UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN NICOLAS DE HIDALGO

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES AGROPECUARIAS Y FORESTALES

Doctorado Institucional en Ciencias Biológicas,

Opción: Ciencias Agrícolas

VARIACIÓN GENÉTICA DE CARACTERES CUANTITATIVOS Y EVALUACIÓN DEL DESEMPEÑO DE FAMILIAS DE MEDIOS HERMANOS DE *Pinus pseudostrobus* LINDL, BAJO DIFERENTES CONDICIONES DE COMPETENCIA

P r e s e n t a

VICTOR HUGO CAMBRÓN SANDOVAL

Tutor de tesis

Dr. NAHUM M. SÁNCHEZ VARGAS

Morelia, Michoacán
Septiembre-2011

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES AGROPECUARIAS Y FORESTALES

CONTENIDO

	Página
Índice de figuras……	iv
Índice de cuadros……	v
I Resumen general……	1
II General Summary……..	3
III Introducción general……	5
IV Planteamiento de hipótesis……..	8
V Objetivos general……..	9
VI Resultados……	10
Capítulo 1: Genetic growth parameters in *Pinus pseudostrobus* families under different competitive environments……	10
1. Abstract……..	10
1.1. Resumen……	11
2. Introduction……..	12
3. Materials and methods……...	14
3.1. Trial establishment……	14
3.2. Growth traits evaluated…..……	16
3.3. Data analysis……	16
4 Results y discussion……	18
4.1. Seedling growth among competitive environments……	18

4.2. Effect of competitive environment on heritability…….. 19

4.3. Effect of competitive condition on genotype stability……..… 25

5. Conclusions…….. 26

6. References……... 27

Capítulo 2: Producción de clorofila en *Pinus pseudostrobus*

en etapas juveniles bajo diferentes ambientes de desarrollo……. 32

1. Resumen……..…….…….…….…..... 32

1.1 Summary……..…….…… 33

2. Introducción……..…….. 34

3. Materiales y métodos……..……..…….. 35

3.1. Establecimiento del ensayo…….....…. 35

3.2. Variables evaluadas……..……..……..……... 37

3.3. Análisis de datos……..……..……..……... 37

4. Resultados y discusión……..……..……... 38

4.1. Clorofila total……..……..…..…… 38

4.2. Clorofila *a*……..……..……..... 39

4.3. Clorofila *b*……..……..……... 40

4.4. Relación a/*b*…..……..……..……..…….. 41

5. Conclusiones……..……..……..…… 43

6. Literatura citada…… 44

Capítulo 3: **Arquitectura y distribución de biomasa de *Pinus pseudostrobus,* bajo diferentes condiciones de competencia**…… 47

1. Resumen…….. 47
1.1. Summary…….. 48
2. Introducción…….. 49
3. Materiales y métodos…….. 51
3.1. Establecimiento del ensayo..... 51
3.2. Variables evaluadas…….. 53
3.2.1. Supervivencia…….. 53
3.2.2. Producción y distribución de biomasa..…….. 53
3.2.3. Arquitectura de la planta…..…….. 53
3.3. Análisis de datos…….. 54
4. Resultados y discusión…..... 55
4.1. Supervivencia…….. 55
4.2. Producción y distribución de biomasa…..…….. 56
4.3. Arquitectura…….. 60
4.3.1. Longitud de ramas……..…….. 60
4.3.2. Altura de inserción de la rama más baja en el tallo.…….…. 62
4.4. Relación entre la supervivencia y la arquitectura de las plantas. 64
5. Conclusiones…….. 69
6. Literatura citada…….. 70
VII: Conclusión general…….. 75
Literatura citada…….. 77

INDICE DE FIGURAS

Página

Figura 1: Split-plots experimental design of *Pinus pseudostrobus* Lindl. in a common garden test (Environment I; Environment II and Environment III) 15

Figura 2: Stem height (a) and diameter (b) growth in *P. pseudostrobus* Lindl. seedlings under three competitive environments, (●—● Environment I; ○---○ Environment II and ▼--▼ Environment III)…… 19

Figura 3: Individual (a) and family-mean (b) heritability for seedling height under different competitive environments in *P. pseudostrobus* Lindl. (●—● Environment I, ○---○ Environment II and ▼--▼ Environment III)..... 20

Figura 4: Proportions of variances for seedling height under different competitive environments in *P. pseudostrobus* Lindl. (a) family variances, (b) interaction family*block variances and (c) error variances (●—● Environment I, ○---○ Environment II and ▼--▼ Environment III)…… 22

Figura 5: Individual (a) and family-mean (b) heritability for stem diameter under different competitive conditions in *P. pseudostrobus* Lindl. (●—● Environment I, ○---○ Environment II and ▼--▼ Environment III)…….. 23

Figura 6: Proportions variances for stem diameter under different competitive environments in *P. pseudostrobus* Lindl. (a) family variances, (b) Interaction family*block variances and (c) error variances (●—● Environment I, ○---○ Environment II and ▼--▼ Environment III)…… 24

Figura 7: Type-B genetic correlation (r_B) between competitive environments (a) Environment I *vs.* Environment II and (b) Environment II *vs* Environment III), for growth traits of seedlings in *Pinus pseudostrobus* Lindl. open-pollinated families. (●—● Seedling height and ○--○ Stem diameter)…….. 25

Figura 8: Contenido de clorofila total bajo distintas condiciones de competencia…… 38

Figura 9: Contenido de clorofila *a* bajo distintas condiciones de competencia..... 39

Figura 10: Contenido de clorofila *b* bajo distintas condiciones de competencia……..... 40

Figura 11: Relación de clorofilas *a/b* bajo distintas condiciones de competencia…… 41

Figura 12: (A) Supervivencia promedio en diferentes ambientes de competencia y (B) supervivencia relativa de diferentes familias de *Pinus pseudostrobus* en condiciones de competencia inter-familiar e intra-familiar…….…… 56

Figura 13: (A) Producción de biomasa total en distintos ambientes de competencia y (B) biomasa total relativa de diferentes familias de *P. pseudostrobus* en condiciones de competencia inter-familiar e intra-familiar……... 57

Figura 14: (A) Longitud promedio de rama en diferentes ambientes de competencia y (B) longitud relativa promedio de rama de diferentes familias de *P. pseudostrobus* en condiciones de competencia inter-familiar e intra-familiar……... 61

Figura 15: (A) Altura de inserción en el tallo de la rama más baja en diferentes ambientes de competencia y (B) Altura relativa de inserción de rama en diferentes familias de *P. pseudostrobus*…… 63

Figura 16: Relación entre la supervivencia promedio de las familias y la longitud relativa de rama en plantas de *P. pseudostrobus* en condiciones de alta competencia inter-familiar e intra-familiar……... 65

Figura 17: Relación entre la altura relativa de inserción de rama y la supervivencia relativa por familia en *P. pseudostrobus* por condición de competencia de alta competencia inter- e intra-familiar……. 66

Figura 18: Relación entre el porcentaje relativo de biomasa de raíz y la supervivencia relativa por familia de *P. pseudostrobus* por condición de competencia de alta competencia inter- e intra-familiar……. 68

INDICE DE CUADROS

Página

Cuadro 1: Asignación de biomasa (%) por componente en plantas de *Pinus pseudostrobus* en distintos ambientes de competencia…..…….. 58

VARIACIÓN GENÉTICA DE CARACTERES CUANTITATIVOS Y EVALUACIÓN DEL DESEMPEÑO DE FAMILIAS DE MEDIOS HERMANOS DE *Pinus pseudostrobus* LINDL, BAJO DIFERENTES CONDICIONES DE COMPETENCIA

I. Resumen general

En un ensayo de jardín común se evaluó el efecto del ambiente de competencia en el desarrollo fisiológico, en crecimiento y productividad de 13 genotipos de *Pinus pseudostrobus* y su repercusión en los parámetros genéticos (h^2) heredabilidad y (r_B) correlaciones genéticas tipo B. Se establecieron 13 familias de medios hermanos bajo tres condiciones de competencia: I) baja competencia inter-familiar, con familias mezcladas y plantadas a un espaciamiento de 0.25 m × 0.12 m; II) alta competencia inter-familiar, con familias mezcladas plantadas a 0.12 m × 0.06 m, y III) alta competencia intra-familiar, con familias plantadas en subparcelas unifamiliares a 0.12 m × 0.06 m. La comparación entre las condiciones I *vs.* II permitieron evaluar el efecto de la densidad de plantación y la comparación entre las condiciones II *vs*. III el efecto de la competencia inter e intra-familiar. Las variables de respuesta fueron: altura (ALT), diámetro a la base del tallo (DBT), biomasa total (BTT), de raíz (BRZ), de tallo (BTA), de hoja (BHJ), de rama (BRA), el largo de ramas (LRA), la altura de inserción de la rama más baja en el tallo (IRT), clorofila total (CLT), clorofila *a* (CLA), clorofila *b* (CLB), la relación de clorofilas *a*/*b* (CA/B) y la supervivencia (SPV). Se observaron diferencias significativas entre condiciones de competencia ($P \leq 0.05$) asociadas a la reducción del espacio, en variables de crecimiento (ALT y DAT), productivas (BTT, BRZ, BTA, BHJ, BRA), fisiológicas (CLT, CLA, CLB y CA/B) de arquitectura (LRA y IRT) y (SPV). El efecto de la condición de competencia intra-familiar (III) se reflejó en los parámetros genéticos, como la h^2 que presentó tendencias a la baja durante periodos de máxima competencia, de la misma forma las correlaciones r_B presentaron valores bajos, sugiriendo cambios en la jerarquía de los genotipos entre condiciones inter e intra-familiar. La cantidad de clorofila por unidad de superficie tanto (CLT, CLA, CLB y la CA/B) también demostró

el efecto de la condición de competencia intra-familiar, al aumentar la cantidad de CLB y cambiando la proporción de cantidad de CA/B respecto a las condiciones I y II, lo cual manifestó condiciones de estrés superiores dentro de la condición de competencia III. En conjunto los resultados expresaron que las familias responden de forma diferente a las condiciones de competencia ensayadas, se observaron comportamientos con los que se pueden catalogar a las familias en diferentes ideotipos como: ideotipo de aislamiento, con elevada supervivencia, desarrollo superiores y cambios en la conformación de la arquitectura (ramas de mayor longitud) que le proporcionan ventaja sobre sus vecinos contiguos, ideotipo de competencia: con supervivencia media y desarrollo promedio y poca agresividad en su arquitectura (ramas de longitud promedio) e ideotipos de cultivo: con crecimiento pasivo lo que puede transformase en baja supervivencia. Finalmente se puede confirmar que los individuos desarrollados dentro de la condición de competencia III presentaron un nivel de estrés superior a las condiciones restantes, tanto por la reducción del espacio como por la condición de competencia intra-familiar.

Estos resultados son el preámbulo del efecto de la condición de competencia sobre el desempeño de los genotipos y demuestra la importancia de establecer las plantaciones de acuerdo al espaciamiento y diseño en los cuales fueron probados los genotipos, de lo contrario se reflejaría en predicciones de ganancias genéticas erróneas y en resultados poco satisfactorios en la producción final.

Palabras clave: *Pinus pseudostrobus*, competencia, crecimiento, ideotipo, productividad y estrés.

VARIACIÓN GENÉTICA DE CARACTERES CUANTITATIVOS Y EVALUACIÓN DEL DESEMPEÑO DE FAMILIAS DE MEDIOS HERMANOS DE *Pinus pseudostrobus* LINDL, BAJO DIFERENTES CONDICIONES DE COMPETENCIA

II. General Summary

In a common garden test, we evaluated the effect of a competitive environment on the physiological development, growth and productivity of 13 genotypes of *Pinus pseudostrobus* and its impact on the genetic parameters: (h^2) heritability (r_B) and type B genetic correlations; 13 half-sib families were established under three competition conditions: I) low inter-family competition, with mixed families and planted at a spacing of 0.25 m × 0.12 m, II) high inter-family competition, with mixed families planted at 0.12 m × 0.06 m, and III) high intra-family competition, with families planted in single-family subplots 0.12 m × 0.06 m. The comparison between conditions I *vs*. II was made to evaluate the effect of planting density and the comparison between conditions II *vs*. III, the effect of inter and intra-familiar competitions. The response variables were: height (ALT), diameter at the stem base (DBT), biomass: total (BTT), root (BRZ), stem (BTA), leaf (BHJ), branch (BRA), the length of branches (LRA), insertion height of the lowest branch on the stem (IRT), total chlorophyll (CLT), chlorophyll *a* (CLA), chlorophyll *b* (CLB), chlorophyll *a*/*b* ratio (CA/B) and survival (SPV). Significant differences between conditions (P≤0.05) of competition associated with the reduction of space, growth variables (ALT and DAT), productive (BTT, BRZ, BTA, BHJ, BRA), physiological (CLT, CLA, CLB and CA/B) Architecture (LRA IRT) and (SPV). The effect of intra-familial competition condition (III) was reflected in the genetic parameters, the h^2 showed downward trends during periods of maximum competition, just as the correlations r_B showed low values, suggesting changes in the ranking genotypes between inter- and intra-familiar conditions. The amount of chlorophyll per area as much (CLT, CLA, CLB and the CA/B) also showed the effect of intra-family condition, increasing the amount of chlorophyll by changing the ratio of chlorophyll *a*/*b* on conditions I and II, which indicated higher stress conditions within

the competition condition III. Overall, the results said that families respond differently to competitive conditions tested, we observed behaviors that can be categorized into different families ideotypes as ideotype isolation: with high survival, development and changes in higher conformation of the architecture (longer branches) that provide an advantage over its neighbors, ideotype competition: median survival and development with average and low aggressiveness in its architecture (average length branches) and ideotypes culture: with the passive growth that can become poor survival. Finally we can confirm that individuals developed into the competition condition III had a higher stress level the remaining conditions, due to the reduction of space as the condition of intra-family competition.

These results are the precursors of the effect of competition condition on the performance of the genotypes and demonstrate the importance of plantations according to spacing and the design which genotypes were tested, otherwise it wil be reflected in erroneous predicted genetic gains and unsatisfactory results in the final production.

Keywords: *Pinus pseudostrobus*, competition, growth, ideotype, productivity and stress.

VARIACIÓN GENÉTICA DE CARACTERES CUANTITATIVOS Y EVALUACIÓN DEL DESEMPEÑO DE FAMILIAS DE MEDIOS HERMANOS DE *Pinus pseudostrobus* LINDL, BAJO DIFERENTES CONDICIONES DE COMPETENCIA

III. Introducción general

Pinus pseudostrobus Lindl., es una de las especies del género *Pinus* que presenta una amplia distribución dentro de la República Mexicana, primordialmente en entidades como: Michoacán, Jalisco, Estado de México, Distrito Federal, Morelos, Puebla, Hidalgo, Tlaxcala, Veracruz, Oaxaca, Guerrero y Chiapas (Perry 1991). Su distribución altitudinal abarca de los 1,600-3,200 m. (Martínez 1948, Perry 1991).

P. pseudostrobus forma masas puras y también crece en asociación con especies como: *P. montezumae, P. douglasiana, P. michoacana, P. maximinoi, P. leiophylla, P. ayacahuite, P. patula, P. cembroides, P. rudis, P. pringlei, Abies religiosa, Quercus* sp., *Arbutus* sp., *Juniperus* sp., *Buddleia* sp. *y Dasylirion* sp. (Eguiluz-Piedra 1978, Perry 1991).

Las condiciones climáticas preponderantes para la distribución de esta especie son de los 800-1500 mm de precipitación anual y un con amplio rango en temperatura que va de los -9 a los 40ºC (Martínez 1948, Perry 1991).

La calidad de la madera es uno de sus principales atributos, con gravedad específica de 0.32 a 0.51 y con una elevada calidad de pulpeo para la industria papelera, teniendo usos variados como: la madera, decorativo, muebles, construcción entre otras (Perry 1991).

Como ya se mencionó, *Pinus pseudostrobus* Lindl., es una de las especies forestales de mayor importancia de México, esta especie posee características deseables de velocidad de crecimiento y calidad de la madera para su uso en plantaciones comerciales (Perry 1991). Por lo cual ha sido establecida con éxito fuera de su distribución natural en: Brasil (Ferreira *et al*. 1972), Sudáfrica, Colombia y

Venezuela (Wright y Wessels 1992). El incremento en la demanda de productos derivados de la madera aumenta constantemente, por otro lado las áreas de producción forestal se reducen cada vez más debido a diferentes aspectos como el cambio del uso de suelo entre otras (Sáenz-Romero *et al*. 2003). Ante esta situación es prioritario incrementar la producción de materia prima por unidad de área estableciendo plantaciones comerciales bajo criterios de manejo intensivo (McKeand *et al*. 2007). En el mejoramiento genético de especies forestales tradicionalmente se realizan ensayos de progenies o procedencias con genotipos distribuidos aleatoriamente dentro del ensayo, en parcelas de uno o varios árboles (Zobel y Talbert 1992). Las pruebas de progenies nos permiten conocer el valor genético de los progenitores en una característica de interés (Zobel y Talbert 1992, White *et al*. 2007), desarrollando progenies con mejoramiento o desarrollo de características deseables a través de la selección como: resistencia a heladas, estrés hídrico o característica de interés económico (White *et al*. 2007). Las progenies de los genotipos seleccionados bajo las condiciones del ensayo se plantan operativamente en un arreglo aleatorio o en grandes bloques monogenotípicos, ya sea clonales o familiares (Libby 1996). Generalmente el tiempo dentro de los ensayos de progenie para realizar la selección de los mejores genotipos es prolongado (Cambrón-Sandoval *et al*. 2008), en la mayoría de los ensayos no se toma en cuenta que el desempeño de los genotipos no solo depende de las condiciones bajo las cuales se desarrolla el individuo, sino también de la densidad de plantación (Harms *et al*. 2000), de la edad de selección (Bouvet *et al*. 2003) y de los genotipos junto a los cuales está creciendo (Adams *et al*. 1973). Se ha determinado que reducir los espaciamientos de crecimiento afecta el desarrollo de los individuos (Harms *et al*. 2000, Sánchez-Vargas y Vargas-Hernández 2007) y aumenta la mortalidad (Garcia-Leite *et al*. 2006), así mismo, crecer junto a individuos de una conformación genética similar afecta negativamente el desarrollo (Bouvet 1997, Brouard *et al*. 2000).

En la mayoría de estudios en general solo se manipula una variable para determinar cambios en el desempeño de los genotipos, como las variaciones ambientales (Chadwick y Bruce 1990), el tipo de suelo (Grubb 1977), la densidad de

plantación (Harms *et al*. 2000), o la edad de selección (Bouvet *et al*. 2003), algunos otros determinan cambios en base al tipo de genotipos junto a los cuales se está creciendo (Adams *et al*. 1973, Sánchez-Vargas y Vargas-Hernández 2007). Por lo cual sería indispensable ver la respuesta de los genotipos desde un punto de vista integral con el mayor número de variables posibles y poder identificar cambios y patrones en el desarrollo, estas respuestas pueden ser a través de cambios morfológicos (Townsend y Hanover 1972, Vincent y Harja 2008) y/o fisiológicos (Thorpe *et al*. 2010, Sánchez-Gómez *et al*. 2011), permitiendo conocer la plasticidad fenotípica de las especies y relacionando los patrones en el crecimiento con las condiciones de competencia (Real *et al*. 1989).

La presente tesis está dividida en tres capítulos principales: en el primero se aborda la variación genética en caracteres cuantitativos, tales como la altura total de la planta y el diámetro a la base del tallo, además del control genético y la estabilidad de las características de crecimiento. El segundo capítulo consiste en un análisis del comportamiento fisiológico a partir de la cantidad de clorofila total y cambios en la relación de los pigmentos principales como parámetro de estrés asociado a la condición de competencia. El tercer capítulo es referido a la producción y distribución de biomasa en peso seco, a partir de cambios de conformación de la arquitectura de crecimiento con repercusión en la supervivencia de los genotipos.

