su evaluación debe incorporarse como criterio de selección a largo plazo. Por practicidad, se evaluaron dos ramas en el verticilo más cercano a la altura del punto donde se midió el diámetro de fuste; sin embargo, en campo se observó una alta variabilidad dentro y entre verticilos, por lo que la obtención de los datos en un solo verticilo puede no ser el mejor indicador de la calidad del ramaje. En este sentido, para la selección resultó mejor tomar en cuenta el número de verticilos, debido a que posee mayor heredabilidad y resulta más práctico su medición en campo, como recomiendan Zas-Arregui et al. (2004).

El número de verticilos, el cual se relaciona con el patrón de crecimiento anual del brote terminal y con la velocidad de crecimiento en altura, tuvo un control genético de moderado a alto. Jansons et al. (2009) indican que cuando los interverticilos son más largos se obtiene mayor cantidad de madera libre de nudos.

La variabilidad genética aditiva ( $CV_{GA}$ ) fue considerable en la mayoría de las variables. En el caso de *Pinus*, valores de  $CV_{GA}$  cercanos al 10 % indican ganancias sustanciales por selección, siendo comunes valores entre 5 y 15 % para las variables de crecimiento (Cornelius, 1994). El volumen obtuvo los mayores valores de  $CV_{GA}$  (46 y 27.6 % para los sitios 1 y 2, respectivamente). Estos resultados fueron menores que los reportados en *P. patula* por Salaya-Domínguez et al. (2012), donde el diámetro, altura y volumen alcanzaron rangos de 24 a 39 %, 19 a 30 % y 55 a 80 %, respectivamente.

### Correlaciones fenotípicas y genéticas entre variables

Las correlaciones genéticas fueron altas y positivas entre las características de crecimiento ( $r_g \geq 0.776$ , Cuadros 3 y 4). Con base en las correlaciones será apropiado el uso del diámetro como criterio de clasificación, debido a la facilidad y precisión de su medición, contrario a lo que ocurre con la altura de árboles mayores de 7 m si las ramas dificultan la observación de la punta del árbol. Los valores altos de  $r_g$  se atribuyen a la presencia de genes comunes que influyen sobre las características y al efecto de ligamiento entre genes cercanos (Falconer, 2017).

Las correlaciones genéticas entre el diámetro de ramas y las características de crecimiento fueron altas ( $r_g \geq 0.85$ ) en el sitio 1. Al seleccionar árboles altos, de diámetro de fuste y volumen mayores, su progenie



**Table 3. Genetic (right diagonal, standard error in parentheses) and phenotypic (left diagonal) correlations between growth and stem quality traits at site 1, five years after planting in a progeny trial of *Pinus greggii* var. *australis* in the Mixteca Alta of Oaxaca, Mexico.**  
**Cuadro 3. Correlaciones genéticas (derecha de la diagonal, error estándar entre paréntesis) y fenotípicas (izquierda de la diagonal) entre las características de crecimiento y calidad de fuste en el sitio 1, a los cinco años de plantación en un ensayo de progenie de *Pinus greggii* var. *australis* en la Mixteca Alta de Oaxaca, México.**

Variable	Height/ Altura	Diameter/ Diámetro	Volume/ Volumen	BD/ DR	BR/ AR	Whorls/ Verticilos	Conformation/ Conformación	Straightness_1/ Rec_1	Straightness_2/ Rec_2
Height/ Altura	0.93 (0.02)	0.81 (0.05)	0.85 (0.04)	0.28 (0.12)	0.12 (0.13)	0.06 (0.15)	-0.02 (0.14)	-0.18 (0.16)	
Diameter/ Diámetro	0.94	0.99 (0.00)	0.97 (0.01)	0.40 (0.12)	0.12 (0.14)	0.22 (0.15)	0.35 (0.13)	-0.17 (0.17)	
Volume/ Volumen	0.86	0.89	0.85 (0.05)	0.44 (0.11)	0.43 (0.11)	-0.07 (0.15)	0.25 (0.13)	-0.33 (0.15)	
BD/DR	0.77	0.80	0.65	0.29 (0.14)	-0.33 (0.13)	0.61 (0.11)	0.69 (0.08)	0.50 (0.14)	
BR/AR	0.24	0.28	0.20	0.19	0.26 (0.11)	-0.37 (0.12)	0.45 (0.10)	0.14 (0.14)	
Whorls/ Verticilos	0.40	0.42	0.35	0.65	0.20	-0.60 (0.09)	-0.03 (0.13)	-0.55 (0.10)	
Conformation/ Conformación	-0.37	-0.40	-0.29	-0.25	-0.23	-0.56	0.39 (0.12)	0.97 (0.01)	
Straightness_1/ Rec_1	-0.12	-0.10	-0.11	-0.02	0.07	-0.19	0.22	0.99 (0.00)	
Straightness_2/ Rec_2	-0.10	-0.08	-0.09	-0.01	0.04	-0.19	0.36		

