



**Estimación de parámetros genéticos de la calidad de
la madera en árboles de PINO HÍBRIDO (*Pinus elliottii*
var. elliottii × *Pinus caribaea* *var. hondurensis*)
utilizando metodologías no destructivas**

TESIS DE MAESTRÍA



Ing. Ftal. Rotundo, Cristian A.

DIRECTORA: Gauchat, María E.

CO-DIRECTOR: Belaber, Ector C.

MAESTRÍA EN CIENCIA Y TECNOLOGÍA DE LOS

MATERIALES FIBROSOS

FCEQyN

2021

DEDICATORIA

A mi compañera de vida, Juliana y a nuestros hijos Benjamín, Emma y Franco.

A mis padres, por su constante apoyo.

AGRADECIMIENTOS

A mi familia, por el apoyo y amor incondicional.

A mis directores, María Elena Gauchat y Ector Belaber por facilitarme lo necesario para llevar adelante esta tesis.

Al equipo que colaboró en la toma de datos a campo: Ing. Ftal. Angela Winck, Diego Aquino, Lucas Giménez, Otto Knebell, Diego Bogado y Jorge Vicentini.

A Eduardo Cappa por su colaboración en los análisis estadísticos.

A mis compañeros Cristian Schoffen y Eduardo Hildt por compartir sus conocimientos en Software R.

Al personal de la empresa PINDO SA, por su colaboración operativa.

Al INTA, por haberme permitido realizar esta tesis y a todos aquellos compañeros de la EEA Montecarlo que han colaborado de alguna forma en el desarrollo de la misma.

A Dios, por estar conmigo siempre.

RESUMEN

El híbrido *Pinus elliottii* var. *elliottii* × *Pinus caribaea* var. *hondurensis*, se halla entre los taxones más utilizados en la Mesopotamia Argentina, siendo su destino principal la industria del aserrío. El programa de mejora del Pino híbrido F₁ INTA – PINDO es uno de los principales proveedores de material de propagación para las forestaciones. En su primera etapa, dicho programa abordó el estudio genético de caracteres de crecimiento, rectitud de fuste y estructura de copa. La alta tasa de crecimiento de estos materiales provocó un acortamiento del turno corta y un incremento en la proporción de madera juvenil en trozas industrializadas. En este contexto, la presente tesis tuvo como objetivo estudiar los principales parámetros genéticos del carácter módulo de elasticidad dinámico, obtenido a través de una metodología no destructiva basada en propiedades acústicas sobre árboles en pie. La base de datos se conformó con el diámetro a la altura del pecho, altura total y el módulo de elasticidad dinámico medidos a los 10 años de edad en árboles de dos ensayos de progenies de familias híbridas. Los análisis estadísticos se hicieron utilizando modelos lineales mixtos univariados y multivariados. Se estimaron los componentes de varianza genéticos y ambientales, así como las covarianzas entre caracteres, mediante los cuales se obtuvieron las heredabilidades, coeficientes de variación genético aditivo, correlaciones genéticas entre caracteres dentro de sitios, y la interacción genotipo × ambiente para el módulo de elasticidad dinámico. Para profundizar el estudio de interacción genotipo × ambiente, se realizaron análisis de desempeño y estabilidad familiar. Por otra parte, se validó la metodología no destructiva para la selección de genotipos correlacionando los módulos de elasticidad dinámico y estático. Y, mediante simulaciones se determinó el esfuerzo de fenotipado necesario para obtener exactitudes aceptables de los valores de mejora predichos para el módulo de elasticidad dinámico. Los resultados obtenidos indicaron que las heredabilidades en sentido estricto y amplio fueron moderadas (0,26 - 0,48) para todos los caracteres estudiados. El coeficiente de variación genético aditivo presentó valores de entre 6,03% y 16,33%, donde el módulo de elasticidad dinámico mostró los valores más altos. Las correlaciones genéticas aditivas entre caracteres y entre sitios

resultaron positivas, entre moderadas y altas (0,29 - 0,96). Siendo significativas, las correlaciones entre el módulo de elasticidad dinámico y los caracteres de crecimiento (0,29 - 0,67), la correlación genética aditiva entre sitios para el módulo de elasticidad dinámico (0,91), y no significativa la correlación familiar (0,67). Los análisis de desempeño y estabilidad genética permitieron identificar familias superiores para el módulo de elasticidad dinámico. Por su parte, las correlaciones fenotípicas entre los módulos de elasticidad dinámico y estático estuvieron entre 0,40 y 0,49. Finalmente, los resultados de las simulaciones permitieron determinar que 16 árboles por familia serían suficientes para obtener una exactitud aceptable de los valores de mejora predichos para el módulo de elasticidad dinámico. Los valores de módulo de elasticidad dinámico hallados para este híbrido, permitirían seleccionar materiales destinados a usos estructurales.