En conjunto el presente estudio pretende analizar el efecto de condiciones de competencia de alta y baja densidad y de condiciones de competencia inter e intra-familiares, identificando patrones específicos en el crecimiento asociados a cada condición de competencia. Siendo el inicio de futuros programas de mejora, a través de la reducción de tiempos y costos en el establecimiento y mantenimiento de los ensayos.

IV. **Hipótesis**

Ho. Es la condición de competencia en jardín común la principal condicionante en la supervivencia, desempeño, productividad y conformación del crecimiento de las familias evaluadas de *Pinus pseudostrobus*.

VARIACIÓN GENÉTICA DE CARACTERES CUANTITATIVOS Y EVALUACIÓN DEL DESEMPEÑO DE FAMILIAS DE MEDIOS HERMANOS DE *Pinus pseudostrobus* LINDL, BAJO DIFERENTES CONDICIONES DE COMPETENCIA

V. Objetivos

Objetivo General:

Determinar el efecto de diferentes condiciones de competencia sobre caracteres de productividad y crecimiento y sus parámetros genéticos en familias de medios hermanos de *Pinus pseudostrobus*.

Objetivos particulares:

1).- Evaluar el efecto de las condiciones de competencia sobre la variación del crecimiento en diámetro a la base del tallo y altura total.

2).- Estimar los parámetros genéticos de familias de medios hermanos de *P. pseudostrobus* bajo diferentes condiciones de competencia, en un ensayo de jardín común.

3).- Evaluar el desempeño de los genotipos de familias de medios hermanos de *P. pseudostrobus* a través de diferentes condiciones de competencia en un ensayo de jardín común.

4).- Evaluar la variación en la cantidad de clorofilas de *P. pseudostrobus*, en un ensayo de jardín común.

5).- Evaluar la arquitectura y variación en la producción de biomasa de *P. pseudostrobus*, en un ensayo de jardín común.

VARIACIÓN GENÉTICA DE CARACTERES CUANTITATIVOS Y EVALUACIÓN DEL DESEMPEÑO DE FAMILIAS DE MEDIOS HERMANOS DE *Pinus pseudostrobus* LINDL, BAJO DIFERENTES CONDICIONES DE COMPETENCIA

CAPÍTULO 1

GENETIC GROWTH PARAMETERS IN *Pinus pseudostrobus* FAMILIES UNDER DIFFERENT COMPETITIVE ENVIRONMENTS

Cambrón-Sandoval V. H.[1], Sánchez-Vargas N. M.[1], Sáenz-Romero C.[1], Vargas-Hernández J. J. [2], España-Boquera M. L. [1] and Herrerías-Diego Y.[3]

[1]Instituto de Investigaciones Agropecuarias y Forestales, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (IIAF-UMSNH), Morelia, Michoacán, México. hugo.cambron@gmail.com, nsanchezv@yahoo.com, csaenzromero@gmail.mx, boquera@zeus.umich.mx, [2]Forestal, Colegio de Postgraduados. Montecillo, Edo. de México. vargashj@colpos.mx, [3] Facultad de Biología (UMSNH) y diego@oikos.unam.mx.

1) Abstract

Pinus pseudostrobus Lindl. is a widely distributed species in Mexico, occurring also in Guatemala, Honduras, and El Salvador, which has been tested outside its natural range, in South Africa, Colombia, Brazil, Venezuela, Chile and New Zealand. Due to its great potential, it is necessary to select genotypes capable of increasing its production in the shortest possible time through genetic improvement strategies, where individuals are subjected to conditions forcing them to express their growth

potential in advance. The objectives of the present study were to evaluate the genetic variation among half-sib progenies and to estimate heritability (h^2) of stem height (SH) and diameter (SD) for seedlings growing under different competitive conditions in a common garden trial. A split-plot experimental design with four replications and three competitive environments (treatments) was used: I) low inter-family competition (0.25x0.12 m), (II) high inter-family competition (0.12x0.06 m), and (III) high intra-family competition; 13 half-sib families were assessed, carrying out monthly evaluations during 10 months. Estimated h^2 at individual and family-means levels for both SH and SD varied among competitive environments. For conditions I and II, a trend towards increasing h^2 with age of seedlings was shown, but for condition III, a reverse trend was observed (values close to zero). A high genetic stability in SH performance was found in both I and II, and II and III, pairs of environments, as measured by the type-B genetic correlation ($0.70 \leq r_B \leq 1.0$ for SH), and lower one in SD ($0.71 \leq r_B \leq 0.80$ for SD) in both pairs of environments, but in both SH and SD traits the pattern through evaluation time was different in each pair of environments. It was concluded that the competition conditions used in field trials for genotype evaluation may significantly affect the variance components, estimation of genetic parameters and genotype stability.

Key words: *Pinus pseudostrobus* Lindl., competition, genetic parameters, genetic stability.

1.1) Resumen

Pinus pseudostrobus Lindl., es una especie mexicana que ha sido probada con buenos resultados fuera de su área de distribución natural, en Sudáfrica, Colombia, Brasil y Venezuela. Debido a su gran potencial, es necesario contar con genotipos capaces de aumentar su producción en el menor tiempo posible, a través de estrategias de mejoramiento genético en las que se someta a los individuos a condiciones que los obliguen a expresar sus habilidades de desarrollo

anticipadamente. El objetivo del presente trabajo fue evaluar la variación genética entre progenies de medios hermanos y estimar la heredabilidad de altura de planta (AL) y diámetro a la base del tallo (DB) de plántulas creciendo bajo distintas condiciones de competencia en un ensayo de jardín común. Se utilizó un diseño de parcelas divididas con cuatro repeticiones y tres condiciones de competencia (tratamientos): (I) baja densidad inter-familiar (0.25 x 0.12 m), (II) alta densidad inter-familiar (0.12 x 0.06 m) y (III) alta densidad intra-familiar; se ensayaron 13 familias de medios hermanos, realizando evaluaciones mensuales durante 10 meses. El comportamiento de la heredabilidad a nivel individual como de medias de familia fue diferente de acuerdo a la condición de competencia, tanto para AL como para DB. Para las condiciones I y II se mostró una tendencia a incrementar conforme aumentó la edad de los individuos; en cambio, en la condición III se observó una tendencia a disminuir con el paso de la edad de los individuos (valores cercanos a cero). La mayor estabilidad de los genotipos tanto en AL y DB se determinó entre la condición I y II con correlaciones genéticas tipo B elevadas (AL $0.50 \leq r_B \leq 0.98$) y las bajas entre las condiciones II y III (AL $0.51 \leq r_B \leq 0.62$). Con lo anterior se concluyó que el efecto de la condición de competencia puede afectar significativamente los parámetros genéticos y la estabilidad de los genotipos.

Palabras clave: *Pinus pseudostrobus*, competencia, parámetros genéticos, estabilidad genética.

2) Introduction

Pinus pseudostrobus Lindl. is a species of enormous importance for Mexico, since it is one of the native *Pinus* species with the largest distribution and forest exploitation (Perry 1991). It has one of the largest natural ranges of any of the Mexican pines species and is desired for its growth rate and wood quality traits for use in commercial plantations. The species has been widely tested in Mexico and other regions worldwide, such as Brazil (Pires 1987), South Africa, Colombia, and

Venezuela (Wright and Wessels 1992), Chile and New Zealand; in this last country has done well near the sea level (Millar 1998). Timber of this species may be used for different purposes, such as saw wood, plywood, veneer, molding, construction, cabinet making, craftwork, and pulpwood, among others. The interest in the species for commercial plantations requires selection of appropriate individuals for production of high-quality germplasm.

In genetic improvement of forest species, provenance or progeny trials are traditionally carried out, with genotypes randomly distributed within the trial in single- or multiple-tree plots (Zobel and Talbert 1992). The progeny of the genotypes selected under trial conditions, are operatively planted in a random arrangement or in large monogenotypic, clonal or family blocks (Libby 1996). However, it should be considered that genotype performance depends not only on the site conditions where the trial is established, but also on plantation density (Harms *et al.* 2000), selection age (Bouvet *et al.* 2003), and on the genotypes growing close to them (Adams *et al.* 1973).

Conducting field trials which allow distinguishing and understanding the effects of different factors influencing genotype productivity requires large areas and can be complicated and expensive. Traditional progeny trials require a long time to determine the best genotypes for growth traits; for example, in *Pinus elliottii* Engelm. the greatest theoretical genetic gain per year could be obtained by selecting at 10 years (Squillace *et al*. 1976). Strategies to establish relatively simple trials, to reduce time and cost of field testing, have been used since Franklin (1983) demonstrated that trials established at low spacing could mimic patterns of phenotypic, genotypic and environmental parameters found at older ages in trials established at conventional spacing (Franklin 1979). Different trial settings have been evaluated, aiming to occupy less land (Wei and Borralho 1998, Kumar 2007), reflecting stand dynamics (Xiang *et al.* 2003), and allowing recognition of genetic parameter trends at early ages (Adams 1980, St-Clair and Adams 1991, Jonsson *et al*. 2000).

The option to reduce the assessment period by using low-spacing trials allows the genotypes to enter competition at younger ages; however, these trial conditions may also affect survival, as occurred in *Pinus taeda* L. where survival percentage was significantly reduced as trial density increased (García-Leite *et al.* 2006). Reduction of growing-space in order to accelerate genetic evaluation is based on the assumption that response mechanisms of trees are similar at juvenile and mature ages, so that if individuals are subjected to specific competitive conditions at early development stages, it is expected that they will express the same traits at later stages (Amateis *et al.* 2003, Bouvet *et al.* 2003).

Some studies realized had take account the spacing among genotypes (Franklin 1983), in others one have been evaluated the intergenotypic interaction between pair of families, where the categories of interaction were observed only between families without shared parentage and the genetics parameters did not were analyzed (Adams *et al*. 1973), and when the genetics parameters were analyzed, differences between pairs of competitive environments were not found in the trait evaluated, and was not evident a parameters tendency due the characteristics of the test (St. Clair and Adams 1991). The specific objective of this study was to determine the effect of competitive condition in early development stages on genetic control and stability of growth traits in half-sib families of *P. pseudostrobus* Lindl., growing in a common-garden test.

3) Materials and methods

3.1 Trial establishment.

Thirteen individual-tree seed lots (open-pollinated families) of *Pinus pseudostrobus* Lindl., collected in natural forests of the Indigenous Community of Nuevo San Juan Parangaricutiro (CNSJP), Michoacán, Mexico, between 2,100 and 2,800 m above sea level (19°28’ N, 102° 11’ W to 19 ° 24’ N, 102° 13’ W) were included in the study. The seed were germinated under laboratory conditions, and

then transplanted into rigid cooperblock containers (220 cm^3), where seedlings grew for three months. At this age, seedlings were transplanted to a progeny trial in common garden conditions, consisting of a rectangular case, 15 m long x 1.2 m wide x 0.6 m high (Figure 1); the case was filled with a 20-cm layer of coarse volcanic rock (28.4-37.3 mm thick), 5 cm of tezontle (small volcanic rock, 9.4-19.6 mm thick), 10 cm of oak forest top-soil, and 20 cm of a peat moss®- agrolita®-vermiculite mixture (2:1:1 in volume) and osmocote® (slow release fertilizer).

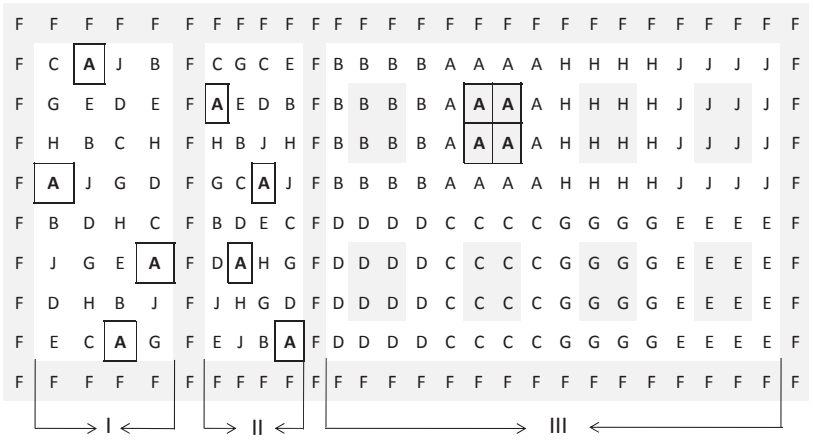

Figure 1. Split-plots experimental design of *Pinus pseudostrobus* Lindl. in a common garden test (Environment I; Environment II and Environment III).

The trial was established using a split-plot experimental design with four blocks (replications) and four seedlings in each experimental unit. The competitive environments were assigned to the main plots and the half-sib families to the subplots. Three competitive environments were tested: I) low inter-family competition with mixed family plots, planted at a spacing of 0.25 m x 0.12 m; II) high inter-family competition, with mixed family plots at a spacing 0.12 m x 0.06 m; and III) high intra-family competition, with single-family plots at a spacing of 0.12 m x 0.06 m, this spacing corresponds to 1/32th of one used in the operative plantations by CNSJP of 2.0 m x 4.0 m), with those spacing we hoped that the individuals would be enter in competition into three or four months forcing the change of tendencies of genetics

parameters, inclusive at more early age than other studies. Environments I and II allowed assessing the effect of competition intensity associated to plantation density, and environments II and III, the effect of genotypic interaction (inter- *vs* intra-family competition). A buffer line of seedlings was planted in the perimeter of each competition environment (*i.e.*, two buffer seedlings between main plots and subplots in environment III) in order to avoid border effects. Thus, for the intra-family competition subplots 16 seedlings were included, using only the four central ones for statistical analysis, since they were surrounded by individuals of the same family.

3.2 Growth traits evaluated.

After trial establishment, total seedling height (SH) and stem diameter (SD) were measured at monthly intervals up to 10 months of age, when 17 % mortality was reached at environment I, and 35 % at environments II and III. In this species the maternal effect is irrelevant after six months in height and seventh months in diameter, after sowed (Castellanos-Acuña 2010) so, the maternal effect was not significant three months in height and fourth in diameter after the trial was established, and although the heritability values were changed during the first months of the trial, the tendency would stay. SH was measured using a graduated ruler (cm), and SD was measured at approximately 5 cm above the substratum, with a digital caliper (mm).

3.3 Data analysis.

A global analysis was conducted to determine possible significant differences in the expression of genotypes among the competitive environments, using the following statistical model, where factors *B* and *C* were considered as having fixed effects:

$$Y_{ijkl} = \mu + B_i + C_j + BC_{ij} + F_k + CF_{jk} + BCF_{ijk} + e_{ijkl}$$

Where: Y_{ijkl} is the observed value of the lth individual in the kth family, at the jth competitive environment, in the ith block; μ is the mean population value; B_i is the

fixed effect of the ith block; C_j is the fixed effect of the jth competitive environment; BC_{ij} is the interaction effect of the ith block with the jth competitive environment; F_k is the random effect of the kth family [E (F_k) = 0; Var (F_k) = σ^2_f]; CF_{jk} is the random interaction effect of the jth competitive environment with the kth family [E(CF_{jk}) =0; Var (CF_{jk}) = σ^2_{cf}]; BCF_{ijk} is the random interaction effect of the ith block with the jth competitive condition and the kth family, or random plot error [E(BCF_{ijk}) = 0; Var (BCF_{ijk}) =σ^2_{bcf}]; and e_{ijkl} is the random within-plot error [E(e_{ijkl}) = 0; Var (e_{ijkl}) = σ^2e].

In addition, the variance components for each competitive environment were estimated separately using the data of the alive individuals at each evaluation age, using PROC MIXED and the DDFM=SATTERTH option to correct for the unbalance in the data (SAS Institute Inc 2006), with the following model where factor *B* is considered as having fixed effects:

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

Where: Y_{ijk} is the observed value of the kth individual of the jth family in the ith block; μ is the mean value of population; B_i is the fixed effect of the ith block; F_j is the random effect of the jth family [E (F_j) = 0; Var (F_j) = σ^2_f]; BF_{ij} is the random interaction effect of the jth family with the ith block, or random plot error [E (BF_{ij}) = 0; Var (F_{ij}) = σ^2_{bf}]; and e_{ijk} is the random within-plot error [E (e_{ijk}) = 0; Var (e_{ijk}) = σ^2_e].

Individual-tree (h^2_i) and family-mean (h^2_f) heritability were estimated with the equations described by Falconer and Makay (2001):

$$h^2_i = 3\sigma^2_f / (\sigma^2_f + \sigma^2_{bf} + \sigma^2_e)$$

$$h^2_f = \sigma^2_f / [(\sigma^2_e / bn) + (\sigma^2_{bf} / b) + \sigma^2_f]$$

Where: σ^2_f is the family variance, σ^2_{bf} is the plot error variance; σ^2_e is the within-plot error variance, as they were defined previously; *n* is the harmonic mean of the number of seedlings per plot at the moment of evaluation (*n* varied from 4 to 3.41 between the first and the last evaluation date), and *b* is the number of blocks.

In order to estimate individual-tree heritability, a genetic determination coefficient of three was used for estimating additive genetic variance, because seedlings in the open-pollinated families tested were assumed to be more closely related than half-sibs (Namkoong 1966; Squilace 1974), due to the relatively short distances between some mother trees in the natural stands sampled (Sáenz-Romero, pers. com.). The standard error of heritability (σ_h^2) was calculated using Dickerson's method (Dieters *et al.* 1995).

Stability of family performance between competitive environments was evaluated, separating the effect of competition intensity (environment I *vs.* II) and competition type (environment II *vs.* III), by estimating type-*B* genetic correlations (r_B) between each pair of environments with the following equation (Yamada 1962):

$$r_B = \sigma^2_f / (\sigma^2_f + \sigma^2_{cf})$$

Where: σ^2_f is the family variance, and σ^2_{cf} is the competitive environment by family interaction variance obtained from the joined data analyses for each pair of competitive environments.

4) Results and discussion

4.1 Seedling growth among competitive environments.

After eight months, seedling height (SH) in the low inter-family competitive environment was significantly higher ($P < 0.05$) than in the two high competitive environments, but there were no significant differences between these two environments (high inter- and intra-family competition) throughout the evaluation period (Figure 2a). Stem diameter (SD) growth showed similar trends as that for SH, but differences between high and low competitive environments became significant after only five months of evaluation (Figure 2b). Similar growth trends associated with stand density have been observed in other tree species, such as *Eucalyptus grandis*

Hill ex Maiden and *Eucalyptus urophylla* S.T. Blake clones when evaluated at different plantation densities (Bouvet 1997, Brouard and John 1999).

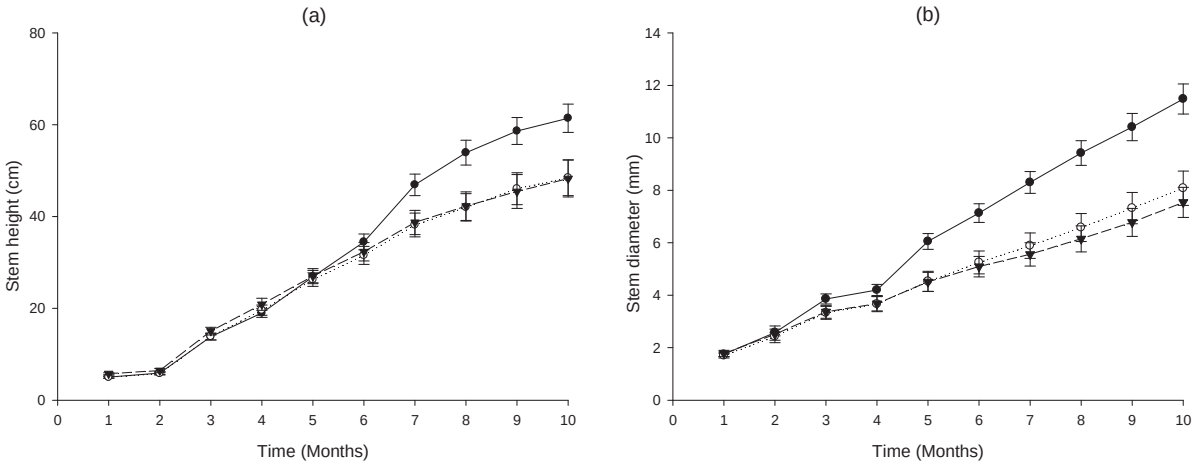

Figure 2. Stem height (a) and diameter (b) growth in *P. pseudostrobus* Lindl. seedlings under three competitive environments, (●—● Environment I; ○---○ Environment II and ▼--▼ Environment III).