BD = branch diameter; BA = branch angle; Straightness\_1 = straightness of the entire stem; Straightness\_2 = average of three stem sections.  
 DR = diámetro de rama; AR = ángulo de rama; Rec\_1 = rectitud del fuste completo; Rec\_2 = promedio de tres secciones del fuste.

Table 4. Genetic (right of diagonal, standard error in parentheses) and phenotypic (left of diagonal) correlations between growth and quality of stems traits of site 2, after five years of planting in a progeny trial of *Pinus greggii* var. *australis* in the Mixteca Alta of Oaxaca, Mexico.  
Cuadro 4. Correlaciones genéticas (derecha de la diagonal, error estándar entre paréntesis) y fenotípicas (izquierda de la diagonal) entre las características de crecimiento y calidad de fuste del sitio 2, a los cinco años de plantación en un ensayo de progenie de *Pinus greggii* var. *australis* en la Mixteca Alta de Oaxaca, México.

Variable	Height / Altura	Diameter / Diámetro	Volume / Volumen	BD / DR	BR / AR	Whorls / Verticilos	Conformation / Conformación	Straightness_1 / Rec_1	Straightness_2 / Rec_2
Height / Altura	0.77 (0.06)		0.84 (0.04)	0.09 (0.15)	0.03 (0.16)	0.02 (0.13)	-0.42 (0.11)	-0.34 (0.12)	-0.52 (0.12)
Diameter / Diámetro	0.94	0.94	0.96 (0.01)	0.37 (0.14)	0.03 (0.17)	0.03 (0.13)	-0.30 (0.13)	-0.18 (0.14)	-0.29 (0.16)
Volume / Volumen	0.87	0.91	0.29 (0.14)	0.12 (0.15)	0.11 (0.12)	-0.36 (0.11)	-0.14 (0.13)	-0.14 (0.13)	-0.30 (0.15)
BD / DR	0.69	0.72	0.62	-0.33 (0.14)	-0.67 (0.07)	0.50 (0.10)	0.39 (0.11)	0.14 (0.16)	
BR / AR	0.08	0.13	0.10	0.004	-0.05 (0.13)	0.32 (0.12)	0.21 (0.13)	0.38 (0.15)	
Whorls / Verticilos	0.45	0.43	0.34	0.11	0.05	-0.66 (0.06)	-0.45 (0.09)	-0.54 (0.10)	
Conformation / Conformación	-0.41	-0.40	-0.29	-0.14	-0.08	-0.50	0.62 (0.07)	0.98 (0.01)	
Straightness_1 / Rec_1	-0.17	-0.15	-0.10	-0.01	0.03	-0.22	0.34	0.71 (0.07)	
Straightness_2 / Rec_2	-0.15	-0.12	-0.09	0.0002	0.06	-0.23	0.29	0.27	

BD = branch diameter; BA = branch angle; Straightness\_1 = straightness of the entire stem; Straightness\_2 = average of three stem sections.  
DR = diámetro de rama; AR = ángulo de rama; Rec\_1 = rectitud del fuste completo; Rec\_2 = promedio de tres secciones del fuste.

straightness scale). On the other hand, the number of whorls was negatively correlated with conformation and straightness of the three stem sections ( $-0.67 < r_g < -0.54$ ), indicating there will be better conformation and straight stems when the number of whorls is higher. Site 2 shows negative genetic correlations among conformation, growth variables and number of whorls ( $-0.67 < r_g < -0.29$ ), so that trees with better conformation will generate progenies with higher growth and a greater number of whorls (Bustillos-Aguirre et al., 2018).