Palabras claves: Pino híbrido, Módulo de elasticidad dinámico, metodología no destructiva, parámetros genéticos, esfuerzo de fenotipado.

TABLA DE CONTENIDOS

DEDICATORIA.....	i
AGRADECIMIENTOS.....	ii
RESUMEN.....	iii
TABLA DE CONTENIDOS.....	v
LISTA DE TABLAS.....	vii
LISTA DE FIGURAS.....	viii
LISTA DE ABREVIATURAS.....	ix
1. INTRODUCCIÓN.....	1
1.1. OBJETIVO GENERAL.....	6
1.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	7
1.3. HIPÓTESIS.....	7
2. MATERIALES Y MÉTODOS.....	8
2.1. Material vegetal.....	8
2.2. Registro de datos a campo y obtención de caracteres.....	9
Módulo de elasticidad en árboles.....	9
Módulo de elasticidad en tablas.....	11
2.3. Análisis estadísticos.....	12
Modelo Mixto Univariado (MU).....	12
Modelo Mixto Multivariado (MM).....	13
2.4. Parámetros genéticos.....	15
2.5. Análisis de estabilidad.....	17
2.6. Comparación entre el módulo de elasticidad dinámico y estático.....	18
2.7. Esfuerzo de fenotipado (EF).....	18
3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	19
3.1. Medias fenotípicas y variación entre sitios.....	19
3.2. Componentes de la varianza, heredabilidades y coeficiente de variación genético aditivo.....	21
3.3. Correlaciones genéticas entre caracteres dentro de los sitios.....	26
3.4. Correlación genética entre sitios para el módulo de elasticidad dinámico.....	28

3.5.	Estabilidad familiar	29
3.6.	Comparación entre el módulo de elasticidad dinámico y estático.....	33
3.7.	Esfuerzo de fenotipado	34
4.	CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES	38
5.	REFERENCIAS	40
	ANEXO 1: Imágenes del registro de datos.....	51
	ANEXO 2: Medias familiares de MOE_d	54

LISTA DE TABLAS

Tabla 2.1 Caracterización de los ensayos de progenies de PH F ₁ INTA - PINDO.....	9
Tabla 3.1 Medias fenotípicas de diámetro a la altura del pecho (<i>DAP</i>), altura total (<i>HT</i>), densidad verde (<i>DV</i>), velocidad del sonido (<i>VS</i>) y módulo de elasticidad dinámico (<i>MOE_d</i>) con sus desvíos estándares entre paréntesis para los sitios evaluados.....	20
Tabla 3.2 Estimación de la varianza genética aditiva ($\hat{\sigma}_a^2$), varianza genética de dominancia ($\hat{\sigma}_d^2$), relación ($\hat{\sigma}_a^2/\hat{\sigma}_d^2$), varianza de parcela ($\hat{\sigma}_p^2$), varianza residual ($\hat{\sigma}_e^2$), heredabilidad en sentido estricto (\hat{h}^2) y amplio (\hat{H}^2) con sus respectivos errores estándares entre paréntesis y el coeficiente de variación genético aditivo en unidad porcentual (\widehat{CV}_a)..	22
Tabla 3.3 Estimaciones de correlaciones genéticas aditivas (sobre la diagonal) y de dominancia (bajo la diagonal) junto a sus errores estándares aproximados entre paréntesis.	27
Tabla 3.4 Desviación promedio del <i>ranking</i> genético familiar (<i>D_i</i>) para el <i>MOE_d</i> , <i>ranking</i> familiar dentro del sitio 1 (RANKS1), dentro del sitio 2 (RANKS2) y entre sitios (RANKS12).	30
Tabla 3.5 Número de familias (N) según intervalos del desvío medio del <i>ranking</i> genético familiar para el <i>MOE_d</i>	31
Tabla A.1 Medias familiares de <i>MOE_d</i> para familias híbridas F ₁ INTA - PINDO en el sitio 1.....	54
Tabla A.2 Medias familiares de <i>MOE_d</i> para familias híbridas F ₁ INTA - PINDO en el sitio 2.....	55