4.2 Effect of competitive environment on heritability.

Competition intensity (environment I *vs*. II) did not affect genetic control of SH (Figure 3a y b); both individual-tree and family-mean heritability values varied from low to relatively high under both conditions ($h^2_i \geq 0.33 \pm 0.07$; $h^2_f \geq 0.85 \pm 0.41$). In the two competition levels, the heritability was relatively stable, but slowly lower in the Environment II that in Environment I, mainly due to reduction in the between-plot variance (Figure 4c), and with a slowly trend towards increasing with age of seedlings in environment I, during the last six months of the study. The trend of heritability in the Environment I, agrees with those found for other *Pinus* species (Balocchi *et al.* 1993,

Viveros *et al.* 2005). The standard error was relatively low for individual-tree heritability (±0.07), unlike the one estimated for family-mean heritability (±0.41), probably due to the reduced number of progenies included in the trial. Studies carried out in *Eucalyptus urophylla* S.T. Blake *x Eucalyptus pellita* F. Muell. hybrids, including only 16 genotypes, obtained similar results with respect to the magnitude of standard error of individual-tree and family-mean heritabilities (Bouvet *et al.* 2003).

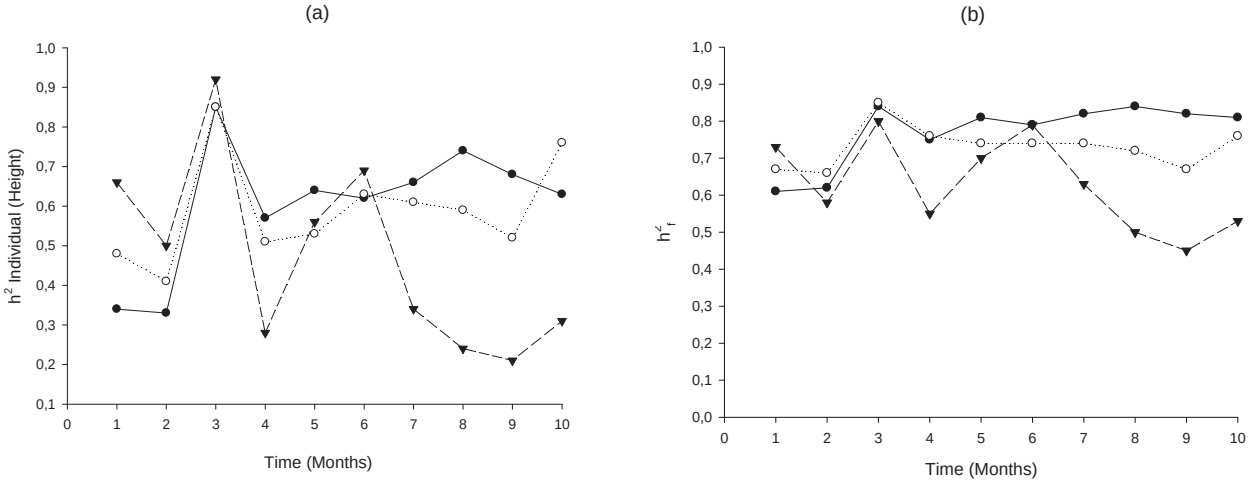

Figure 3. Individual (a) and family-mean (b) heritability for seedling height under different competitive environments in *P. pseudostrobus* Lindl. (●—● Environment I, ○---○ Environment II and ▼--▼ Environment III).

Unlike environments I and II, the individual-tree and family-mean heritability values estimated for environment III (high intra-family competition) showed an erratic trend in the first months and then diminished after six months of age, reaching minimum values, between 0.20 and 0.45, respectively (Figure 3) due both to a reduction in within-plot variance (Figure 4c) and an increase in between-plot variance (Figure 4b). Reduction of heritability in this test environment in the last four months is primarily due to a reduction in family variance (Figure 4a) and an increment in within-

plot variance, contributing over 90% to total variance after sixth months of evaluation (Figure 4c), due the effect of intense intra-family competition, during that period of the study. That is, intra-family competition generated growth differences among members of the same family, whereas in the high inter-family competition environment, competition increased the differences among members of different families (*i.e.*, the differences mostly favored members of the same families) (Figure 4).

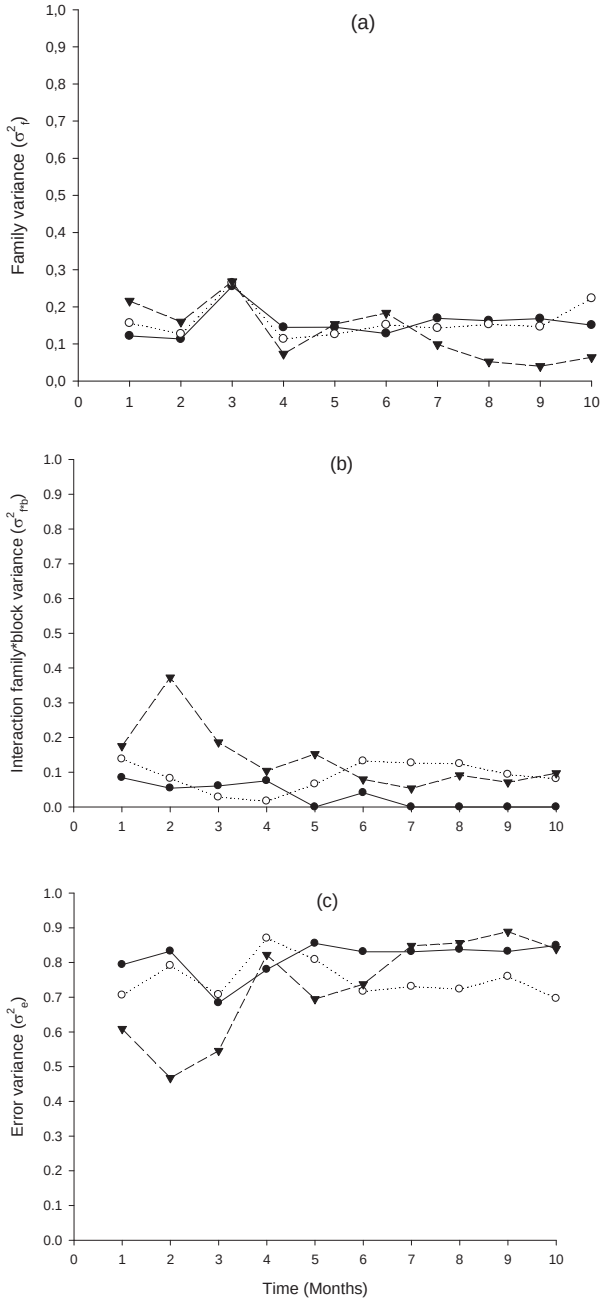

Figure 4. Proportions of variances for seedling height under different competitive environments in *P. pseudostrobus* Lindl. (a) family variances, (b) interaction family*block variances and (c) error variances (●—● Environment I, ○---○ Environment II and ▼--▼ Environment III).

Heritability trends for SD across competitive environments I and II were similar to those observed for SH in the same environments, even though the values were slightly lower in environment I ($h^2_i \geq 0.02 \pm 0.04$; $h^2_f \geq 0.73 \pm 0.18$), and not significantly ($P > 0.05$) different from zero in some cases (Figures 5 and 6). However, in environment III (high intra-family competition) genetic control of SD is low, with most values below 0.10 for h^2_i and 0.30 for h^2_f , and only significantly ($P \leq 0.05$) different from zero at ages 1 and 10 months (Figures 5 and 6). The differences in genetic control for SD were mainly due to the high within-plot variance component, particularly for environment III, contributing over 95% to total variance after five

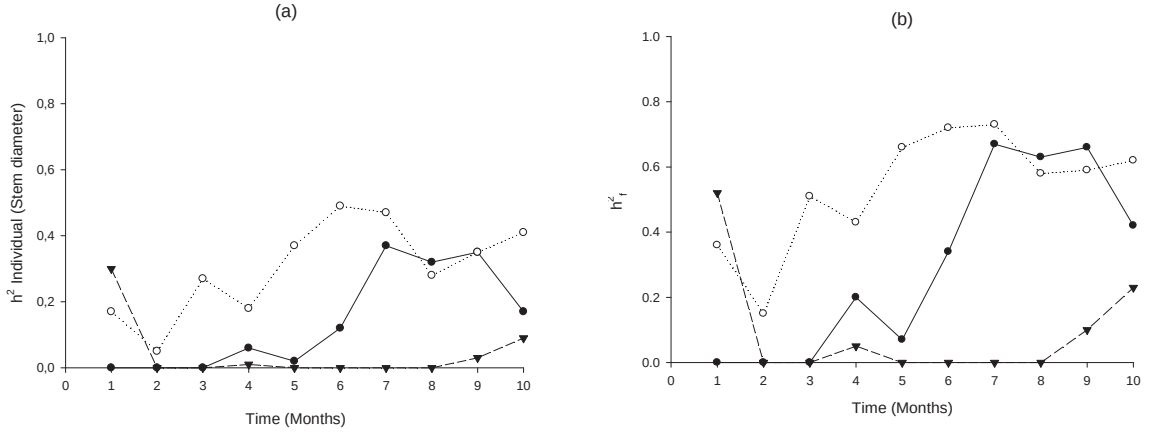

Figure 5. Individual (a) and family-mean (b) heritability for stem diameter under different competitive conditions in *P. pseudostrobus* Lindl. (●—● Environment I, ○---○ Environment II and ▼--▼ Environment III).

In several studies it has been demonstrated that growth in stem diameter is much more affected by environmental factors, particularly due to differences in spacing among individuals, so it generally has lower genetic control than height growth, both at juvenile and mature ages, as in *Pinus taeda* (Hamrick 2004). The data of this study confirm that SD was more susceptible to environmental effects of competition among individuals than SH, having greater within-plot variance

contribution to total variance, especially in the high intra-family competitive environment (Figure 6), which caused no significant differences among families.

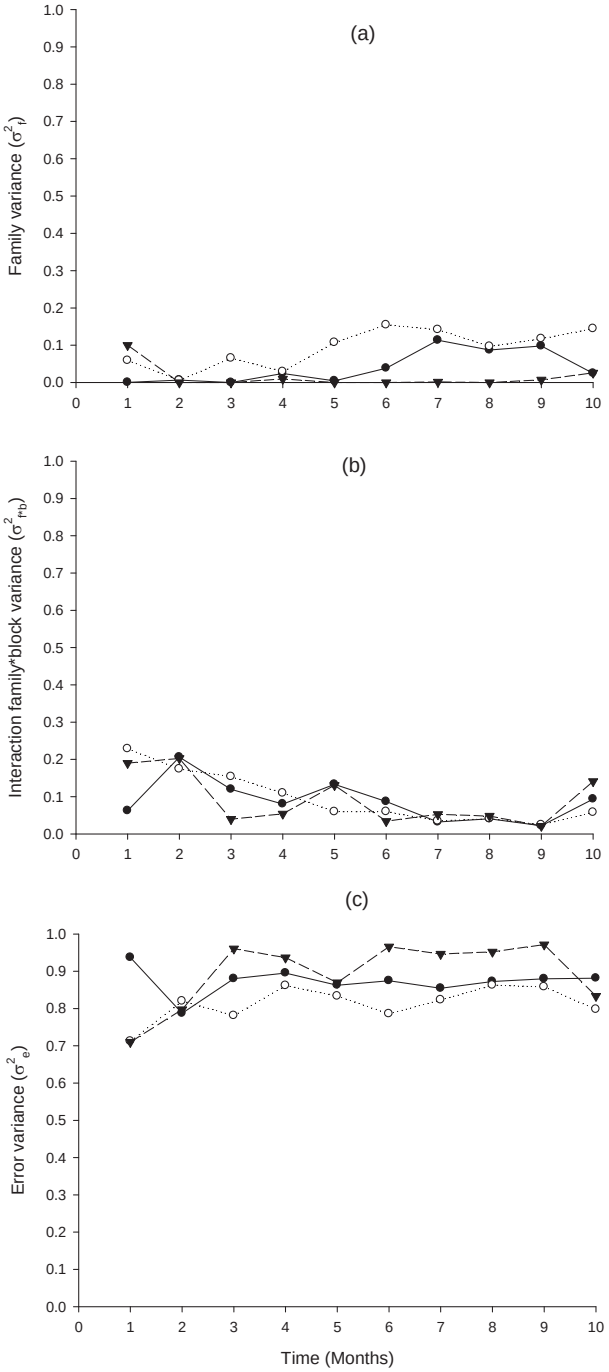

Figure 6. Proportions variances for stem diameter under different competitive environments in *P. pseudostrobus* Lindl. (a) family variances, (b) Interaction family*block variances and (c) error variances (●—● Environment I, ○---○ Environment II and ▼--▼ Environment III).

4.3 Effect of competitive condition on genotype stability.

Considering the criterion used by Shelbourne (1972), *P. pseudostrobus* families had stable performance in SH growth during the first eight months of growth in the two inter-family competition levels (environments I and II); however, after this age, genetic correlation between these two competitive environments diminished gradually (Figure 7a). SD was more sensitive to the competition intensity and only at five months of age was the genetic correlation strong enough to be considered stable between these two competitive environments (Figure 7a).

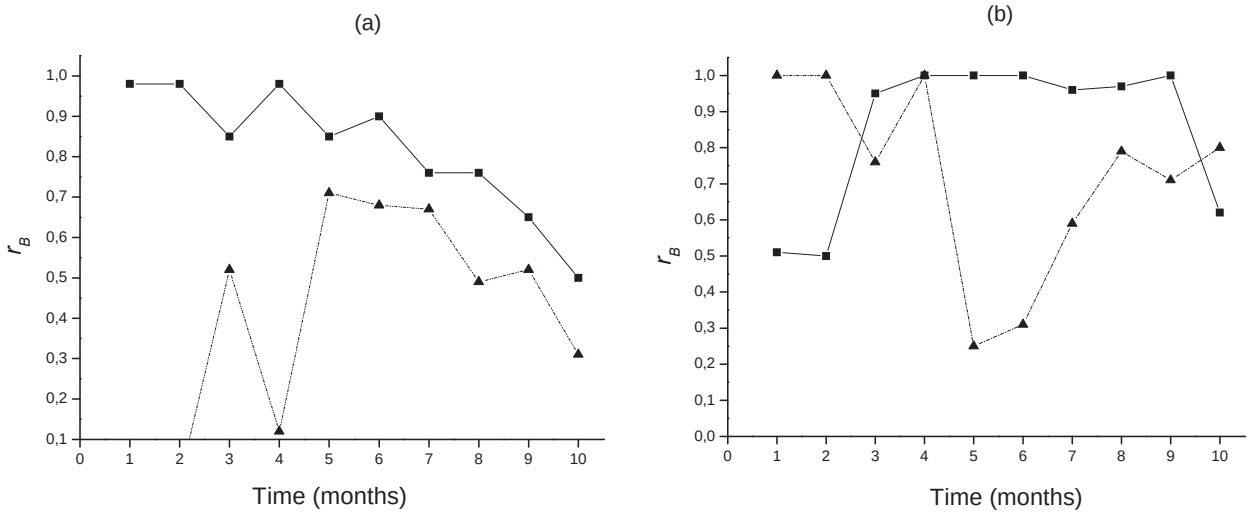

Figure 7. Type-B genetic correlation (r_B) between competitive environments (a) Environment I *vs.* Environment II and (b) Environment II *vs* Environment III), for

growth traits of seedlings in *Pinus pseudostrobus* Lindl. open-pollinated families. (●—● Seedling height and ○--○ Stem diameter).

Family performance in SH between high inter- and intra-family competitive environments was stable during three to nine months of evaluation (Figure 7b), showing that, generally, families reacted similarly under high inter- and intra-family competition, but in the ten age, the interaction environment*family variance was high, due to differences in growth of the some families depending upon environment where they were planted. Family performance in SD was also stable at ages three and eight to ten, when significant differences among families were detected (Figure 7b).

The results of this study indicate that the competitive environment under which the families were evaluated affected not only seedling growth, but also the structure and magnitude of genetic parameters, due to changes in environmental and genetic components of variance (Figures 4 and 6). The competition level had greater effect on the stability of genetic expression of families, whereas the type of competition (inter- and intra-family) had a strong effect on heritability of traits. Although the results presented in this study were obtained under common garden conditions and must be confirmed under field conditions, they should be considered when planning the operational strategy of genetic improvement programs for this species, since they suggest that field tests for evaluation and selection of genotypes should be established under similar competitive environments to those being used for operational plantations; otherwise, we run the risk of not obtaining the expected growth performance of selected families or genotypes.

5) Conclusions

Significant differences were observed in average seedling growth between competition levels (associated to spacing of individuals), but not among inter- and intra-family competitive conditions, with higher average growth in the low inter-family competition environment (condition I). Genetic control of SH and SD was similar

under high and low inter-family competitive environments (I and II), but in the intra-family competition environment heritability values were low, close to zero.

Genetic stability of families in SH, assessed through genetic correlations between pairs of competitive environments, was less affected by competition intensity (environment I *vs.* II) than by competition type (environment II *vs.* III), only at the end of the evaluation period, when competition became more intense and seedling mortality in environments II and III increased. Unlike SH, the genetic stability of families in SD was less affected by competition type (environment II *vs.* III) than by competition intensity (environment I *vs.* II) especially during the last three months of the study. Due to the effects of competitive environment on genetic parameters for growth traits of seedlings, it is important to assess families and genotypes under the same competitive environments intended to be used in the operational plantations of the species where the trees are maintained under competition until the harvest.

Acknowledgments

The authors acknowledge the joint funding of the project FOMIX-MICH-2007-63532 by the Mexican National Council of Science and Technology (CONACyT) and Michoacan State, and the CONACyT doctoral scholarship to Victor Hugo Cambrón.

6) References

Adams W. T. 1980. Intergenotypic competition in forest trees. In: Dancik BP, Higginbotham KO (eds) (1980) Proc Sixth North Am For Biol Workshop. University of Alberta. Edmonton, Alberta. P: 1-14.

Adams, W. T., Roberts, J. H. and Zobel, B. J. 1973 Intergenotypic interactions among families of Loblolly Pine (*Pinus taeda* L.). Theor Appl Genet 43:319-322.

Amateis, R. L., Sharma, M. and Burkhart, H. E. 2003 Scaling growth relationships from seedling plots using similarity analysis. For Sci 49:188-195.

Balocchi, C. E., Bridgwater, F. E, Zobel, B. J. and Jahromi S. 1993. Age trends in genetic parameters for tree height in a nonselected population of Loblolly Pine. For Sci 39:231-251.

Bouvet J. M. 1997. Effect of spacing on juvenile growth and variability of *Eucalyptus* clones. Can J For Res 27:174-179.

Bouvet, J. M., Vigneron, Ph., Gouma, R. and Saya, A. 2003 Trends in variances and heritabilities with age for growth traits in *Eucalyptus* spacing experiments. Silvae Genet 52:121-133.

Brouard J. S. and John S. E. 1999. Tree spacing affects clonal ranking in *Eucalyptus grandis* X *E. Urophylla* Hybrids. J Sustain For 10:13–23.