Some genetic correlations differed contrastingly between sites 1 and 2; for example, the pairs of traits where  $r_g$  were positive (high and moderate) for site 1, but negative (moderate) for site 2, were diameter vs. conformation, and angle vs. branch diameter. Correlations between branch diameter vs. stem diameter and height showed positive values for both sites, but with different magnitudes, being high for site 1. On the contrary, branch angle vs. conformation had negative genetic correlation (high) for site 1, while site 2 had positive correlation (moderate or null). Differences between sites may be because the environment influences correlations through different physiological mechanisms (Falconer, 2017), in this case, differences in fertility and soil texture. Genetic correlations depend on gene frequencies, so they also vary by different half-siblings of the same family among sites (Valencia-Manzo & Vargas-Hernández, 2001).

In terms of phenotypic correlation coefficients, high and positive values were found for both sites between growth traits ( $r_p > 0.85$ ), as well as between branch diameter and growth traits ( $r_p > 0.61$ ). In this regard, Vargas-Hernández et al. (2003) indicate that trees with higher productivity are those that regularly have fewer branches with reduced size and long internodes, and higher quality wood.

When selecting genotypes, genetic correlations should be considered, otherwise severe deterioration of growth and stem quality may result as well as subsequent loss of economic gain (Haapanen et al., 1997). Reports on genetic correlations between growth and stem traits show great variability (Zas-Arregui et al., 2004). The results of the present study suggest that, while improving growth will not be detrimental to stem quality, neither will it result in a simultaneous improvement of both.

The families with larger stem volume, which represent 20 %, have an overall average of  $1.55 \text{ dm}^3$ ;  $1.14 \text{ dm}^3$  for site 1 and  $1.95 \text{ dm}^3$  for site 2. The overall trial average was  $13 \text{ dm}^3$  with an average of  $0.80 \text{ dm}^3$  for site 1 and  $1.46 \text{ dm}^3$  for site 2. This is a five-year selection differential in volume of  $0.42 \text{ dm}^3$

tendrá ramas de diámetros mayores, pero solo en este sitio, ya que en el sitio 2 casi no hay correlación genética entre estas variables. En ambos sitios, las correlaciones genéticas fueron positivas entre conformación y rectitud 2 (promedio de tres secciones del fuste); los árboles con valores óptimos de conformación también presentarán los mejores valores de rectitud. Asimismo, las correlaciones del diámetro de ramas con la conformación y rectitud del fuste total fueron positivas de nivel medio ( $0.38 < r_g < 0.70$ ), por lo que al seleccionar árboles con diámetros menores se estaría mejorando moderadamente la conformación y rectitud de fuste (considerando la escala de medición).

En el sitio 1, el ángulo de rama mostró correlación positiva, aunque moderada ( $0.27 < r_g < 0.46$ ), con las características de crecimiento y rectitud del fuste total. Esto implica que los genotipos con ramas más horizontales serán los de mayor productividad (Escobar-Sandoval et al., 2018), pero serán propensos a generar fustes sinuosos (valores más altos en escala de rectitud). Por otra parte, el número de verticilos se correlacionó negativamente con la conformación y la rectitud de las tres secciones del fuste ( $-0.67 < r_g < -0.54$ ), indicando que habrá mejor conformación y fustes rectos cuando el número de verticilos sea mayor. En el caso del sitio 2 se observan correlaciones genéticas negativas entre la conformación, las variables de crecimiento y el número de verticilos ( $-0.67 < r_g < -0.29$ ), por lo que los árboles con una mejor conformación generarán progenies con mayor crecimiento y con número mayor de verticilos (Bustillos-Aguirre et al., 2018).