LISTA DE FIGURAS

Fig. 3.1 Estabilidad y desempeño promedio del MOE_d para las 36 familias comunes a ambos sitios.	32
Fig. 3.2 Promedio de las exactitudes (\hat{r}) de los valores de mejora para el carácter MOE_d y sus desvíos estándares en relación al número de árboles evaluados por familia.....	35
Fig. 3.3 Promedio de errores estándares al cuadrado (SE^2) correspondientes a los valores de mejora del carácter MOE_d y su variación (desvíos estándares) en relación al número de árboles evaluados por familia.	36
Fig. 3.4 Promedio de varianzas genéticas aditivas ($\hat{\sigma}_a^2$) para el carácter MOE_d y sus desvíos estándares en relación al número de árboles evaluados por familia.	37
Fig. A.1 Medición del tiempo de vuelo de la onda de estrés (SWT) con herramienta TreeSonic y detalle de su temporizador en esquina superior izquierda.....	51
Fig. A.2 Extracción de tarugos de madera con barreno de Pressler y detalle del tarugo en la esquina superior izquierda.....	51
Fig. A.3 Herramientas no destructivas utilizadas. Instaladas sobre árbol en pie (derecha). Detalle del TreeSonic (izquierda-arriba) y barreno de Pressler (izquierda-abajo).	52
Fig. A.4 Vistas de tablas centrales y laterales para ser sometidas a la máquina universal de ensayos.....	52
Fig. A.5 Ensayo destructivo. Obtención del MOE_e de tablas mediante la máquina universal de ensayos.....	53

LISTA DE ABREVIATURAS

BV	Valor de mejora
CH	Contenido de humedad
DAP	Diámetro a la altura del pecho
D_i	Desvío medio del <i>ranking</i> genético familiar
EF	Esfuerzo de fenotipado
\hat{r}	Exactitud de valores de mejora
F ₁	Primera filial de la generación de híbridos
F ₂	Segunda filial de la generación de híbridos
HT	Altura total
INTA	Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria
MND	Metodología no destructiva
MOE	Módulo de elasticidad
MOE_d	Módulo de elasticidad dinámico
MOE_e	Módulo de elasticidad estático
NIR	<i>Near-Infrared Spectroscopy</i>
PCH	<i>Pinus caribaea</i> Morelet var. <i>hondurensis</i> Barr. y Golf.
PEE	<i>Pinus elliottii</i> Engelm. var. <i>elliottii</i>
PEE×PCH	Híbrido entre PEE y PCH
PH	Pino híbrido
SWT	<i>Stress wave time</i> , tiempo de vuelo de la onda de estrés
REML	Método de máxima verosimilitud restringida
UNaM	Universidad Nacional de Misiones
VGF	Valor genético familiar
VOL	Volumen
VS	Velocidad del sonido
DV	Densidad verde
σ_a^2	Varianza genética aditiva
σ_d^2	Varianza genética de dominancia
σ_p^2	Varianza de parcela
σ_e^2	Varianza residual
\hat{h}^2	Heredabilidad en sentido estricto

\hat{H}^2	Heredabilidad en sentido amplio
\hat{r}_a	Correlación genética aditiva
\hat{r}_d	Correlación genética de dominancia
\hat{r}_f	Correlación genética familiar
\widehat{CV}_a	Coefficiente de variación genético aditivo

1. INTRODUCCIÓN

En Argentina la mayor superficie forestada con el género *Pinus* se concentra en la región Mesopotámica, siendo el híbrido *Pinus elliottii* var. *elliottii* (Engelm) (PEE) × *Pinus caribaea* var. *hondurensis* (Morelet) (PCH), en adelante PH, uno de los taxones más utilizados (1). Este híbrido fue generado originalmente en Australia, durante la década de 1950 (2), donde superó en productividad a sus parentales (3), y alcanzó amplia difusión (4 - 6). También fue exitosamente introducido en países tropicales y subtropicales (7 - 12).

Localmente, las generaciones F₁ y F₂ de este híbrido demostraron un alto potencial de crecimiento, buenas cualidades de rectitud de fuste, diámetro de ramas y estructura de copa, registrándose crecimientos que superan a *Pinus taeda* L. (13, 14). En las últimas décadas, la superficie implantada con este material ha aumentado considerablemente, alcanzando aproximadamente 21000 ha (15). En la industria del aserrío, debido a su fuste con buena rectitud y baja conicidad, los rendimientos superan en un 5% a *P. taeda*, principalmente en la primera troza (comunicación personal, Fabian Pressler, PINDO SA).

Considerando la potencialidad y la demanda del sector productivo por este híbrido, el Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA) inició en el año 2004 un programa de hibridaciones mediante un acuerdo con la empresa PINDO SA, que permitió la obtención del PH F₁ INTA - PINDO a partir de material parental localmente adaptado. El punto de partida del programa de mejora INTA - PINDO se asemejó a la etapa inicial de la mayoría de los programas de mejora en el género *Pinus*, siendo sus objetivos producir híbridos con buen crecimiento en volumen, características de copa deseables y buena rectitud de fuste.

La mejora genética en crecimiento combinada con un adecuado manejo silvícola, ha logrado disminuir la edad de cosecha, incrementando la productividad de madera respecto a forestaciones a partir de material no mejorado (16 - 19). Por lo general, las trozas resultantes de estos árboles contienen una mayor proporción de madera juvenil o interior, producida durante la fase juvenil de crecimiento (20). Los productos del aserrado en los

que predomina este tipo de madera, son de menor calidad para ciertos usos sólidos respecto de aquellos donde prevalece la madera producida durante la fase madura de crecimiento (21). La principal razón de esta menor calidad de la madera juvenil, radica en una rigidez significativamente menor, en comparación con la madera madura (22 - 26).