Castellanos-Acuña D. 2010. Relación entre caracteres cuantitativos de semillas y plantas procedentes de árboles fenotípicamente superiores de *Pinus pseudostrobus* Lindl. Tesis de Licenciatura. Fac. de Biología. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán, México. 72 p.

Dieters, M. J., White, T. L., Littell, R. C. and Hodge G. R. 1995. Application of approximate variances of components and their rations in genetic test. Theor Appl Genet 91:15-24.

Falconer D. S. and Makay T. F. C. 2001. Introducción a la genética cuantitativa. Acribia SA, España 92 p.

Franklin E. C. 1979. Model relating levels of genetic variance to stand development of four north american conifers. Silvae Genet 28: 207-212.

Franklin E. C. 1983. Patterns of genetic and environmental variance in a short-term progeny test of loblolly pine. In: Proc. 17th Southern For Tree Improv Conference. Athens, GA. P: 332-346.

Garcia-Leite, H., Saraiva-Nogueira, G. y Maurício-Moreira, A. 2006. Efeito do espaçamento e da idade sobre variáveis de povoamentos de *Pinus taeda* L. Rev Árvore 30:603-612.

Hamrick J. L. 2004. Response of forest trees to global environmental changes. For Ecol Manage 197:323-335.

Harms R. W., Whitesell, D. C., DeBell, S. D. 2000. Growth and development of loblolly pine in a spacing trial planted in Hawaii. For Ecol Manage 126:13-24.

Jansson, G., Li, B. and Hannrup, B. 2003. Time trends in genetic parameters for height and optimal age for parental selection in Scots pine. For Sci 49:696-705.

Jonsson A, Eriksson G, Ye Z, Yeh C (2000) A retrospective early test of *Pinus sylvestris* seedlings grown at wide and dense spacing. Can J For Res 30:1443-1452.

Kumar A (2007) Growth performance and variability in different clones of *Gmelina arborea* Roxb. Silvae Genet 56(1): 32-36.

Libby W. J. 1996. New Applications in Clonal Forestry. Combined Proceedings International Plant Propagators Society 46:350-354.

Millar I. C. 1998. Early evolution of pines. *In*: Ecology and Biogeography of *Pinus*. Cambridge University, UK.

Namkoong G. 1966. Inbreeding effects on estimation of genetics additive variance. For Sci 12:8-13.

Perry J. P. 1991. The pines of Mexico and Central America. Portland, OR: Timber Press.

Pires C. 1987. Complexo de *Pinus pseudostrobus* em Campos do Jordão e Itararé. In: Simposio sobre silvicultura y mejoramiento genético de especies forestales, CIEF 5:150-61.

Richardson D. M .1998. Ecology and biogeogaphy of *Pinus*. Cambridge University, UK.

SAS Institute Inc (2006) SAS / STAT Guide For Personal Computers, Version 9.1 Raleigh, North Carolina, USA.

Shelbourne C. J. A. 1972. Genotype-environmen interaction: its study and implications in forest tree improvement. In: IUFRO Genetics-Sabrao Joint Symposia. Government For Exp Stn of Japan. Tokyo, Japan. P: B-1(I) 1-28.

Squillace A. E. 1974. Average genetic correlations among offspring from open-pollinated forest trees. Silvae Genet 23:149-156.

StClair J. B. and Adams W. T. 1991. Relative family performance and variance structure of open-pollinated Douglas-fir seedlings grown in three competitive environments. Theor Appl Genet 37:987-997.

Viveros-Viveros, H., Sáenz-Romero, C. y Guzmán-Reyna, R. 2005. Control genético de características de crecimiento en vivero de plántulas de *Pinus oocarpa*. Rev Fitotec Mex 28:333-338.

Wei X. N. and Borralho M. G. 1998. Genetic control of growth traits of *Eucalyptus urophylla* ST Blake in southeast China. Silvae Genet 47(2-3):158-165.

Wrigth J. A. and Wessels A. 1992. Laboratory scale pulping of *Pinus pseudostrobus*, *P*. *maximinoi* and *P*. *patula*. Instituto de Pesquisas Florestais (IPEF International), Piracicaba 2:39-44.

Xiang, B., Li, B. and Isik, F. 2003. Time trend of genetic parameters in growth traits of *Pinus taeda* L. Silvae Genet 52:114-121.

Yamada Y. 1962. Genotype by environmental interaction and genetic correlation of the same trait under environments. Jap J Genet 37:498-509.

Zobel B. y Talbert J.1992. Técnicas de mejoramiento genético de árboles forestales. Limusa, México.

VARIACIÓN GENÉTICA DE CARACTERES CUANTITATIVOS Y EVALUACIÓN DEL DESEMPEÑO DE FAMILIAS DE MEDIOS HERMANOS DE *Pinus pseudostrobus* LINDL, BAJO DIFERENTES CONDICIONES DE COMPETENCIA

CAPÍTULO 2

PRODUCCIÓN DE CLOROFILA EN *Pinus pseudostrobus* EN ETAPAS JUVENILES BAJO DIFERENTES AMBIENTES DE DESARROLLO

Cambrón-Sandoval V. H.[1], Sánchez-Vargas N.[1], España-Boquera M. L. [1], Sáenz-Romero C.[1], Vargas-Hernández J. J. [2], y Herrerías-Diego I.[3]

[1]Instituto de Investigaciones Agropecuarias y Forestales, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (IIAF-UMSNH), Morelia, Michoacán, México. hugo.cambron@gmail.com, nsanchezv@yahoo.com, csaenzromero@gmail.mx, boquera@zeus.umich.mx, [2]Forestal, Colegio de Postgraduados. Montecillo, Edo. de México. vargashj@colpos.mx, [3] Facultad de Biología (UMSNH) y diego@oikos.unam.mx.

1) Resumen

Limitar la cantidad de radiación reduce la actividad fotosintética, causando estrés y alteraciones morfológicas y/o fisiológicas en el desarrollo de las plantas. El presente trabajo analizó el efecto del estrés causado por dos niveles de competencia en familias de medios hermanos de *Pinus pseudostrobus*: alta competencia inter-familiar (ambiente II) y alta competencia intra-familiar (ambiente III), comparado con un ambiente de baja competencia (I). Se cuantificó el contenido de clorofila total, *a*, *b* y la relación entre clorofilas *a/b*, como una indicación del nivel de estrés, en plantas de 10 meses de edad usando el método de Barnes. Las plantas se establecieron en

un ensayo de jardín común, con un diseño de parcelas divididas con cuatro bloques y tres plantas por parcela. En la condición I, la clorofila total fue significativamente mayor ($P<0.05$); no observándose diferencias entre las otras condiciones ($P>0.05$). Un análisis separado de las clorofilas mostró menor contenido de clorofila *a* en plantas rodeadas de individuos genéticamente similares (ambiente III), que cuando fueron diferentes (ambiente II); al contrario, la clorofila *b* fue mayor en individuos genéticamente similares (ambiente III). En conclusión, la competencia intra-genotípica fue mayor que la inter-genotípica, suponiendo un mayor nivel de estrés.

Palabras clave: Clorofila total, Clorofila *a*, Clorofila *b*, Clorofila *a*/*b*, competencia, densidad.

1.1) Summary

When the amount of sun radiation is limited, the photosynthetic activity is reduced, causing stress and morphological and/or physiological changes in the plant development. This work analyzed the stress effect caused by two levels of competition in *Pinus pseudostrobus* half-sib families: high inter-family (environment II) and high intra-family (environment III) competition, compared with a low level of competition (environment I). Total chlorophyll content, *a* chlorophyll, *b* chlorophyll, and the relationship between *a*/*b* chlorophyll, were assessed as indicator of stress in 10 months-old plants using the Barnes method. Plants were established in a common garden test under a split-plot design with four replications and three individuals per plot. Total chlorophyll was significantly higher ($P<0.05$) in the environment I; not differences ($P>0.05$) were observed in comparison to the other competition environments. A separate analysis of chlorophylls indicated lower chlorophyll-*a* content in plants surrounded by genetically similar plants (environment III), than when they were different ones (environment II); conversely, the chlorophyll-*b* content was higher in genetically similar plants (environment III). In conclusion, intra-genotypic

competition was generally stronger than inter-genotype competition, under high levels of stress.

Key words: Half-sib families; Total chlorophyll, *a* chlorophyll, *b* chlorophyll, *a*/*b* chlorophyll, Competition environment.

2) Introducción

El *Pinus pseudostrobus*, es una de las especies forestales de mayor importancia en México. Debido a sus cualidades forestales, ha sido establecida con éxito fuera de su distribución natural: Brasil (Pires 1987), Sudáfrica, Colombia y Venezuela (Wright y Wessels 1992), lo que la ha llevado a desarrollar plasticidad para ser competitiva en los nuevos ambientes. La tolerancia a la competencia es la habilidad de las plántulas para sobrevivir y crecer en presencia de otras, las cuales también buscan los mismos recursos, como luz, agua y nutrientes (Noland *et al.* 2001).

Las plantas tienden a responder de forma morfológica y/o fisiológica a las condiciones ambientales en las que se desarrollan (Townsend y Hanover 1972), modificando la velocidad de crecimiento, la producción de estructuras secundarias y la cantidad de pigmentos. La clorofila, responsable de la fotosíntesis en que la energía lumínica es transformada en energía química por plantas, algas y algunas bacterias (Vermaas 1998), se considera una medida indirecta del estado nutricional de la planta, que por la estrecha relación con el nitrógeno total de las hojas, se ha utilizado como un buen estimador de la condición del dosel en bosques de coníferas (Zarco-Tejada *et al*. 2004).

Los factores exógenos importantes para que se lleve a cabo la transformación lumínica son: energía radiante, humedad, temperatura y estrés hídrico (Kaufmann y Linder 1996). Las plantas sometidas a cualquier tipo de estrés tienden a perder capacidad fotosintética y disminuir el contenido de clorofila de sus hojas (Carter y

Knapp 2001). En hojas jóvenes de pino, disminuye el Ca^{+} y la clorofila total en condiciones de competencia (Carter *et al*. 1989), esto manifiesta la habilidad de las especies para adaptarse morfológica o fisiológicamente, capturar y utilizar eficazmente, la escasa luz disponible.

La clorofila total es la suma de las clorofilas *a* y *b*. La clorofila *a*, es el pigmento principal, que transforma la energía lumínica en energía química, la cual se utiliza en el crecimiento de las plantas, por lo que se considera un pigmento activo. Por su parte, la clorofila *b* absorbe la luz en longitudes de onda diferentes que la clorofila *a*; la luz se transfiere después a la clorofila *a*, que la transforma en energía; por esto, a la clorofila *b* se le considera un pigmento accesorio y forma parte de las antenas colectoras (Gracia-Breijo *et al*. 2006). La disminución en la intensidad de la luz reduce la actividad fotosintética y la concentración de clorofila *b* tiende a ser mayor, afectando la relación de clorofilas *a*/*b* dentro de la planta (Shafiqur *et al*. 2000). Una reducción en el espacio de crecimiento, tendría como efecto una disminución en la cantidad de luz, creando diferencias en el desarrollo de los individuos cuando se modifica la densidad de plantación, aunado a esto el comportamiento de los individuos suele ser diferente cuando crecen junto a individuos de diferente genotipo (competencia inter-familiar), que cuando lo hacen junto a individuos de su propio genotipo (competencia intra-familiar), (Adams *et al*. 1973). En este contexto, en el presente trabajo se comparó el efecto de la competencia intra- e inter-familiar, en los niveles de estrés, tomando como indicador la variación en el contenido de clorofila total, clorofilas *a* y *b,* y la relación entre clorofilas *a/b*, en familias de medios hermanos de *P. pseudostrobus*, en un ensayo de jardín común.

3) Materiales y métodos

3.1 Establecimiento del ensayo.

Se utilizaron semillas de *P. pseudostrobus* de 13 árboles madre (familias), en lotes individuales, identificados por separado durante el estudio, que fueron

colectados en bosques naturales de la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán, México, entre los 2,100 y los 2,800 msnm. Las semillas germinaron en condiciones de laboratorio y posteriormente se trasplantaron a contenedores rígidos Cooperblocks de 220 cm^3 de capacidad, en donde crecieron por tres meses. Después, las plántulas fueron establecidas en un ensayo de jardín común, que consistió en un cajón rectangular de 15.0 m de largo x 1.2 m de ancho x 0.6 m de alto; llenado con capas de 20 cm de espuma volcánica gruesa, 5 cm de tezontle, 10 cm de tierra de encinar y 20 cm de turba de *sphagnum,* perlita expandida y vermiculita en proporción de 2:1:1 en volumen. El ensayo contaba con un sistema de riego automatizado a través de nebulizadores ubicados cada 1.15 m de distancia a una altura de 1.90 m, con una capacidad de riego de 125 cm^3 × minuto. Con periodos de riego de 20 minutos cada tercer día (Solo en época de estiaje se realizaron riegos diarios).

El ensayo se estableció bajo un diseño de parcelas divididas con cuatro repeticiones y tres individuos como unidad experimental; las parcelas grandes fueron las condiciones de competencia y las chicas las familias. Se probaron tres condiciones: I) baja competencia inter-familiar, con familias mezcladas, plantadas a un espaciamiento de 0.25 m × 0.12 m; esta condición actuó como referencia de no competencia, ya que permitió el libre desarrollo de las plantas en las primeras etapas de crecimiento; II) alta competencia inter-familiar, con familias mezcladas plantadas a 0.12 m × 0.06 m, y III) alta competencia intra-familiar, con familias plantadas en subparcelas unifamiliares a 0.12 m × 0.06 m.

Las condiciones I y II permitieron evaluar el efecto del nivel de competencia asociada a la densidad de plantación y las condiciones II y III el efecto del tipo de interacción genotípica (inter- *vs*. intra-familiar). Entre cada condición de competencia se utilizaron fajas de protección de un genotipo diferente a los genotipos probados, para evitar un efecto de borde. Se muestrearon tres plantas por parcela para el análisis; en las parcelas de competencia intra-familiar, con 16 plantas, se usaron tres de las plantas centrales rodeadas por individuos de la misma familia, teniendo 117

individuos por unidad experimental y 156 individuos por parcela, haciendo un total de 468 individuos. La cosecha de las muestras biológicas se realizó el 1º de diciembre del 2008. Al momento de la cosecha el desarrollo en altura promedio por condición de competencia de los individuos, fue de 61.40 ± 3.07 cm en la baja competencia inter-familiar (I), 48.45 ± 4.12 cm en la alta competencia inter-familiar (II) y 47.96 ± 3.79 cm en la alta competencia intra-familiar (III).

3.2 Variables evaluadas.

Los 10 meses de establecido el ensayo, se estimó el contenido de clorofila total, clorofila *a*, clorofila *b* y la relación *a*/*b*. Se tomó una muestra de hojas de la parte central de cada planta seleccionada, en cantidades de 100 a 120 mg de materia fresca, la cual se sometió a un proceso de extracción de clorofila, en DMSO (Dimetilsulfoxido), según el método de Barnes *et al.* (1992). Los resultados se expresaron en cantidad de clorofila *a*, *b* y total, por unidad de superficie foliar (g/m^2).

3.3 Análisis de datos.

Se realizó un análisis de varianza para determinar las posibles diferencias en contenido de clorofilas en los genotipos, según la condición de competencia (procedimiento MIXED) (SAS 2006). Para ello se utilizó el siguiente modelo, en el que *C* y *B* se consideran efectos fijos.

$$Y_{ijkl} = \mu + B_i + C_j + BC_{ij} + F_k + CF_{jk} + BCF_{ijk} + e_{ijkl}$$

donde: Y_{ijkl} es el valor observado del *l*-ésimo individuo en la *k*-ésima familia, en la *j*-ésima condición de competencia y en el *i*-ésimo bloque; μ es el valor promedio de la población; B_i *es* el efecto fijo del *i*-ésimo bloque*;* C_j es el efecto fijo de la *j*-ésima condición de competencia; BC_{ij} es el efecto de la interacción del *i*-ésimo bloque con la *j*-ésima condición de competencia; F_k es el efecto de la *k*-ésima familia; CF_{jk} es el efecto de interacción de la *j*-ésima condición de competencia con la *k*-ésima familia; BCF_{ijk} es la interacción del *i*-ésimo bloque con la *j*-ésima condición de competencia y la *k*-ésima familia y e_{ijkl} es el error dentro de parcela.

4) Resultados y discusión

4.1 Clorofila total.

El contenido de clorofila total en *Pinus pseudostrobus* (figura 1) se encontró en la amplitud de 42.3 µg cm^{-2} y 63.1 µg cm^{-2}, que corresponde al rango superior estimado para *Pinus sylvestris,* con un contenido entre 26.8 y 56.8 µg cm^{-2} (Zarco-Tejada *et al.* 2004); también se encontraron diferencias significativas en clorofila total entre densidades de plantación (P≤0.05) (Figura 8). Ya que el ensayo se estableció en similitud de sustrato y cantidad de agua disponible, la única condición que pudo afectar la cantidad de pigmentos fue el efecto de sombra, como consecuencia de la alta densidad.

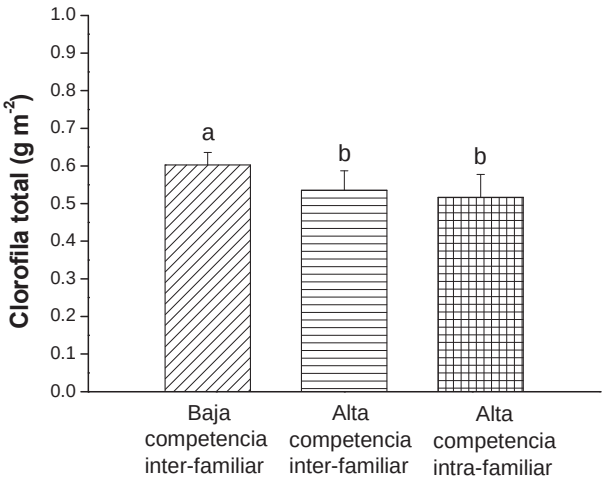

Figura 8. Contenido de clorofila total bajo distintas condiciones de competencia. Donde: letras distintas indican diferencias significativas (P≤0.05) entre ambientes de competencia.

Estos resultados son similares a los reportados en estudios con palmeras, como *Euterpe edulis* Mart., en el que se manipula la intensidad de la radiación lumínica, aduciendo que cuando la cantidad de radiación disminuye, la cantidad de

pigmentos también lo hace de forma proporcional (Nakazono *et al.* 2001) y, como consecuencia, los desarrollos en crecimiento son menores. Dentro de la condición III se presentó una reducción de la cantidad de pigmentos de clorofila total (-1.9%) con respecto a la condición II, sin embargo, esta diferencia no fue significativa (P>0.05), ya que las condiciones de espacio dentro de cada condición fueron similares.

4.2 Clorofila *a.*

Se observaron diferencias significativas (P≤0.05) en la cantidad de clorofila *a*, entre las condiciones de competencia, tanto por efecto del espaciamiento (condición I *vs.* II y I *vs.* III), como por efecto del arreglo de los genotipos (condiciones II *vs.* III) (Figura 9). La condición I, en la que las plantas crecieron sin competencia y por lo tanto sin estrés, fue la que presentó mayor contenido de clorofila *a* (Figura 9).

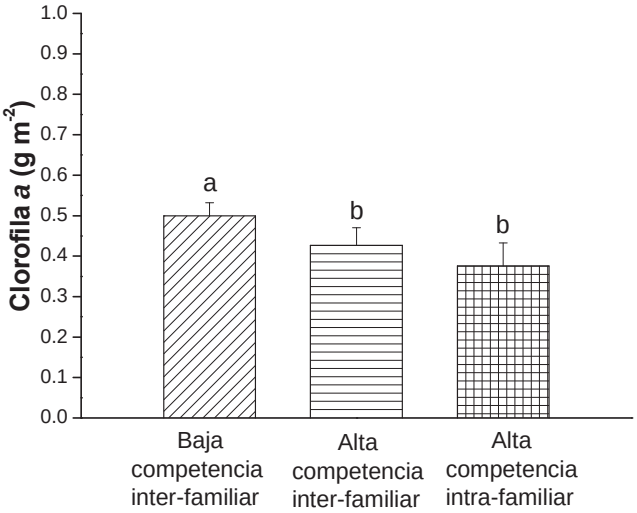

Figura 9. Contenido de clorofila *a* bajo distintas condiciones de competencia.