Ciertas correlaciones genéticas difirieron contrastantemente entre los sitios 1 y 2; por ejemplo, los pares de caracteres en donde  $r_g$  fueron positivos (altos y moderados) en el sitio 1, pero negativos (moderados) en el sitio 2, fueron diámetro vs. conformación, y ángulo vs. diámetro de ramas. Las correlaciones entre diámetro de ramas vs. diámetro de fuste y altura mostraron valores positivos en ambos sitios, pero con magnitudes diferentes, ya que en el sitio 1 fueron altas. Por el contrario, el ángulo de la rama vs. conformación obtuvo correlación genética negativa (alta) en el sitio 1, mientras que en el sitio 2 obtuvo correlación positiva (moderada o nula). Las diferencias entre sitios pueden ser porque el ambiente influye en las correlaciones a través de mecanismos fisiológicos diferentes (Falconer, 2017); en este caso, las diferencias de fertilidad y la textura del suelo. Las correlaciones genéticas dependen de las frecuencias génicas, de forma que también varían por los diferentes medios hermanos de la misma familia entre los sitios (Valencia-Manzo & Vargas-Hernández, 2001).

En cuanto a los coeficientes de correlación fenotípicas, en ambos sitios se obtuvieron valores altos y positivos

in a general average and 0.34 dm<sup>3</sup> and 0.49 dm<sup>3</sup> for site 1 and 2, respectively. Although the selection of the best individuals within families has yet to be considered, it is possible to understand the progress that can be achieved in a first breeding cycle, and based on genetic correlations observed, to make gains for most of the variables evaluated. Usually, selection in fast-growing pines has been carried out up to the age of eight years (Dvorak et al., 2000). At this age it is possible to find the best parents by selecting the best families and the best individuals of these, and to take advantage of the precocity of the species for seed collection to have more productive trees for the area.

## Conclusions

Open-pollinated families of *Pinus greggii* var. *australis* evaluated in San Miguel Achiutla, Oaxaca, were different in growth, branch quality, conformation and straightness after five years of planting. The highest values of averages and heritabilities were recorded in the site with higher fertility and more clay in the soil. Between sites, differences in genetic correlations between variables reflected the possible interaction of genotypes with soil traits. Volume stood out for obtaining greater genetic correlation with other traits, greater genetic variation and heritability, which could be used as a selection criterion in the breeding cycle. Heterogeneous site conditions and early evaluation reduce the estimated values of heritabilities, so evaluations should continue to optimize genetic gains.

## Acknowledgments

The authors thank CONACyT for the funding support granted to the first author. To CONAFOR for supporting the project "Establishment of two progeny trials of *Pinus greggii* Engelm. var. *australis* Donahue & López". The authors also thank the community of San Miguel Achiutla, Oaxaca and Ing. Aarón Ruiz Pérez for the technical support provided.

## End of English version

## References / Referencias

- Alcántar, G., & Sandoval, M. (1999). *Manual de análisis químico de tejido vegetal*. Chapingo, México: Sociedad Mexicana de las Ciencias del Suelo.
- Azamar-Oviedo, M., López-Upton, J., Vargas-Hernández, J. J., & Plancarte-Barrera, A. (2000). Evaluación de un ensayo de procedencias-progenie de *Pinus greggii* y su conversión a huerto semillero. Retrieved from [https://www.researchgate.net/profile/Javier\\_Upton/publication/288834300\\_Evaluacion\\_de\\_](https://www.researchgate.net/profile/Javier_Upton/publication/288834300_Evaluacion_de_)

entre las características de crecimiento ( $r_p > 0.85$ ), así como entre diámetro de ramas y las características de crecimiento ( $r_p > 0.61$ ). Al respecto, Vargas-Hernández et al. (2003) indican que los árboles de mayor productividad son los que regularmente poseen menor cantidad de ramas con tamaño reducido y entrenudos largos, y su madera es de mayor calidad.