Estos resultados son comparables a los obtenidos por Medina-Cano *et al*. (2006), en estudios realizados con dos variedades de naranjilla (*Solanum quitoense L*am.), bajo condiciones de sombreado y exposición solar (como en las condiciones I

vs. II y I *vs.* III) donde observaron que la producción de clorofila ***a*** fue mayor en individuos que crecieron en condiciones de mayor cantidad de radiación solar (+67%), que en aquellos que se desarrollaron en estratos sombreados. En la condición III el contenido de clorofila ***a*** fue menor que en la II (Figura 9). Esto indica que las plantas que crecen en competencia intra-familiar tienen un nivel de estrés superior al de las plantas en competencia inter-familiar.

4.3 Clorofila *b.*

El contenido de clorofila *b* fue similar entre densidades (condiciones I *vs*. II), pero fue significativamente diferente (P≤0.05) con respecto a la alta competencia intra-familiar (I *vs*. III y II *vs*. III) (Figura 10). Este resultado puede ser explicado como una respuesta al estrés debido a la presión de crecer junto a individuos competitivamente similares (condición III), lo cual puede llegar a causar un efecto de estrés más severo que el solo efecto de la sombra (condición II), cuando se tiene el mismo ritmo de crecimiento, mismos requerimientos de nutrimentos, mismo crecimiento de la raíz, etc.

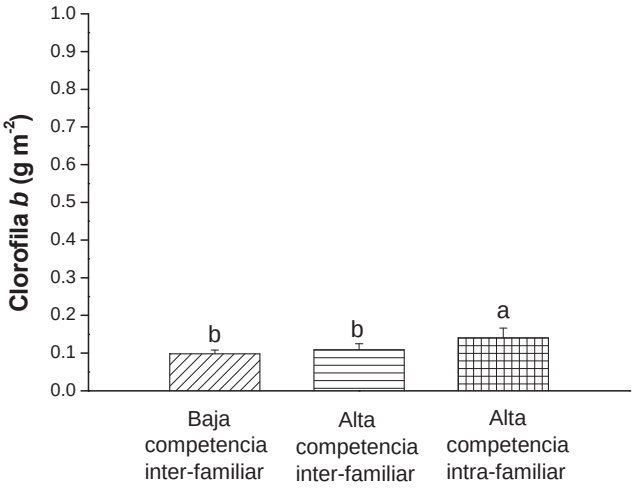

Figura 10. Contenido de clorofila *b* bajo distintas condiciones de competencia.

Esta respuesta a la variación de luz mediada por la densidad, coincide con individuos que son sometidos a un fuerte sombreado o un estrés excesivo, produciendo mayor cantidad de clorofila *b* que aquellos que crecen en condiciones óptimas de luz, como los estudiados por Nakazono *et al*. (2001).

4.4 Relación *a/b.*

La relación entre clorofilas *a/b* varió según la condición de competencia, encontrándose diferencias significativas (P≤0.05) entre las tres condiciones (Figura 11). Las relaciones fueron de 5.2 a 3.4, valores inferiores a los consignados para acículas jóvenes de *Pinus halepensis* por López-Donate *et al*. (2000) (de 7.8 a 5.9); sin embargo, esta proporción puede variar de acuerdo a la especie, la época del año, la hora y las condiciones climáticas. Evidentemente, la relación entre clorofilas *a/b*, se deriva de los comportamientos de las clorofilas *a* y *b* por separado: el contenido de clorofila *a* disminuyó de la condición I a la II y de la II a la III, mientras que el de clorofila *b* aumentó, por lo que la relación *a/b* disminuyó de la condición I a la II y de la II a la III.

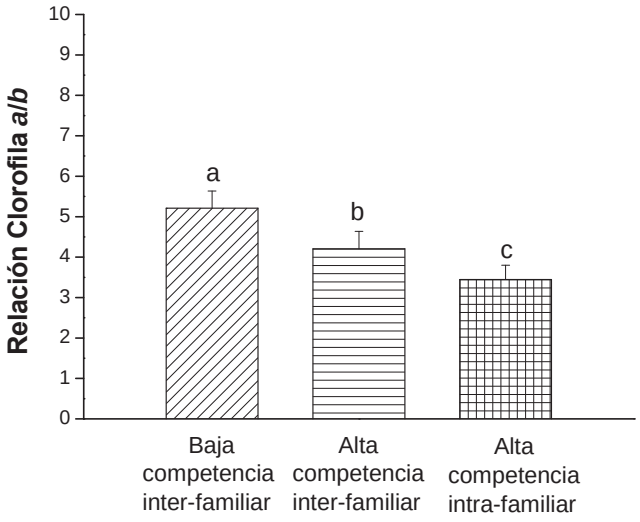

Figura 11. Relación de clorofilas *a/b* bajo distintas condiciones de competencia.

El reajuste en la proporción de los contenidos de los dos pigmentos, de acuerdo al nivel de estrés, se puede entender como una respuesta típica de *plasticidad fotosintética* (Mitchell y Arnott 1995, Groninger *et al*. 1996).

Fisiológicamente, la plasticidad fotosintética se explica por la activación de los pigmentos accesorios cuando el funcionamiento de los pigmentos activos se ve disminuido, de tal forma que la combinación de ambos facilita la captación de luz y la capacidad fotosintética de la planta en condiciones difíciles. Así, la alta densidad se confirma como una situación de estrés con respecto a un mayor espaciamiento, ya que la baja competencia inter-familiar (condición I) presenta una relación *a/b* mayor que la alta competencia inter-familiar (condición II) y la alta competencia intra-familiar (condición III). Del mismo modo, la condición III supone una condición de estrés mayor, ya que presenta una relación *a/b* menor que la condición II. Estudios que nos ayudan a entender la condición de competencia (III) intra-familiar, pueden ser los estudios con clones de *Eucalyptus* (individuos genéticamente iguales), en los cuales se pudo determinar que bajo condiciones de alta densidad (estrés por reducción de espacio), las parcelas moclonales son más sensibles que las parcelas de medios hermanos (competencia inter-familiar) en variables como la altura y el diámetro (Bouvet *et al*. 2005). Este tipo de estrés también es causante de una disminución en la cantidad de pigmentos de clorofila (Carter and Knapp 2001). Por lo cual en nuestro estudio los individuos que se desarrollaron bajo la condición de competencia III, presentaron niveles de estrés superiores a las condiciones de competencia I y II:

Una forma de visualizar este comportamiento es considerando que en la condición III, todos los individuos de cada subparcela, al ser genéticamente similares, tenían casi la misma altura total, y las hojas muestreadas también estaban, aproximadamente, a la misma altura. Al ser alta la densidad, se tomaron hojas sombreadas, independientemente del genotipo. En la condición II, sin embargo, cada individuo estaba rodeado de individuos genéticamente diferentes, y por lo tanto de diferentes alturas, lo que implicó que las hojas muestreadas, en el nivel medio de tallo, estuvieran en algunos casos a la luz (genotipos más altos) y en otros a la

sombra. Es decir, mientras que en la condición III todas las plantas estaban estresadas (nivel promedio de estrés alto), en la condición II había plantas más y menos estresadas (con estrés compensado y en promedio menor).

Un comportamiento similar en la relación entre clorofilas se observó en especies de *Euterpe edulis* (palmera) en las que la menor relación *a/b* se presentó en individuos con mayor estrés, asociado a una disminución en la cantidad de luz (Nakazono *et al*. 2001).

5) Conclusiones

De acuerdo a los contenidos de clorofila total, *a*, *b* y la relación de clorofilas *a*/*b*, fue posible determinar que la condición de competencia III (plantas rodeadas de individuos genéticamente similares), representa un nivel de estrés mayor en comparación con la condición de competencia II (individuos genéticamente diferentes), basándonos en las menores cantidades de pigmentos de clorofila *a* y una mayor cantidad de clorofila *b* en individuos que crecieron bajo esta condición de competencia (III).

Por lo cual en general, la competencia intra-familiar representa condiciones de competencia más fuerte que la inter-familiar, suponiendo un mayor nivel de estrés para las plantas con menor cantidad de luz, la cual es bloqueada por individuos contiguos que presentan mejor desarrollo bajo las mismas condiciones de competencia. Sin embargo, sería necesario un estudio más detallado que considere, separadamente, cada genotipo, además de considerar el desarrollo periódico en el crecimiento y la cantidad de radiación dentro de cada condición de competencia.

Agradecimentos

Este trabajo fue financiado con fondos de la Coordinación de la Investigación Científica (CIC) de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo y del proyecto de Fondos Mixtos CONACyT-Gobierno del estado de Michoacán clave

63532; y con beca-CONACyT para el primer autor. Agradecemos a Omar Champo Jiménez su apoyo en la realización de las extracciones de clorofila.

6) Literatura citada

Adams W. T., Roberts, J., H. and Zobel, B., J. 1973. Intergenotypic interactions among families of Loblolly Pine (*Pinus taeda* L.). Theoretical and Applied Genetetic 43: 319-322.

Barnes, J. D., Balaguer, L., Manrique, E.. Elvira, S. and Davison, W. 1992. A reappraisal of the use of DMSO for the extraction and determination of chlorophylls-a and chlorophylls-b in lichens and higher plants. Environmental and Experimental Botany 32: 85-100.

Bouvet, Jean-Marc; Vigneron, Philippe; Saya, Aubin. 2005. Phenotypic plasticity of growth trajectory and ontogenic allometry in response to density for Eucalyptus hybrid clones and families. Annals of Botany. 96: 811-821.

Carter G., Knapp A. 2001. Leaf optical properties in higher plants: linking spectral characteristics to stress and chlorophyll concentration. American Journal of Botany 88(4): 677-684.

Carter, G., Paliwal K., Pathre U., Green T., Mitchell, R,, Gjerstad, D. 1989. Effect of competition and leaf age on visible and infrared reflectance in pine foliage. Plant Cell and Environment 12(3): 309-315.

Ferreira M., and Mascarenhas Sobrinho. J. 1972. The introduction of Mexican pines into the region of Poços de Caldas. IPEF Piracicaba 4: 95-109.

García-Breijo, F., J., Roselló, Caselles, J. and Santamarina-Siurana, M., P. 2006. Introducción al funcionamiento de las plantas. Editorial: Universidad Politécnica de Valencia. Valencia, España. 181.

Groninger, J., W., Seiler, J., R, Peterson, J., A., Kreh, R., E. 1996. Growth and photosynthetic responses of four Virginia piedmont tree species to shade. Tree Physiology 16: 773-778.

Kaufmann M. R. and Linder, S. 1996. Tree physiology research in a changing world. Tree Physiology 16(1/2): 1-4.

López-Donate, J., Á., Orozco-Bayo, E., Sáez-Martínez, J., J. y Martínez-Sánchez, J., J. 2000. Variaciones morfológicas y bioquímicas en la acículas de *Pinus halepensis* Mill. Tras someterse a distintas intensidades de poda. Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales 10: 133-138.

Medina-Cano, C., I., Martínez-Bustamante, E., Lobo-Arias, M., López-Núñez, J., C. y Riaño-Herrera, N., M. 2006. Comportamiento bioquímico y del intercambio gaseoso del Lulo (*Solanum quitoense* Lam.) a plena exposición solar en el bosque húmedo montano bajo del oriente antiqueño Colombiano. Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín 59(1): 3123-3146.

Mitchel A. K. and Arnott, J., T. 1995. Effects of shade on the morphology and physiology of amabilis fir and western hemlock seedlings. New Forests. 10: 79-98.

Nakazono, M., E., Da Costa, M., C., Futatsugi, K., Silveira, P., M. 2001. Crescimento inicial de *Euterpe edulis* Mart. em diferentes regimes de luz. Revista Brasileira de Botânica 24(2): 173-179.

Noland, T., L., Mohammed, G., H. and Wagner, R., G. 2001. Morphological characteristics associated with tolerance to competition from herbaceous vegetation for seedlings of jack pine, black spruce and white pine. New Forests 21: 199-215.

SAS Institute, INC. (2006). SAS / STAT Guide for Personal Computers, Version 9.1, Raleigh, North Carolina, USA. 1028 p.

Shafiqur, R., K., Robin, R., D. and Thomas, E., S. 2000. Effects of shade on morphology, chlorophyll concentration and chlorophyll fluorescence of four Pacific Northwest conifer species. New Forests 19: 171-186.

Townsend A. M. and Hanover J. W. 1972. Altitudinal variation in photosynthesis, growth, and monoterpene composition of western white pine (*Pinus monticola* Dougl.) seedlings. Silvae Genetica 21(3-4): 133-139.

Vermaas F. W. 1998. An introduction to photosynthesis and its applications. The World & I (March issue): 158-165.

Wrigth J. V. and, Wessels A. 1992. Laboratory scale pulping of *Pinus pseudostrobus*, *P. maximinoi* and *P. patula*. Instituto de Pesquisas Florestais (IPEF) International, Piracicaba 2: 39-44.

Zarco-Tejada, P., Miller, J.; Harron, J., Hu, B.; Noland,, T.; Goel, N., Mohammed, G.; Sampson, P. 2004. Needle chlorophyll content estimation through model inversion using hyperspectral data from boreal conifer forest canopies. Remote Sensing of Environment 89(2): 189-199.

VARIACIÓN GENÉTICA DE CARACTERES CUANTITATIVOS Y EVALUACIÓN DEL DESEMPEÑO DE FAMILIAS DE MEDIOS HERMANOS DE *Pinus pseudostrobus* LINDL, BAJO DIFERENTES CONDICIONES DE COMPETENCIA

CAPÍTULO 3

ARQUITECTURA Y DISTRIBUCIÓN DE BIOMASA DE *Pinus pseudostrobus* Lindl., BAJO DIFERENTES CONDICIONES DE COMPETENCIA

Cambrón-Sandoval V. H.[1], Sánchez-Vargas N. M.[1], Vargas-Hernández J. J. [2], Sáenz-Romero C.[1], España-Boquera M. L.[1] y Herrerías-Diego Y.[3]

[1]Instituto de Investigaciones Agropecuarias y Forestales, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (IIAF-UMSNH), Morelia, Michoacán, México. hugo.cambron@gmail.com, nsanchezv@yahoo.com, csaenzromero@gmail.mx, boquera@zeus.umich.mx, [2]Forestal, Colegio de Postgraduados. Montecillo, Edo. De México. vargashj@colpos.mx, [3]Facultad de Biología (UMSNH) ydiego@oikos.unam.mx.

1) Resumen

En especies forestales se asume que la densidad bajo la cual se desarrollan los individuos es uno de los factores de mayor influencia en la supervivencia, producción de biomasa y arquitectura en el crecimiento. También existen otros factores que pueden afectar este desarrollo, como el genotipo de los individuos. En el presente estudio se determinó el efecto de diferentes condiciones de plantación: (I) baja densidad inter-familiar (0.25 × 0.12 m), (II) alta densidad inter-familiar (0.12 × 0.06 m) y (III) alta densidad intra-familiar (0.12 × 0.06 m); sobre la supervivencia (SPV), la cantidad y la asignación de biomasa total (BTT), de raíz (BRZ), de hoja (BHJ), de tallo (BTO) y de ramas (BRM), además de variables de arquitectura como:

el largo de ramas (LRM) y la altura de inserción de la rama más baja en el tallo (IRT), esto en progenies de medios hermanos de *Pinus pseudostrobus* Lindl., en un ensayo de jardín común. Se utilizó un diseño de parcelas divididas con cuatro repeticiones; se ensayaron 13 familias de medios hermanos y a los 10 meses de establecido el ensayo se realizó la cosecha de dos repeticiones. Se obtuvieron diferencias significativas entre condiciones de competencia ($P \leq 0.05$) para la SPV, BTT, LMR y IRT. A nivel de familia se observó una elevada variación en el comportamiento de los individuos, identificando "ideotipos de competencia" dentro de la condición II con características agresivas en su crecimiento, que elevan la supervivencia y dentro de la condición III se observaron "ideotipos de cultivo" con elevados promedios de supervivencia y poco agresivos en su crecimiento. La relación de las variables con la supervivencia expresó que las familias con estructuras laterales de mayor longitud y una mayor asignación de biomasa al sistema radicular, amplían sus posibilidades de supervivencia dentro de condiciones de alta competencia. Estos resultados reflejaron el potencial competitivo y la plasticidad fenotípica de esta especie, identificando a familias competitivas, las cuales serían ideales para el establecimiento de plantaciones comerciales intensivas.

Palabras clave: Espaciamiento, estrategia de desarrollo, ideotipo y supervivencia.

1.1) Summary

In forestry species it is assumed that the density under which individuals develop is one of the most important factors on survival, biomass production and growth architecture. There are other factors that may affect this development, like the genotype of individuals. In this study, we evaluated the effect of different planting conditions: (i) inter-family low density (0.25 × 0.12 m), (II) inter-family high density (0.12 × 0.06 m) and (III) intra-family high density (0.12 × 0.06 m) on survival (SPV), the amount and allocation of biomass: total (BTT), root (BRZ), leaf (BHJ), stem (BTO)

and branches (BRM) as well as architectural variables such as the length of branches (LRM) and the height of the insertion of the lowest branch on the stem (IRT), all these on half-sib progenies in *Pinus pseudostrobus* Lindl., in a common garden test. We used a split plot design with four replications, 13 families were tested of half-sib progenies and 10 months later a harvesting of two repetitions was conducted. Significant differences were obtained between competitive conditions ($P \leq 0.05$) for the SPV, BTT, LMR and IRT. A high variation in the behavior of individuals was observed at family level, identifying “competition ideotypes” in condition II with aggressive growth characteristics, which increase the survival and in condition III were observed “culture ideotypes” with high survival rates and low aggressive in their growth. The relationship of variables with survival expressed that families with lateral structures of greater length and greater allocation of biomass to the root system present more possibilities of survival in conditions of high competition. These results reflect the competitive potential and phenotypic plasticity of this species, identifying competitive families, which would be ideal for intensive commercial plantations.

Keywords: Spacing, development strategy, ideotype and survival.

2) Introducción

La amplia distribución natural de *Pinus pseudostrobus* dentro de la República Mexicana y su elevada tasa de crecimiento (Perry 1991) han llevado a utilizar en programas de plantaciones y mejoramiento genético a esta especie fuera de su área de distribución original, en Venezuela, Colombia, Brasil, Sudáfrica y Nueva Zelanda (Ferreira *et al*. 1972, Pires 1987, Wright y Wessels 1992). En general, dentro del proceso de mejoramiento genético de caracteres de importancia económica, los mejoradores reducen la base genética con el objetivo de aumentar la respuesta a la selección, lo que a su vez puede disminuir la capacidad de la población a adaptarse a nuevos ambientes (White *et al*. 2007). Dado que una de las principales metas del mejoramiento genético es incrementar la productividad por unidad de área, la presión

es mayor (Mäkinen 1996). Sin embargo, las especies forestales pueden reaccionar a las condiciones ambientales en las que se desarrollan a través de respuestas morfológicas y/o fisiológicas conocidas genéricamente como plasticidad fenotípica (Townsend y Hanover 1972, Vincent y Harja 2008, Thorpe *et al*. 2010).