Para llevar a cabo la selección de genotipos se deben tomar en cuenta las correlaciones genéticas, de lo contrario resultaría en un deterioro severo de la calidad del fuste y del crecimiento, así como la consiguiente pérdida de ganancia económica (Haapanen et al., 1997). Los informes sobre las correlaciones genéticas entre los caracteres de crecimiento y de fuste muestran gran variabilidad (Zas-Arregui et al., 2004). Los resultados del presente estudio sugieren que, si bien, al mejorar el crecimiento no habrá detrimento en la calidad de fuste, tampoco se obtendrá mejora simultánea de ambos.

Las familias con mayor volumen del fuste, las cuales representan 20 %, tienen un promedio general de 1.55 dm<sup>3</sup>; 1.14 dm<sup>3</sup> en el sitio 1 y 1.95 dm<sup>3</sup> en el sitio 2. El promedio general del ensayo resultó de 1.13 dm<sup>3</sup> con un promedio de 0.80 dm<sup>3</sup> en el sitio 1 y 1.46 dm<sup>3</sup> en el sitio 2. Esto es un diferencial de selección a cinco años en volumen de 0.42 dm<sup>3</sup> en promedio general y de 0.34 dm<sup>3</sup> y 0.49 dm<sup>3</sup> para el sitio 1 y 2, respectivamente. Aunque falta considerar la selección de los mejores individuos dentro de familias, es posible comprender el avance que puede lograrse en un primer ciclo de mejoramiento, y con base en las correlaciones genéticas observadas, obtener ganancias para la mayoría de las variables evaluadas. Usualmente, la selección en pinos de rápido crecimiento se ha efectuado hasta la edad de ocho años (Dvorak et al., 2000). A esta edad es posible conseguir los mejores progenitores a través de la selección de las mejores familias, así como a los mejores individuos de estas, y aprovechar la precocidad de la especie para la recolección de semillas con el fin de obtener árboles más productivos para la zona.

## Conclusiones

Las familias de polinización libre de *Pinus greggii* var. *australis* evaluadas en San Miguel Achiutla, Oaxaca, fueron diferentes en crecimiento, calidad de ramas, conformación y rectitud, a los cinco años de plantación. Los valores superiores de los promedios y heredabilidades se registraron en el sitio de mayor fertilidad y con mayor arcilla en el suelo. Entre sitios, las diferencias de las correlaciones genéticas entre variables reflejaron la posible interacción de los genotipos con las características edáficas. El volumen destacó por obtener mayor correlación genética con otras características, mayor variación genética y heredabilidad, por lo que pudiera usarse como criterio

un\_ensayo\_de\_procedenciasprogenies\_de\_Pinus\_greggii\_y\_su\_conversion\_a\_huerto\_semillero/links/5685ccc308ae1e63f1f36f41/Evaluacion-de-un-ensayo-de-procedencias-progenies-de-Pinus-greggii-y-su-conversion-a-huerto-semillero.pdf

- 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), e2411131. doi: 10.21829/myb.2018.2411131
- Cornelius, J. P. (1994). Heritabilities and additive genetic coefficients of variation in forest trees. *Canadian Journal of Forest Research*, 24(2), 372–379. doi: 10.1139/x94-050
- Domínguez-Calleros, P. A., Rodríguez-Laguna, R., Capulín-Grande, J., Razo-Zárate, R., & Díaz-Vásquez, M. A. (2017). Influencia de factores edáficos en el crecimiento de una plantación de *Pinus greggii* Engelm. en Santiago de Anaya, Hidalgo, México. *Madera y Bosques*, 23(2), 145–154. doi: 10.21829/myb.2017.2321522
- Dvorak, W. S., Kietzka, J. E., Donahue, J. K., Hodge G. R., & Stanger, T. K. (2000). *Pinus greggii*. In CAMCORE Cooperative (Ed.), Conservation and testing of tropical and subtropical forest tree species (pp. 52–73). Raleigh, NC, USA: College of Natural Resources, North Carolina State University.
- 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
- Falconer, D. S. (2017). *Introduction to quantitative genetics*. San Francisco, CA, USA: Forgotten Books.
- Gutiérrez-Vázquez, B. N., Cornejo-Oviedo, E. H., Zermeño-González, A., Valencia-Manzo, S., & Mendoza-Villarreal, R. (2010). Conversión de un ensayo de progenies de *Pinus greggii* var. *greggii* a huerto semillero mediante eigen-análisis. *Bosque*, 31(1), 45–52. doi: 10.4067/S0717-92002010000100006
- 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. Retrieved from <http://hdl.handle.net/1975/8506>
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). (2005). *Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos, San Miguel Achiutla, Oaxaca. Clave geoestadística 20258*. México: Author.
- Jansons, A., Baumanis, I., & Haapanen, M. (2009). Branch traits as selection criteria in Scots pine breeding in Latvia. *Latvijas Lauksaimniecības Universitāte Raksti*, 23(318), 45–56. Retrieved from <https://llufb.llu.lv/proceedings/n23/5/LLU-raksti-nr23-45-56.pdf>
- Littell, R. C., Milliken, G. A., Stroup, W. W., Wolfinger, R. D., & Schabenberger, O. (2006). *SAS® for mixed models* (2nd. ed.). Cary, NC, USA: Author. doi: 10.1111/j.1541-0420.2006.00596\_6.x
- de selección en el ciclo de mejora. Las condiciones heterogéneas de los sitios y la evaluación temprana reducen los valores estimados de las heredabilidades, por lo que deben continuar las evaluaciones para optimizar ganancias genéticas.

## Agradecimientos

Al CONACyT por la beca de apoyo académico al primer autor. A la CONAFOR por el apoyo del proyecto “Establecimiento de dos ensayos de progenies de *Pinus greggii* Engelm. var. *australis* Donahue & López”. A la comunidad de San Miguel Achiutla, Oaxaca y al Ing. Aarón Ruiz Pérez por el apoyo técnico.

## Fin de la versión en español

Lowell, E. C., Maguire, D. A., Briggs, D. G., Turnblom, E. C., Jayawickrama, K. J. S., & Bryce, J. (2014). Effects of silviculture and genetics on branch/knot attributes of Coastal Pacific Northwest Douglas-fir and implications for wood quality—A synthesis. *Forest*, 5(7), 1717–1736. doi: 10.3390/f5071717

Martínez, J. (2006). Manejo del agua y restauración productiva en la región indígena mixteca de Puebla y Oaxaca. Resultados de los estudios y recomendaciones para los tomadores de decisiones de las comunidades y Organizaciones de la Sociedad Civil. Retrieved from [http://centro.paot.org.mx/documentos/bm/man\\_agua\\_res\\_pro.pdf](http://centro.paot.org.mx/documentos/bm/man_agua_res_pro.pdf)

Martínez-Trinidad, T., Vargas-Hernández, J. J., Muñoz-Orozco, A., & López-Upton, J. (2002). Respuesta al déficit hídrico en *Pinus leiophylla*: consumo de agua y crecimiento en plántulas de diferentes poblaciones. *Agrociencia*, 36(3), 365–376. Retrieved from <https://www.colpos.mx/agrocien/Bimestral/2002/may-jun/art-10.pdf>

Mora, F., & Zamudio, F. (2006). Variabilidad genética del crecimiento en progenies selectas de *Pinus radiata*. *Ciência Florestal*, 16(4), 399–405. doi: 10.5902/198050981921

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. doi: 10.35196/rfm.2013.2.155

Reyes de la Barra, J., Ponce-Donoso, M., Vallejo-Barra, O., Daniluk-Mosquera, G., & Coelho-Duarte, A. P. (2018). Comparación de cuatro métodos de evaluación visual del riesgo de árboles urbanos. *Colombia Forestal*, 21(2), 161–173. doi: 10.14483/2256201X.12604

Rice, J. A. (1988). *Mathematical statistics and data analysis*. Pennsylvania, USA: Wadsworth and Brooks/Cole Statistics/Probability Series.