En diversos estudios realizados con el propósito de elevar la productividad de las plantaciones, mediante la manipulación o modificación de un factor ambiental, por ejemplo, la densidad de plantación, la disponibilidad de nutrientes, o la cantidad de radiación solar disponible (Kurth 1994, Godin 2000), se ha demostrado que las especies desarrollan diferentes estrategias en su crecimiento, modificando la asignación de sus recursos y las características morfométricas comunes (Barthélémy *et al*. 1995; Mutke *et al*. 2005), de tal manera que desarrollan su propio modelo arquitectural. Muchos de los caracteres morfológicos de los individuos se desarrollan dependiendo de las características específicas del microambiente o de las restricciones ecológicas bajo las cuales crecen (Nishimura y Suzuki 2001, Wright y Westoby 2001), modificando la arquitectura de la planta.

La arquitectura de un árbol está relacionada con el crecimiento y asignación relativa de los recursos a diferentes órganos de la planta afectando, por ejemplo, el número, tamaño, posición y ángulo de las ramas (Adams 1982, Alves y Santos 2002) o la relación parte área raíz, y es el resultado de la estrategia del árbol para crecer y ocupar su espacio vital, lo cual define el ideotipo de la especie (Greenwood 1995). Diferentes autores (Glock y Gregorius 1984, Nelson y Johnsen 2008), reconocen al menos tres ideotipos distintos: el ideotipo de aislamiento, en donde el individuo tiene la capacidad de ocupar agresivamente el espacio disponible a través de modificaciones morfológicas (Donald 1968), como en *Pinus taeda* (Montagnon *et al*. 2001), ideotipos de competencia, en donde el individuo tiene un crecimiento superior al promedio y es competitivo, pero poco agresivo (Donald 1968, Wu *et al*. 1999; Yu *et al*. 2005), el ideotipo de cultivo, en donde el individuo en general no es agresivo con los vecinos contiguos (Donald 1968) como en *Pinus taeda* utilizado para la producción de pulpa (Dimmel *et al*. 2002).

Aunque algunos genotipos tienen una amplia capacidad plástica para ajustar su crecimiento a las condiciones de competencia, las nuevas condiciones ambientales pueden ocasionar mortalidad de algunos individuos, esto da lugar a una reducción en la productividad de la plantación (Lutz y Halpern 2006) y a la modificación de la arquitectura de los individuos sobrevivientes, como consecuencia de cambios en el patrón de distribución de materia seca (Kuuluvainen y Kanninen, 1992, Russell *et al*. 2009). El aumento en la densidad disminuye la supervivencia en una plantación (Lutz y Halpern 2006) debido al aumento en la competencia por recursos. Sin embargo, cuando la competencia se analiza a nivel individual, la respuesta de las plantas depende del número y el tipo de vecinos contiguos (Adams *et al*. 1973, Kenkel 1988, St Clair y Adams 1991, Thorpe *et al*. 2010); por ejemplo, se ha observado una mayor disminución en el crecimiento y tamaño de la copa en *Pinus sylvestris* cuando crece en masas puras con respecto a su desarrollo en masas mixtas (Kaitaniemi y Lintunen 2010).

El objetivo del presente trabajo fue evaluar la supervivencia, distribución y asignación de biomasa, la arquitectura de la planta y las posibles relaciones entre características morfométricas y la supervivencia en 13 familias de medios hermanos de *Pinus pseudostrobus* al crecer en diferentes ambientes de competencia, bajo condiciones de jardín común.

3) Materiales y métodos

3.1 Establecimiento del ensayo.

Se utilizaron semillas de *P. pseudostrobus* de 13 árboles madre (familias), en lotes individuales, identificados por separado durante el estudio, que fueron recolectadas en bosques naturales de la Comunidad Indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán, México, entre los 2,100 y los 2,800 msnm. Las semillas germinaron en condiciones de laboratorio y posteriormente se trasplantaron a contenedores rígidos Cooperblocks de 220 cm^3 de capacidad, en donde crecieron

por tres meses. Después, las plántulas fueron establecidas en un ensayo de jardín común, que consistió en un cajón rectangular de 15 m de largo x 1.2 m de ancho x 0.6 m de alto, llenado con capas de 20 cm de espuma volcánica gruesa, 5 cm de tezontle, 10 cm de tierra de encinar y 20 cm de turba de musgo *Sphagnum*, perlita expandida y vermiculita en proporción de 2:1:1 en volumen. El ensayo contó con un sistema de riego automatizado a través de nebulizadores ubicados cada 1.15 m de distancia a una altura de 1.90 m, con una capacidad de riego de 125 cm^3 × minuto, con periodos de riego de 20 minutos cada tercer día (solo en época de estiaje se realizaron riegos diarios).

El ensayo se estableció bajo un diseño de parcelas divididas, con cuatro repeticiones y cuatro individuos como unidad experimental, aunque para los fines del presente trabajo la estimación de la biomasa mediante análisis destructivo solo se realizó en dos repeticiones; el resto de las variables se estimaron a partir del total del ensayo, en donde las parcelas grandes fueron las condiciones de competencia y las chicas las familias. Se probaron tres condiciones: I) baja competencia inter-familiar, con familias mezcladas, plantadas a un espaciamiento de 0.25 m × 0.12 m; esta condición actuó como referencia de baja competencia, ya que permitió el libre desarrollo de las plantas en las primeras etapas de crecimiento; II) alta competencia inter-familiar, con familias mezcladas plantadas a 0.12 m × 0.06 m, y III) alta competencia intra-familiar, con familias plantadas en subparcelas unifamiliares a 0.12 m × 0.06 m.

Las condiciones I y II permitieron evaluar el efecto del nivel de competencia asociada a la densidad de plantación y las condiciones II y III el efecto del tipo de interacción genotípica (inter- *vs*. intra-familiar). Al momento de la cosecha la altura promedio de las plantas en cada condición de competencia fue 61.4 ± 3.1 cm en el ambiente I, 48.4 ± 4.1 cm en el ambiente II y 47.6 ± 3.8 cm en el ambiente III.

3.2 Variables evaluadas.

3.2.1 Supervivencia*:*

Se evaluó la supervivencia de los individuos dentro de las tres condiciones de competencia y dentro de las cuatro repeticiones a los 10 meses de establecido el ensayo, tomando como parámetros 0= plantas muertas y 1=plantas vivas (Viveros-Viveros *et al*. 2005). Para evaluar el efecto de la condición de competencia sobre la supervivencia a nivel de familia se estimó la supervivencia relativa de las familias dentro de los ambientes de alta competencia II y III en relación al ambiente sin competencia (I) expresando este cambio en porcentaje con respecto al valor obtenido en el ambiente I.

3.2.2 Producción y distribución de biomasa:

La biomasa se estimó mediante un análisis destructivo (Williams y Gresham 2006). Se cosechó un total de 260 individuos en las tres condiciones de competencia; 101 en la condición I, 81 en la II y 78 en la III. Los individuos cosechados se seccionaron en raíz, tallo, hojas y ramas. El peso seco de cada una de las estructuras se obtuvo después de colocarlas en una estufa de secado marca Tecno Dalvo® (TDE 40) a 80ºC durante 48 horas. Con estos datos se obtuvo la biomasa total (raíz + tallo + hojas + ramas).

3.2.3 Arquitectura de la planta:

Previo a la cosecha de los individuos, se midió la longitud de la rama más larga (cm) con orientación norte en cada planta y se determinó la altura de inserción de la rama más baja en el tallo de cada planta (cm) a partir de la base del sustrato, en las tres condiciones de competencia y dentro de las cuatro repeticiones.

De la misma forma que para la supervivencia, en las variables de biomasa y de arquitectura, se evaluó la respuesta de las familias dentro de los ambientes II y III en función de un ambiente sin competencia (I), expresando el cambio en términos relativos al desempeño de la familia en el ambiente I.

3.3 Análisis de datos

Para determinar el efecto de la condición de competencia sobre la supervivencia, la producción de biomasa y arquitectura de la planta, se realizó un análisis de varianza (ANOVA) explorando las posibles diferencias entre las familias, con el procedimiento MIXED de SAS (2006), mediante el siguiente modelo, en el que el factor *C* se consideró efecto fijo:

$$Y_{ijkl} = \mu + B_i + C_j + BC_{ij} + F_k + CF_{jk} + BCF_{ijk} + e_{ijkl}$$

Donde: Y_{ijkl} es el valor observado del *l*-ésimo individuo en la *k*-ésima familia, en la *j*-ésima condición de competencia en el *i*-ésimo bloque; μ es el valor promedio de la población; B_i es el efecto del *i*-ésimo bloque; C_j es el efecto fijo de la *j*-ésima condición de competencia; F_k es el efecto de la *k*-ésima familia; CF_{jk} es el efecto de la interacción de la *j*-ésima condición de competencia con la *k*-ésima familia [E(F_k) = 0; Var (F_k) = σ^2_f]; CF_{jk} es el efecto de interacción de la *j*-ésima condición de competencia con la *k*-ésima familia [E(CF_{jk}) = 0; Var (CF_{jk}) = σ^2_{cf}]; BCF_{ijk} es la interacción del *i*-ésimo bloque con la *j*-ésima condición de competencia y la *k*-ésima familia [E(BCF_{ijk}) = 0; Var (BCF_{ijk}) = σ^2_{bcf}; y e_{ijkl} es el error dentro de parcela [E(e_{ijkl}) = 0; Var (e_{ijkl}) = σ^2_e].

Finalmente se realizaron correlaciones simples (Pearson) a nivel de medias de familia para cada una de las condiciones II y III, utilizando los valores relativos de las condiciones de competencia con respecto a la condición I, mediante el procedimiento CORR de SAS (2006) con la finalidad de explorar la existencia de relaciones entre la supervivencia con variables de producción de biomasa y arquitectura de la planta, que pueden influir en la capacidad competitiva de las familias al modificar la intensidad y tipo de competencia entre los genotipos.

4) Resultados y discusión

4.1 Supervivencia:

La supervivencia promedio en la condición I fue de 98.9%, mientras que en las condiciones II y III fue de 78.4 y 81.3 % respectivamente, con diferencias significativas ($P < 0.05$) entre la primera y las otras dos, pero no entre las dos últimas, lo que pone en evidencia que la reducción del espacio fue el factor principal para aumentar la mortalidad global dentro de las parcelas y no el tipo de competencia familiar (Figura 12A). En estudios de *Pinus taeda* se han encontrado diferencias similares en la supervivencia al aumentar la densidad de plantación (Garcia-Leite *et al*. 2006). También en ambientes naturales es común que disminuya la supervivencia al aumentar la cantidad de individuos por unidad de área, como lo reportan Lutz y Halpern (2006) ante un ambiente de alta exigencia en comunidades forestales naturales de Oregon, EUA.

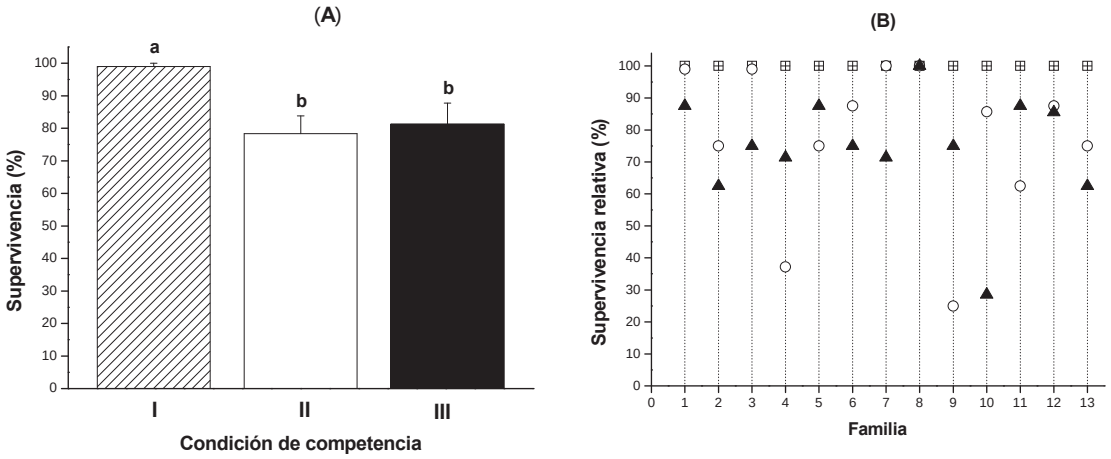

Figura 12: (A) Supervivencia promedio en diferentes ambientes de competencia y (B) supervivencia relativa de diferentes familias de *Pinus pseudostrobus* en condiciones de competencia inter-familiar (○, II) e intra-familiar (▲, III), con respecto

a la supervivencia en el ambiente sin competencia (▨, I). (Nota: letras distintas indican diferencias significativas entre condiciones de competencia).

Si bien no se observaron diferencias significativas entre las condiciones de competencia II *vs.* III, el análisis de varianza dentro de cada ambiente de competencia mostró diferencias significativas entre familias para los ambientes II ($P = 0.0023$) y III ($P = 0.0071$). La mortalidad de las familias presentó una dinámica diferente en los ambientes II y III, es decir, algunas familias fueron más sensibles a la alta competencia inter-familiar y otras a la competencia intra-familiar (Figura 12B). El comportamiento relativo de las familias dentro de los ambientes de mayor competencia en relación al ambiente I presentó una amplia variación en la supervivencia, con familias con mayor supervivencia dentro de un ambiente especifico, como el caso de las familias 1, 3 y 7, con elevada supervivencia dentro del ambiente de alta competencia inter-familiar y las familias: 1, 5, 8, 11 y 12 en la condición intra-familiar (Figura 12B); algunas familias (8 y 12) presentaron una supervivencia similar en los dos ambientes de competencia, mientras que otras familias fueron particularmente afectadas por la competencia inter-familiar (4 y 9) o la intrafamiliar (10).

4.2 Producción y distribución de biomasa

En la condición de competencia I se obtuvo una producción de biomasa total por planta 59 % mayor que en las condiciones de competencia II y III, en donde la biomasa promedio fue similar (Figura 13A) con diferencias significativas entre el ambiente de competencia I y los otros dos ($P < 0.05$), pero no entre los dos últimos. Por lo tanto, el efecto más evidente en la producción de biomasa total promedio entre los ambientes de competencia fue la reducción del espacio de crecimiento y no el tipo de competencia genotípica (inter- ó intra-familiar).

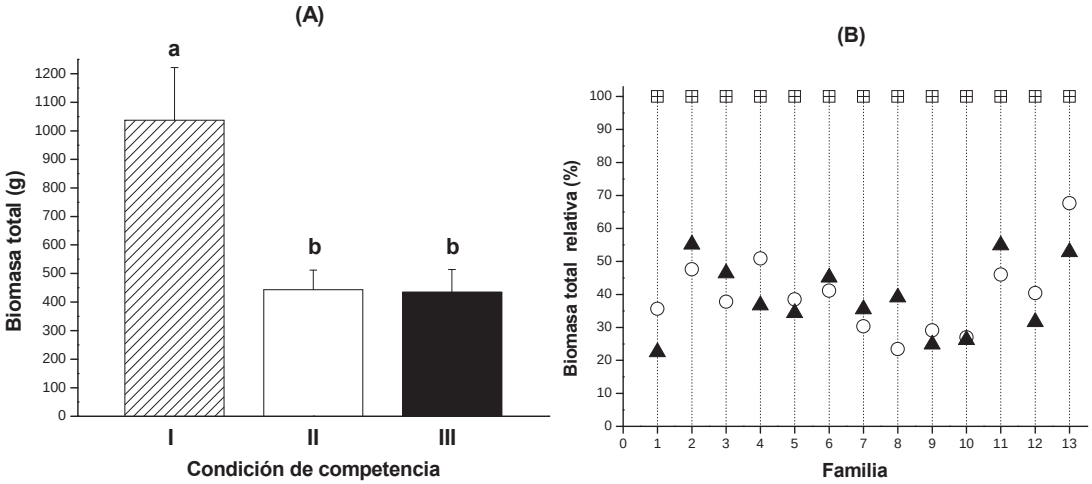

Figura 13: (A) Producción de biomasa total en distintos ambientes de competencia y (B) biomasa total relativa de diferentes familias de *P. pseudostrobus* en condiciones de competencia inter-familiar (○, II) e intra-familiar (▲, III), con respecto a la biomasa total producida en el ambiente sin competencia (▨, I).

Los resultados de producción de biomasa demuestran una tendencia a aumentar la cantidad de biomasa promedio por planta conforme aumenta el espacio de crecimiento disponible. Dicha tendencia fue observada en estudios de *Pinus taeda* L. y *Pinus elliottii* Engelm., a los 12 años de edad en rodales naturales, en los cuales la cantidad de biomasa total se reduce un 18% a consecuencia de la reducción del espacio de crecimiento (Nemeth 1973).

Sin embargo, la reducción en la biomasa total promedio de las familias, al aumentar la competencia, no presentó un comportamiento similar en condiciones inter e intra-familiares (II y III) (Figura 13B); en general, se observaron 3 patrones de comportamiento distinto: en algunos casos como en las familias 1, 4, 12 y 13, se observó una menor reducción relativa con respecto al ambiente I al aumentar la competencia inter-familiar, mientras que para las familias 2, 3, 7, 8 y 11, el efecto

relativo fue menor al crecer en el ambiente de competencia intra-familiar; en cambio, las familias 5, 6, 9 y 10 tuvieron una reducción relativa similar en los dos ambientes de competencia inter e intra-familiar.

La cantidad de biomasa por componente de la planta (tallo, follaje, ramas y raíz) expresada en valores absolutos presentó una tendencia similar a la biomasa total. Sin embargo, la asignación relativa de biomasa por componente de la planta fue diferente entre los ambientes de competencia y en cada ambiente se encontró una amplia variación en el comportamiento de las familias para la mayoría de estas características (Cuadro 1).

Cuadro 1. Asignación de biomasa (%) por componente en plantas de *Pinus pseudostrobus* en distintos ambientes de competencia.

Ambiente de competencia	Raíz	Tallo	Follaje	Ramas
I	14.52^{c*}	39.84^{b*}	38.24^{a*}	6.43^{b*}
II	19.41^{b*}	43.81^{a*}	32.82^{b*}	4.01^{c}
III	23.58^{a*}	40.08^{b}	27.75^{c*}	8.76^{a*}

Valores promedio en una misma columna seguidos de letras diferentes representan diferencias significativas ($P < 0.05$) entre condiciones de competencia. Y *Variación significativa ($P < 0.05$) entre familias dentro de condición de competencia.

La asignación relativa de biomasa a la raíz aumentó en los ambientes de mayor densidad de plantas, especialmente en el ambiente de alta competencia intra-familiar (Cuadro 1), lo cual sugiere que al reducirse la disponibilidad de recursos en la parte aérea (competencia por luz), los individuos destinan mayor energía para aumentar su capacidad de exploración en el suelo y así minimizar la competencia por otros recursos como agua y nutrientes. Barron *et al*. (2003) encontraron una tendencia similar en la asignación de recursos a la raíz en árboles de *Pinus taeda* de

cuatro años de edad cuando se aumenta la densidad de plantación de 740 a 3700 arboles/ha^{-1}. Al aumentar la asignación de recursos a la raíz, se reduce de manera significativa la relación parte aérea/raíz. En este sentido, Russell *et al*. (2009) encontraron una tendencia similar, con un aumento de 11.7% en la relación parte aérea/raíz en plantas de *Pinus taeda* de 5 y 6 años de edad al reducirse el espaciamiento de 22.9 × 22.9 cm a 7.6 × 7.6 cm. En plantaciones operativas también se ha encontrado un efecto similar de la competencia sobre la asignación de biomasa a la raíz, como en el caso de *Eucalyptus camaldulensis, E. pellita* y *E. urophylla* de 13 a 45 meses de edad que redujeron su relación parte aérea/raíz en un 60 % al reducirse el espaciamiento de plantación de 4.0 × 3.0 m a 3.0 × 1.5 m (Bernardo *et al*. 1998). Un aspecto interesante es que en la condición de competencia intra-familiar se destinaron proporcionalmente mayores recursos a la raíz que en el ambiente de competencia inter-familiar, lo cual refleja niveles de estrés superiores al que se sufre solo con la reducción del espacio, a consecuencia de una respuesta homogénea de los individuos con conformación genética similar, creando un microambiente de mayor exigencia (Bouvet *et al*. 2005; Cambrón-Sandoval *et al*. 2011).

El componente de la parte aérea más afectado por el ambiente de competencia fue el follaje (Cuadro 1), asociado con la mayor asignación de recursos a la raíz; en el ambiente de competencia intra-familiar se observó la mayor reducción en la asignación de recursos al follaje, con solo un 27.7 % de la biomasa total de la planta. Estos resultados concuerdan con los obtenidos en una plantación de *Pinus Taeda* L. y *Pinus Elliottii* Engelm, en donde al aumentar la competencia por reducción del espacio, la asignación de recursos al follaje se redujo significativamente (Nemeth, 1973); Nilsson y Albrektson (1993) estimaron que en individuos de *Pinus sylvestris* L., de 16 años de edad, el porcentaje de biomasa en el follaje se redujo en 21.5% cuando el espaciamiento de plantación disminuyó de 1.0 × 1.0 m a 0.5 × 0.5 m.

La asignación de recursos a las ramas también se modificó por efecto del ambiente de competencia; sin embargo, a diferencia de las variables anteriores, en

este caso las mayores diferencias se encontraron entre los ambientes II y III (Cuadro 1). Al parecer, algunas de las familias ensayadas bajo condiciones de competencia intra-familiar asignaron, como estrategia de crecimiento, una mayor cantidad de energía a la biomasa de ramas, con un comportamiento distinto al competir con individuos de otras familias. En parcelas monoclonales de tres especies de Eucalipto (*Eucalyptus camaldulensis*, *E. pellita* y *E. urophylla*) establecidas en plantaciones de alta densidad se encontró un aumento de 141 % en la asignación de biomasa a las ramas cuando se aumentó la densidad de plantación de 832 a 2217 árboles/ha^{-1} (Bernardo *et al*. 1998).

4.3 Arquitectura:

4.3.1 Longitud de ramas.

La longitud de las ramas se considera una respuesta a la capacidad de cobertura del espacio lateral por parte de las plantas para evitar la competencia de los individuos vecinos. Como era de esperarse, la mayor longitud promedio de ramas (15.4 cm) se encontró en el ambiente I, mientras que en los ambientes II y III, la longitud promedio de ramas fue de 7.0 y 8.3 cm, respectivamente, con diferencias significativas entre ellos (P=0.0423) (Figura 14A).

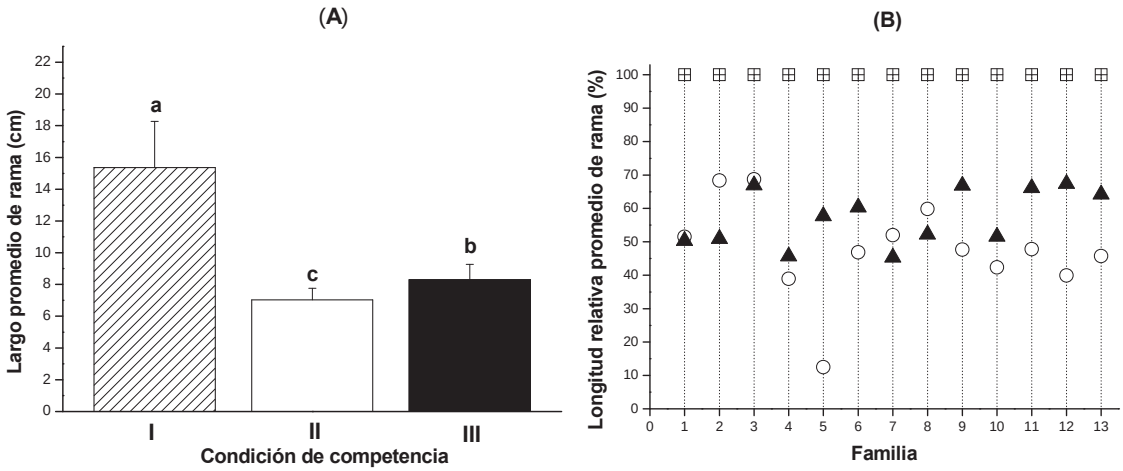

Figura 14: (A) Longitud promedio de rama en diferentes ambientes de competencia y (B) longitud relativa promedio de rama de diferentes familias de *P. pseudostrobus* en condiciones de competencia inter-familiar (○, II) e intra-familiar (▲, III) con respecto a la longitud promedio en el ambiente sin competencia (▨, I).

El efecto de la reducción del espacio de crecimiento sobre la longitud de las ramas también se ha observado en plantaciones de *Eucalyptus pilularis* y *Eucalyptus grandis* de cinco años de edad, en donde al disminuir el espaciamiento de plantación de 2.5 × 3 m a 1 × 2.5 m la longitud promedio de las ramas fue un 30 % menor (Kearney *et al*., 2007). En una plantación de 19 años con *Pinus taeda* L. se observó una disminución de 10% en la longitud de ramas al reducirse el espaciamiento de 3.0 × 4.5 m a 2.0 × 2.0 m (Amateis *et al*. 2004). Aunque es más complicado explicar las diferencias en la longitud promedio de las ramas en los ambientes II y III, en un ensayo de clones y familias de híbridos de *Eucalyptus urophylla* y *E. grandis* evaluados a los 74 meses de edad (Bouvet *et al*, 2005) se encontró una menor

longitud de ramas en parcelas de familias mezcladas que en parcelas monoclonales al aumentar la densidad de plantación de 625 a 2500 árboles ha^{-1}.

La respuesta de las familias a las condiciones de alta competencia inter- e intra-familiar (II y III) en la longitud relativa promedio de rama presentó gran variación, sobre todo dentro de la condición de competencia inter-familiar, donde las familias con ramas de mayor longitud relativa fueron: 2 y 3 y la de menor longitud relativa de ramas fue la 5 (Figura 14B), esta familia presentó la respuesta más drástica dentro del ensayo, este comportamiento puede obedecer a la elevada competitividad de sus vecinos contiguos cuando se desarrolla en parcelas mezcladas (condición II), ya que cuando crece rodeado de genotipos con respuesta similar al ambiente (condición III) su comportamiento cambia significativamente (Figura 14B). Cambios de comportamiento como el antes mencionado, generaron que la jerarquización de las familias en cada ambiente fuera diferente, lo que sugiere una elevada plasticidad en la formación de ramas laterales al modificarse el ambiente de competencia con los vecinos. Estos cambios de jerarquía entre ambientes de competencia inter- e intra-familiares se observaron en *Pseudotsuga menzies*i var. *menziesii* Franco, en donde las familias de mejor desempeño en el ambiente de competencia inter-familiar no presentan los mismos resultados al pasar a una competencia intra-familiar y viceversa (St. Clair y Adams, 1991).

4.3.2 Altura de inserción de la rama más baja en el tallo.

En el ambiente I (sin competencia), la altura de inserción promedio de la rama más baja en el tallo fue a los 12.4 cm. Al aumentar la competencia por espacio, la altura de inserción promedio aumentó a 36.1 cm en el ambiente II y a 29.5 cm en el ambiente III, con diferencias significativas ($P < 0.05$) entre los ambientes de competencia (Figura 15A).

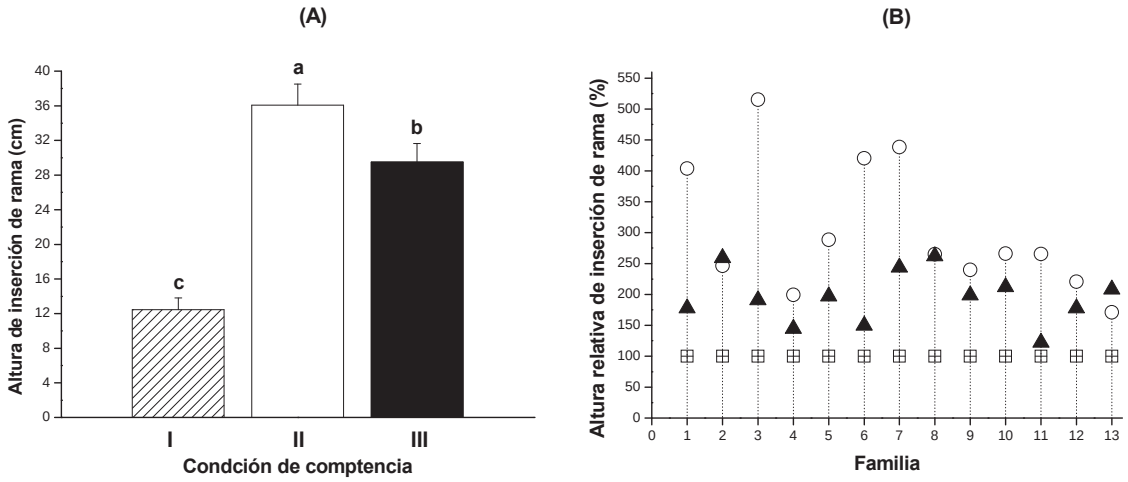

Figura 15. (A) Altura de inserción en el tallo de la rama más baja en diferentes ambientes de competencia y (B) Altura relativa de inserción de rama en diferentes familias de *P. pseudostrobus* en condiciones de competencia inter-familiar (○, II) e intra-familiar (▲, III), con respecto a la altura promedio en el ambiente sin competencia (▨, I).

A nivel de familias también fue posible observar una variación significativa dentro de los ambientes II ($P = 0.0326$) y III ($P \leq 0.05$). Algunas familias presentaron una altura relativa similar de inserción de rama (2 y 8) (Figura 4B), sin embargo los mayores incrementos relativos en la altura de inserción de rama se observaron dentro de la condición de competencia II como en las familias 1, 3, 6 y 7 (Figura 15B), solo las familias 2 y 8 presentaron superiores incrementos relativos en la altura de inserción de rama dentro de la condición de competencia III (Figura 15B), lo anterior refleja diferentes tendencias de las familias dentro de los ambientes de competencia, sugiriendo diferentes estrategias en respuesta a las condiciones y tipo de competencia en función del genotipo de los individuos cercanos, ya sea para ocupar el espacio disponible o para suprimir a los vecinos contiguos.

4.4 Relación entre la supervivencia y la arquitectura de las plantas:

Los cambios observados en la cantidad y distribución de biomasa, así como en la arquitectura de las plantas dentro de las condiciones de alta densidad (II y III) en relación a la condición sin competencia (I), sugieren la posibilidad de que algunas modificaciones en específico proporcionen mayores oportunidades de supervivencia de las familias dentro de cada ambiente de competencia. Por ejemplo, se encontró una correlación no significativa y relativamente baja, entre la longitud relativa de la rama y la supervivencia tanto en el ambiente de competencia inter-familiar ($r = 0.32$ y $P= 0.3270$) como intra-familiar ($r = 0.38$ y 0.2150) (Figura 16A y B). Si bien la correlación entre estas variables no presenta significancia, si es posible identificar que familias que presentan una longitud relativa de ramas superior (cercana a la condición control) su supervivencia es superior a las familias con ramas de menor longitud relativa, lo que revela la importancia de ocupar el mayor espacio lateral posible, representado una estrategia de crecimiento bajo condiciones de máxima competencia.

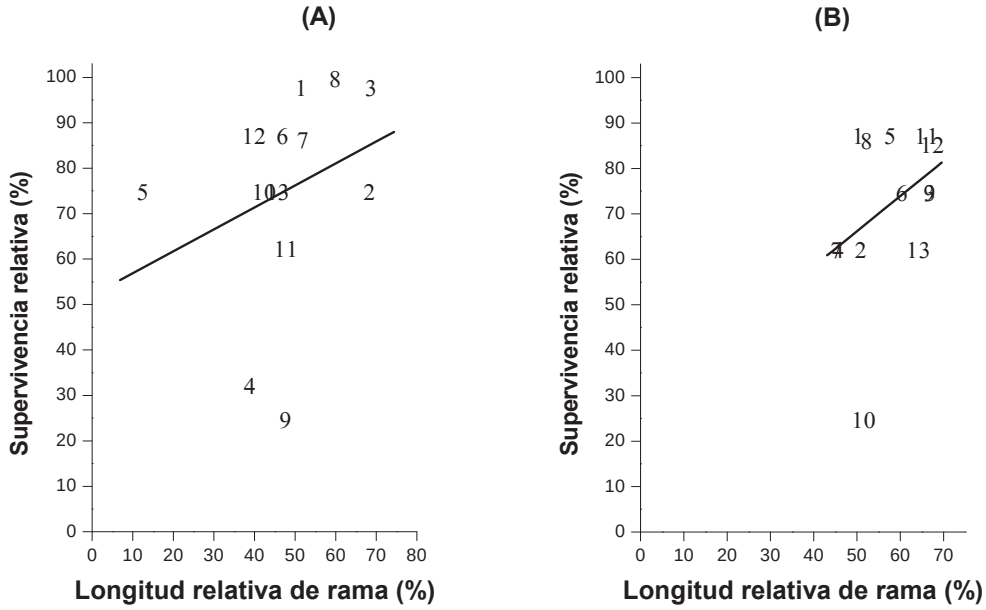

Figura 16: Relación entre la supervivencia promedio de las familias y la longitud relativa de rama en plantas de *P. pseudostrobus* en condiciones de alta competencia inter-familiar (A) e intra-familiar (B); los números representan las familias evaluadas.

Sin embargo, el valor relativamente bajo de la correlación también indica que hay una amplia variación en el comportamiento y plasticidad de las familias en respuesta al tipo de competencia, por ejemplo, las familias 4 y 9 fueron fuertemente afectadas por la competencia inter-familiar, pero en contra parte, exhiben un mejor desempeño en supervivencia cuando crecen en condiciones de competencia intra-familiar ajustando la longitud de las ramas; caso contrario a lo observado en la familia 10, la cual presenta una elevada capacidad competitiva en el ambiente inter-familiar, capacidad que se reduce al competir con individuos de la misma familia.

Otra variable que se relacionó con la supervivencia fue la altura relativa de inserción de la rama más baja en el tallo en los dos ambientes de mayor competencia, dentro del ambiente inter-familiar la relación fue significativa y relativamente alta (r = 0.57 y P = 0.0417) (Figura 17A), lo que sugiere que la supervivencia de las familias

aumenta conforme la altura de inserción de la rama en el tallo también lo hace (Figura 17A y B). En contra parte para la condición de competencia intra-familiar, donde la correlación entre estas variables fue relativamente baja, negativa y no presento significancia (r = -0.22 y P = 0.4510) (Figura 17B), indicando que la supervivencia de las familias aumenta si la inserción de la rama se da a una altura relativa menor (cercana a la parte media de la altura del tallo), ya que las familias que presentan la inserción de ramas a alturas relativas superiores (cercanas a la ápice de la planta) su supervivencia decrece (familia 10) (Figura 17B), comportamiento que puede representar una respuesta al espacio creado por la elevada mortalidad.

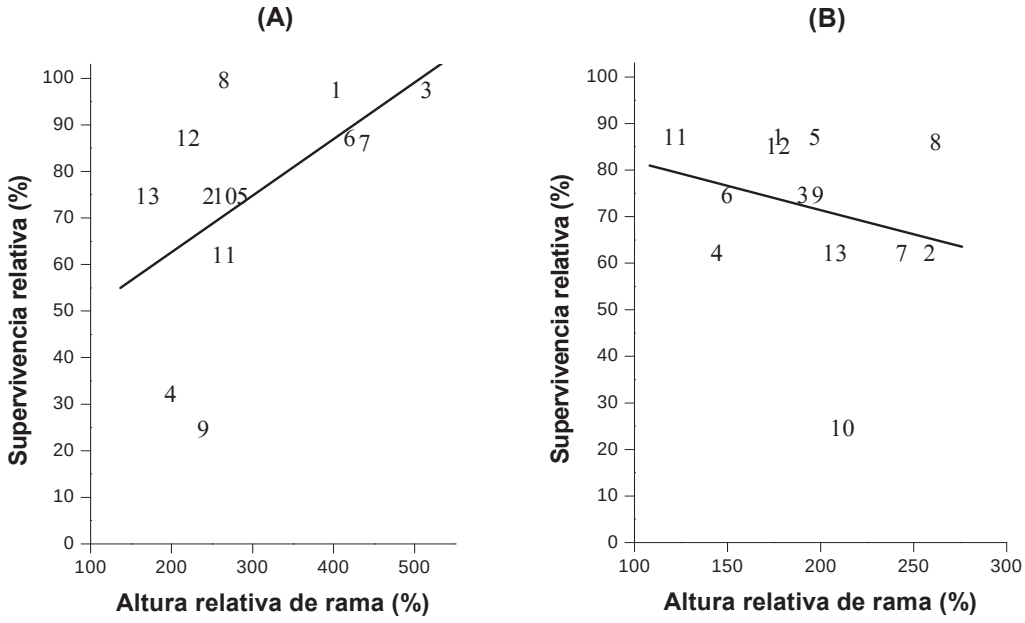

Figura 17: Relación entre la altura relativa de inserción de rama y la supervivencia relativa por familia en *P. pseudostrobus* por condición de competencia: (A) Alta competencia inter-familiar (II) y (B) Alta competencia intra-familiar. Donde los números representan las familias evaluadas.

La respuesta de las familias en la altura relativa de inserción de la rama en el tallo presentó modificaciones de un ambiente inter a intra-familiar y viceversa, afectando la supervivencia de las familias, por ejemplo: la familia 11 en un ambiente inter-familiar la altura relativa de inserción de rama es cerca de la parte media del tallo, limitando su competitividad contra vecinos más agresivos, lo que disminuye la supervivencia de la familia (Figura 17A), situación que cambia dentro de condiciones intra-familiar, debido a la respuesta poco competitiva y homogénea de sus medios hermanos al ambiente aumentando la supervivencia (Figura 17B). Otras familias presentan elevada competitividad dentro de los dos ambientes, por ejemplo: la familia 6 que dentro de una condición inter-familiar aumenta la altura relativa de inserción de rama en el tallo suprimiendo a sus vecinos y aumentando su supervivencia (elevada competitividad) (Figura 17A), dentro de condiciones de competencia intra-familiar, modifica su comportamiento con una disminución de la altura relativa de inserción de rama en el tallo y manteniendo niveles elevados de supervivencia.

Dentro de las condiciones de alta competencia (II y III) el porcentaje relativo de biomasa asignado al sistema radicular y la supervivencia relativa presentan relaciones significativas, intermedias y negativas en la condición inter-familiar ($r = -0.56$ y $P = 0.0204$) (Figura 18A) e intra-familiar ($r = -0.51$ y $P = 0.0306$) (Figura 18B), sugiriendo que a mayor asignación de biomasa relativa a la raíz menor es la supervivencia de las familias.

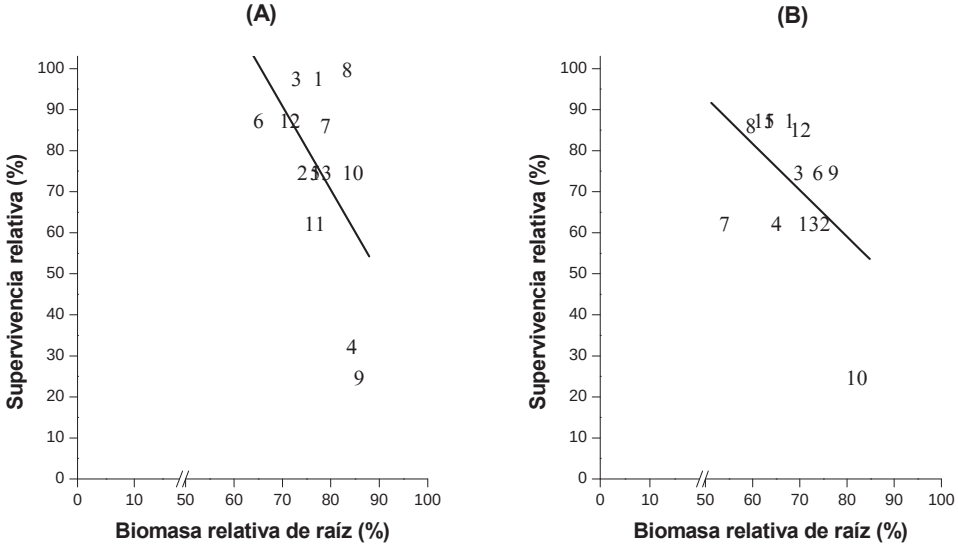

Figura 18: Relación entre el porcentaje relativo de biomasa de raíz y la supervivencia relativa por familia de *P. pseudostrobus* dentro de la condición de competencia inter-familiar (A) e intra-familiar (B). Donde los números representan las familias evaluadas.