- Salaya-Domínguez, J. M., López-Upton, J., & Vargas-Hernández, J. J. (2012). Variación genética y ambiental en dos ensayos de progenies de *Pinus patula*. *Agrociencia*, 46(5), 519–534. Retrieved from <https://agrociencia-colpos.mx/index.php/agrociencia/article/view/973>
- Sánchez-Vargas, N. M., Cambrón-Sandoval, V. H., Sáenz-Romero, C., & Vargas-Hernández, J. J. (2014). Parámetros genéticos del crecimiento temprano de familias de medios hermanos de *Pinus pseudostrobus* Lindl. en Michoacán, México. *Revista Forestal Venezolana*, 58, 65–76. Retrieved from [https://www.researchgate.net/publication/323432143\\_PARAMETROS\\_GENETICOS\\_DEL\\_CRECIMIENTO\\_TEMPRANO\\_DE\\_FAMILIAS\\_DE\\_MEDIOS\\_HERMANOS\\_DE\\_PINUS\\_PSEUDOSTROBUS\\_LINDL\\_EN\\_MICHOACAN\\_MEXICO](https://www.researchgate.net/publication/323432143_PARAMETROS_GENETICOS_DEL_CRECIMIENTO_TEMPRANO_DE_FAMILIAS_DE_MEDIOS_HERMANOS_DE_PINUS_PSEUDOSTROBUS_LINDL_EN_MICHOACAN_MEXICO)
- Sierra de Grado, R., Diez-Barra, R., & Alia-Miranda, R. (1999). Evaluación de la rectitud del fuste en seis procedencias de *Pinus pinaster* Ait. *Investigación Agraria. Sistemas y Recursos Forestales*, 8(2), 264–278. Retrieved from [https://www.researchgate.net/publication/28052601\\_Evaluacion\\_de\\_la\\_rectitud\\_del\\_fuste\\_en\\_seis\\_procedencias\\_de\\_Pinus\\_pinaster\\_Ait](https://www.researchgate.net/publication/28052601_Evaluacion_de_la_rectitud_del_fuste_en_seis_procedencias_de_Pinus_pinaster_Ait)
- 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. Retrieved from <https://agrociencia-colpos.mx/index.php/agrociencia/article/view/95>
- Valencia-Manzo, S., Velasco-García, M. V., Gómez-Cárdenas, M., Ruiz-Muñoz, M., & Capó-Arteaga, M. A. (2006). Ensayo de procedencias de *Pinus greggii* Engelm. en dos localidades de la Mixteca Alta de Oaxaca, México. *Revista Fitotecnia Mexicana* 29(1), 27–32. Retrieved from <http://revistafitotecniamexicana.org/documentos/29-1/4a.pdf>
- 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. Retrieved from [https://www.thuenen.de/media/institute/fg/PDF/Silvae\\_Genetica/2003/Vol\\_52\\_Heft\\_1/52\\_1\\_36.pdf](https://www.thuenen.de/media/institute/fg/PDF/Silvae_Genetica/2003/Vol_52_Heft_1/52_1_36.pdf)
- Vásquez-García, I., Cetina-Alcalá, V. M., Campos-Bolaños, R., & Casal-Ángeles, L. F. (2016). Evaluación de plantaciones forestales en tres comunidades de la Mixteca Alta Oaxaqueña. *Agroproductividad*, 9(2), 12–19. Retrieved from <http://revista-agroproductividad.org/index.php/agroproductividad/article/view/716>
- Velasco-Velasco, V. A., Enríquez del Valle, J. R., Rodríguez-Ortiz, G., Campos-Ángeles, G. V., Gómez-Cárdenas, M., & García-García, M. L. (2012). Evaluación de procedencias de *Pinus greggii* Engelm. en dos plantaciones en la Mixteca Oaxaqueña. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales*, 3(9), 41–50. Retrieved from <http://cienciasforestales.inifap.gob.mx/index.php/forestales/article/view/534>
- White, T. L., Adams, W. T., & Neale, D. B. (2007). *Forest genetics*. Cambridge, USA: CABI Publishing.
- Zas-Arregui, R., Merlo, E., & Fernández-López, J. (2004). Genetic parameter estimates for maritime pine in the Atlantic coast of north-west Spain. *Forest Genetics*, 11(1), 45–53. Retrieved from <http://hdl.handle.net/10261/101373>