Algunos genotipos presentaron cambios en el porcentaje de biomasa de raíz relativa que se tradujo en mayor supervivencia relativa al pasar de un ambiente inter-familiar a intra-familiar y viceversa; por ejemplo la familia 4 reduce 19% la cantidad relativa de biomasa de raíz de un ambiente inter-familiar a un ambiente intra-familiar, aumentando su supervivencia en 34% en condiciones de competencia intra-familiar (Figura 18A y B). Otras familias como la 10 a pesar de contar con cantidades relativas de biomasa de raíz similares dentro de las dos condiciones de competencia, la supervivencia se modifica visiblemente, presentando mayor sensibilidad a condiciones intra-familiar (Figura 18A), a consecuencia de la respuesta de genotipos similares y a ser una familias en general poco productiva (Figura 13B).

Los resultados obtenidos indican que la condición de competencia bajo la cual se evaluaron las familias afectó, no solo la proporción en la distribución de biomasa, sino también el desarrollo de estructuras laterales y la posibilidad de supervivencia.

Las familias evaluadas presentaron una gran variación en modificaciones fenotípicas y en la supervivencia como respuesta al ambiente. Dentro de un ambiente inter-familiar, las familias que presentaron características de mayor competitividad serían la 2, 3 y 6, atributos que les permitieron suprimir a sus vecinos contiguos como: elevada longitud relativa de ramas, altura relativa de inserción de rama en el tallo cerca del ápice y menos cantidad relativa de biomasa en raíz, por lo cual se considerarían como "ideotipos de competencia" dentro de esta condición, para la condición de competencia intra-familiar, fue posible observar a genotipos con crecimientos pasivos, como las familias 5 y 4, es decir no suprimen a las vecinos contiguos (mismo genotipo), ya que los principales atributos son: ramas de longitud relativa por debajo del promedio, altura relativa de inserción de rama en el tallo cerca de la parte central, cantidad relativa de biomasa en raíz intermedia y elevada supervivencia, considerando a estas familias como "ideotipos de cultivo".

5) Conclusiones

La alta densidad intra-familiar representó un ambiente de mayor competencia y estrés para las familias evaluadas, en general, se observaron cambios en la asignación de biomasa, en donde, el desarrollo del sistema radicular y la conformación de ramas de mayor longitud presentaron mayor importancia, lo cual puede representar mayores probabilidades de supervivencia.

Se observó un elevado nivel de plasticidad fenotípica de *Pinus pseudostrobus* expresado en 13 familias sometidas a diferentes ambientes de competencia, identificando ideotipos ideales para las condiciones de alta competencia capaces de modificar sus atributos para ser más competitivos dentro de una condición en particular.

Agradecimentos

Este proyecto fue financiado con fondos del proyecto de Fondos Mixtos CONACyT-Gobierno del estado de Michoacán clave 63532 y con beca-CONACyT para el primer autor. Agradecemos a Israel Gómez Hernández y María Melchor Coria, por su valiosa ayuda en la cosecha de las muestras biológicas.

6) Literatura citada

Adams M. W. 1982. Plant architecture and yield breeding. *Iowa State J. Res*. 56:225-254.

Adams, W. T., Roberts J. H., and Zobel B. J. 1973. Intergenotypic interactions among families of Loblolly Pine (*Pinus taeda* L.). Theor. Appl. Genet. 43:319-322.

Alves L. F. and Santos F. A. M. 2002. Tree allometry and crown shape of four tree species in Atlantic rain forest, south-east Brazil. J. Trop. Ecol. 18:245-260.

Amateis, Ralph, L., Philip, J. Radtke and Gerald D. Hansen. 2004. The effect of spacing rectangularity on stem quality in loblolly pine plantations. Canadian Journal of Forest Research. 34:498-501.

Barron-Gafford, G., A., Will, R,. E., Burkes, C., E. and Shiver B., Teskey R. O. 2003. Nutrient Concentrations and stem growth, of intensively managed *Pinus taeda* and *Pinus elliottii* stands of different planting densities. Forest Science. 49(2):291-300.

Barthélémy, D., Blaise F., Fourcaud T., Nicolini E. 1995. Modelisation et simulation de l´architecture des arbres: Bilan et perspectives, Rev. For. Fr. XLVII:71-96.

Bernardo A., Reis M., Reis G. and Harrison R. 1998. Effect of spacing on growth and biomass distribution in *Eucalyptus camaldulensis*, *E. pellita* and *E. uropylla* plantations in southeastern Brazil. For. Ecol. Manage 104(1-3):1-13.

Bouvet, Jean-Marc, Vigneron, Philippe and Saya, Aubin. 2005. Phenotypic plasticity of growth trajectory and ontogenic allometry in response to density for *Eucalyptus* hybrid clones and families. Annals of Botany. 96:811-821.

Cambrón-Sandoval, V., España-Boquera, M., Sánchez-Vargas, N., Sáenz-Romero, C., Vargas-Hernández, y Herrerías-Diego, Y., 2011b. Producción de clorofila en *Pinus pseudostrobus* en etapas juveniles bajo diferentes ambientes de desarrollo. Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente 17(2):253-260.

Dimmel, D. R., MacKay J. J., Courchene C. E., Kadla J. F., Scott J. T., O'Malley D. M. and McKeand S.E. 2002. Pulping and beaching of partially CAD-deficient wood. J. Wood Chem. Technol. 22:235-248.

Donald C. M. 1968. The breeding of crop ideotypes. Euphytica. 17(3):385-403.

Ferreira M. and Mascarenhas Sobrinho, J. 1972. The introduction of Mexican pines into the region of Poços de Caldas. IPEF Piracicaba 4: 95-109.

Garcia-Leite, H., Saraiva, Nogueira, G. y Maurício Moreira A. 2006. Efeito do espaçamento e da idade sobre variáveis de povoamentos de *Pinus taeda* L. Revista Árvore. 30(4):603-612.

Glock H., and Gregorius H. R. 1984. Differentiation -- a consequence of idiotype-environment interaction. *BioSystems.* 17:23-34.

Godin C. 2000. Representing and encoding plant architecture: A review. Ann. For. Sci. 57: 413–438.

Greenwood M. S. 1995. Juvenility and maturation in conifers: Current concepts. Tree physiology.15:433-438.

Kaitaniemi P., Lintunen A. 2010. Neighbor identity and competition influence tree growth in Scots pine, Siberian larch, and silver birch. Ann. For. Sci. 67(6):1-7.

Kearney Dean, James Ryde, Montagu Kelvin and Smith R. Geoff B. 2007. The effect of initial planting density on branching characteristics of *Eucalyptus pilularis* and *E. grandis*. Australian Forestry. 70(4):262-268.

Kenkel N. C. 1988. Pattern of self-thinning in Jack Pine: Testing the random mortality hypothesis. Ecology. 69(4):1017-1024.

Kurth W. 1994. Growth grammar interpreter GROGRA 2.4. Introduction and reference manual. Berichte des FZW Göttingen, Ser. B, Bd. 38.

Kuuluvainen T. and Kanninen M. 1992. Patterns in aboveground carbon allocation and tree architecture that favor stem growth in young Scots pine from high latitudes. Tree Physiology. 10:69-80.

Lutz J. A. and Halpern C. B. 2006. Tree mortality during early forest development: A long-term study of rates, causes and consequences. Ecological Monographs. 76(2):257-275.

Mäkinen Harri. 1996. Effect of intertree competition on biomass production of *Pinus sylvestris* (L.) half-sib families. For. Ecol. Manage. 86:105-112.

Montagnon, C., Flori, A. and Cilas, C. 2001. A new method to assess competition in coffee clonal trials with single-tree plots in Côte d'Ivoire. Agron. J. 93:227-231.

Mutke, Sven, Sievänen Risto, Nikinmaa Eero, Perttunen Jari and Gil Luis. 2005. Crown architecture of grafted Stone pine (*Pinus pinea* L.): shoot growth and bud differentiation. Trees - Structure and Function. 19 (1):15-25.

Nelson C. D. and Johnsen K. H. 2008. Genomic and physiological approaches to advancing forest tree improvement. Tree Physiology. 28:1135-1143.

Nemeth John Charles. 1973. Dry Matter production in young Loblolly (*Pinus taeda* L.) and slash pine (*Pinus elliottii* Engelm.) Plantations. Ecological Monographs. 43 (1):21-41.

Nilsson Urban and Albrektson Arne. 1993. Productivity of needles and allocation of growth in young Scots pine trees of different competitive status. For. Ecol. Manage. 62(1-4):173-187.

Nishimura T. B. and Suzuki E. 2001. Allometric differentiation among tropical tree seedlings in heath and peatswamp forests. J. Trop. Ecol. 17:667-681.

Perry J. P. 1991. The pines of Mexico and Central America. Timber press. Portland, Oregon, EUA. 231.

Pires C. 1987. Complexo de *Pinus pseudostrobus* em Campos do Jordão e Itararé. In: Simposio sobre silvicultura y mejoramiento genético de especies forestales, CIEF. 5:150-61.

Russell, Matthew B., Burkhart, Harold E. and Amateis, Ralph L. 2009. Biomass partitioning in a miniature-scale loblolly pine trial. Can. J. For. Res. 39:320-329.

SAS INSTITUTE, INC. 2006. SAS / STAT Guide For Personal Computers, Version 9.1, Raleigh, North Carolina, USA. 1028.

St. Clair J. B. and Adams W. T. 1991. Relative family performance and variance structure of open-pollinated Douglas-fir seedlings grown in three competitive environments. Theor Appl Genet. 81:541-550.

Thorpe H. C., Astrup R., Trowbridge A. and Coates K. D. 2010. Competition and tree crowns: A neighborhood analysis of three boreal tree species. For. Ecol. Manage. 259:1586-1596.

Townsend A. M. and Hanover J. W. 1972. Altitudinal variation in photosynthesis, growth, and monoterpene composition of western white pine (*Pinus monticola* Dougl.) seedlings. Silvae Genetica. 21 (3-4):133-139.

Vincent G. and Harja D. 2008. Exploring ecological significance of tree crown plasticity trough three-dimensional modeling. Annals of Boatany. 101:1221-1231.

Viveros-Viveros H., Sáenz-Romero C., López-Upton J. y Vargas-Hernández J. J. 2005. Variación genética altitudinal en el crecimiento de plantas de *Pinus pseudostrobus* Lindl. en campo. Agrociencia. 39 (5):575-587.

White T. L., Adams W. T. and Neale D. B. 2007. Tree improvement programs – Structure, concepts and importance *In:* Forest Genetics. CAB International. USA. 285-302 p.

Williams T M. and Gresham C. A. 2006. Biomass accumulation in rapidly growing loblolly pine and sweetgum. Biomass and Bioenergy. 30:370-377.

Wright I. J., Westoby M. 2001. Understanding seedling growth relationships through specific leaf area and leaf nitrogen concentration: generalisations across growth forms and growth irradiance. Oecologia 127:21-29.

Wrigth J. A., Wessels A. 1992. Laboratory scale pulping of *Pinus pseudostrobus*, *P. maximinoi* and *P. patula*. Instituto de Pesquisas Florestais (IPEF International), Piracicaba. 2:39-44.

Wu R.L., Remington D. L., MacKay J. J., McKeand S.E. and O'Malley D. M. 1999. Average effect of a mutation in lignin biosynthesis in loblolly pine. Theor. Appl. Genet. 99:705-710.

Yu, Q., McKeand, S. E., Nelson C. D., Li B., Sherrill J. R. and Mullin T. J. 2005. Differences in wood density and growth of fertilized and nonfertilized loblolly pine associated with a mutant gene, *cad-n1*. Can. J. For. Res. 35:1723-1730.

VI. Conclusión general

Se presentaron diferencias genéticas significativas en caracteres cuantitativos de crecimiento asociados a la densidad de plantación, sin embargo dichas diferencias no se observaron entre condiciones de competencia inter e intra-familiar. Los parámetros genéticos evidenciaron el efecto de la condición de competencia intra-familiar con una tendencia a la baja y valores cercanos a cero del control genético, la estabilidad de los genotipos sugirió cambios de mayor magnitud entre condiciones de densidad de plantación y menores entre condiciones de competencia inter e intra-familiar.

La cantidad de pigmentos de clorofila, presentó cambios tanto por la densidad de plantación como por el tipo de competencia. La clorofila *a* fue significativamente mayor dentro de la baja densidad inter-familiar, por otro lado la clorofila *b* fue más abundante dentro de la condición de alta densidad intra-familiar, interpretando niveles de estrés superiores dentro de la condición intra-familiar con respecto a las condiciones de alta y baja densidad inter-familiar.

En la distribución de biomasa en peso seco, existió una evidencia de cambios en la asignación de recursos, los más significativos se presentaron en la parte radicular y en el largo de rama para la condición de competencia intra-familiar, dichos cambios de asignación de biomasa relacionaron de forma positiva y significativa a estas variables con la supervivencia de los genotipos bajo esta condición, modificando la arquitectura del crecimiento de los individuos.

En conjunto en el presente estudio, se determinaron cambios específicos en las familias evaluadas, asociados a un ambiente de competencia, esto en variables

que demuestran el crecimiento, la arquitectura y fisiología básica de los individuos. Las familias presentaron una reducción del crecimiento promedio, menor relación de la cantidad de clorofilas a/b y cambios en la conformación de la arquitectura, finalizando en una menor supervivencia al aumentar la densidad de plantación. Sin embargo, el ambiente de competencia intra-familiar, proporcionó un patrón de crecimiento singular, en donde las familias reaccionaron modificando la asignación de biomasa en estructuras como raíz y rama, la relación de la cantidad de clorofilas *a*/*b* y el largo promedio de ramas disminuyó.

A nivel de familias fue posible identificar una gran variación en modificaciones fenotípicas y en su productividad potencial, observando comportamientos agresivos como “ideotipos de competencia” dentro de esta condición, para la condición de competencia intra-familiar, fue posible observar a genotipos con crecimientos pasivos, como las familias 5 y 4, es decir no suprimen a las vecinos contiguos (mismo genotipo), ya que los principales atributos son: ramas de longitud relativa por debajo del promedio, altura relativa de inserción de rama en el tallo cerca de la parte central, cantidad relativa de biomasa en raíz intermedia y elevada supervivencia, considerando a estas familias como “ideotipos de cultivo”.

Por lo cual, *Pinus pseudostrobus* presenta un elevado nivel de plasticidad fenotípica, expresado en 13 familias sometidas a diferentes ambientes de competencia, identificando a genotipos con alta supervivencia y estrategias diferentes en el desarrollo de la arquitectura de su crecimiento, generando así información útil para futuros programas de mejoramiento genético.

La recomendación del presente estudio es: realizar ensayos de campo bajo condiciones similares a las de jardín (vivero) permitiendo correlacionar etapas de jardín y campo, con la finalidad de proponer la selección temprana de genotipos sobresalientes y, en términos de aplicación, evaluar las familias en las mismas condiciones de competencia que se pretenden usar en las plantaciones operativas de la especie, evitando predicciones erróneas de las ganancias genéticas a causa de una competencia intra-familiar.

Literatura citada.

Adams, W. T., Roberts, J. H. and Zobel, B. J. 1973 Intergenotypic interactions among families of Loblolly Pine (*Pinus taeda* L.). Theor Appl Genet 43:319-322.

Bouvet J. M. 1997. Effect of spacing on juvenile growth and variability of *Eucalyptus* clones. Can J For Res 27:174-179.

Bouvet, J. M., Vigneron, Ph., Gouma, R. and Saya, A. 2003 Trends in variances and heritabilities with age for growth traits in *Eucalyptus* spacing experiments. Silvae Genet 52:121-133.

Brouard J. S. and John S. E. T. 2000. Tree spacing affects clonal ranking in *Eucalyptus grandis* X *E. Urophylla* Hybrids. J. of Sustainable For. 10 (1/2): 13-23.

Chadwick D. and Bruce C. L. 1990. Forest Stand Dynamics. McGraw Hill, Inc. New York, USA. 467 p.

Eguiluz P. T. 1978. Ensayo de integración de los conocimientos sobre el género *Pinus* en México. Tesis de Licenciatura. ENA. Chapingo, Méx. 571 p.

environments. Theor Appl Genet. 81:541-550.

Ferreira M. and Mascarenhas Sobrinho J. 1972. The introduction of Mexican pines into the region of Poços de Caldas. IPEF Piracicaba 4: 95-109.

Garcia-Leite, H., Saraiva-Nogueira, G. y Maurício-Moreira, A. 2006. Efeito do espaçamento e da idade sobre variáveis de povoamentos de *Pinus taeda* L. Rev Árvore 30:603-612.

Grubb P. J. 1977. Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains: With special reference to mineral nutrition. *Annual Review of Ecology and Systematics,* 8,83-107.

Harms R. W., Whitesell, D. C., DeBell, S. D. 2000. Growth and development of loblolly pine in a spacing trial planted in Hawaii. For Ecol Manage 126:13-24.

Libby W. J. 1996. New Applications in Clonal Forestry. Combined Proceedings International Plant Propagators Society 46:350-354

Martínez M. 1948. Los Pinos Mexicanos. Editorial Botas México. 362 pp.

McKeand, S. E., Zobel, B. J., Byram, T. D., and Huber, D. A. 2007. Southern pine tree improvement--a living success story. In Proceedings of the 29th Southern Forest Tree Improvement Conference. (Conference Proceedings,) (pp. 3-7).

Perry J. P. 1991. The pines of Mexico and Central America. Portland, OR: Timber Press.

Real, Pedro L., Moore, James A. and Newberry, James D., 1989. Principal components analysis of tree stem profiles. Can. J. For. Res. 19:1538-1542.

Sáenz-Romero, C., A. Snively and R. Lindig-Cisneros. 2003. Conservation and restoration of pine forest genetic resources in Mexico. Silvae Genet. 52: 233-237.

Sánchez-Vargas Nahúm M. y Vargas-Hernández J. Jesús. 2007. Competencia y su relación con los parámetros genéticos en clones de eucalipto. Ciencia e Investigación Forestal-Instituto Forestal/Chile. 13 (2): 361.369.

Thorpe H. C., Astrup R., Trowbridge A. and Coates K. D. 2010. Competition and tree crowns: A neighborhood analysis of three boreal tree species. For. Ecol. Manage. 259:1586-1596.

Vincent G. and Harja D. 2008. Exploring ecological significance of tree crown plasticity trough three-dimensional modeling. Annals of Boatany. 101:1221-1231.

White T. L., Adams, W. T. and Neale, D. B. 2007. Tree improvement programs – Structure, concepts and importance *In:* Forest Genetics. CAB International. USA. 285-302 p.

Wrigth J. A. and Wessels A. 1992. Laboratory scale pulping of *Pinus pseudostrobus*, *P*. *maximinoi* and *P*. *patula*. Instituto de Pesquisas Florestais (IPEF International), Piracicaba. 2:39-44.

Zobel B., Talbert J. 1992 Técnicas de mejoramiento genético de árboles forestales. Limusa, México