La rigidez de la madera, medida en términos de su módulo de elasticidad (MOE), es la propiedad más importante para su uso estructural (27). El MOE es la relación entre la tensión aplicada y el cambio en la forma de un cuerpo elástico, siendo una medida de su resistencia a la deformación (28). Un valor alto, significa madera de mejor aptitud para usos estructurales (por ejemplo, tablas y tirantes) y por lo tanto de mayor valor económico para dicho segmento de mercado (29). Sin embargo, el MOE estático (MOE_e) real se obtiene en laboratorio, a partir de probetas normalizadas logradas luego del apeo de los árboles, siendo este uno de los principales motivos del retraso en la evaluación de la calidad de la madera en los programas de mejoramiento. El alto costo y tiempo de medición, sumados a la necesidad del muestreo destructivo para su obtención, hicieron que esta metodología no sea viable cuando es necesario evaluar un gran número de individuos (30 - 32). Esto motivó el desarrollo de metodologías no destructivas (MND) para la obtención indirecta de esta y otras propiedades vinculadas a la calidad de la madera, las cuales son fundamentales para el mejoramiento genético orientado a usos estructurales (31, 33).

La evaluación no destructiva de la madera evolucionó en función de los distintos principios incorporados a los equipos de medición. Existen varias MND utilizadas actualmente en los programas de mejoramiento genético forestales (34). Las metodologías empleadas en la predicción del MOE a gran escala son aquellas basadas en la acústica. Cuyo principio de funcionamiento se centra en la relación que existe entre el MOE, la velocidad del sonido (VS) a través de la madera y su densidad verde, conocido como módulo de elasticidad dinámico (MOE_d) (29). La velocidad del sonido puede obtenerse a partir de la resonancia acústica o del tiempo de vuelo de la onda de estrés (SWT , por sus siglas en inglés *stress wave time*). Las herramientas basadas en el SWT han demostrado ser robustas y económicas para realizar

mediciones a campo, siendo actualmente la mejor opción para evaluar el MOE en un gran número de árboles (35).

Se han encontrado numerosas investigaciones asociadas a aspectos tecnológicos de la madera en PH. Por ejemplo, en Australia observaron que la densidad de la madera y el porcentaje de leño tardío eran intermedios respecto a las especies parentales (36). También, se han reportado predicciones aceptables del MOE_e en plantaciones F_1 y F_2 de PH en el sur de Queensland (37). Los primeros registros en el uso de una herramienta acústica (ST300) para la predicción del MOE_d fueron en clones de PH de 7 años, donde se observó una fuerte correlación fenotípica entre estos registros y los obtenidos en piezas aserradas de escuadrías comerciarles (38). El MOE_d de la madera exterior del PH F_1 , resultó en general más similar al parental más rígido (PEE). Además, se han detectado diferencias importantes para el MOE_d a nivel de familias y clones, posibilitando la mejora genética mediante la selección a nivel parental, familiar y clonal (39). Por otra parte, en Argentina, se han realizado determinaciones de propiedades físico-mecánicas sobre materiales híbridos introducidos desde Australia y de origen local (40 - 43).

La incorporación de medidas indirectas de propiedades de la madera en programas de mejora, estará determinada principalmente por el costo de evaluación, la variación genética, la heredabilidad y las correlaciones entre las medidas indirectas y el valor real de dichas propiedades (31). La estimación de parámetros genéticos de caracteres que definen la calidad de la madera, es fundamental en programas de mejora de especies forestales para usos sólidos (33, 44, 45). Esto implica, la obtención de los componentes de la varianza, así como de las covarianzas entre los caracteres de interés (46). En función de esta información, se estiman los principales parámetros genéticos como ser: heredabilidades, correlaciones genéticas entre caracteres dentro y entre sitios, y el coeficiente de variación genético aditivo.

La heredabilidad indica el control genético del carácter a mejorar y su conocimiento es fundamental en la predicción de las estimaciones de ganancias genéticas y en el desarrollo de estrategias de reproducción (47). Representa la proporción de la varianza total que es atribuible a los efectos medios de los genes, lo que determina el grado de parecido entre parientes

(48). Es una propiedad de la población y de las circunstancias ambientales a las que están sujetas los individuos. Los caracteres con alta heredabilidad son más fáciles de mejorar genéticamente que aquellos de baja heredabilidad. Los valores de heredabilidad y la variación genética de los caracteres ligados a la calidad de la madera deben ser lo suficientemente altos para que la selección sea efectiva (31).

Por otro lado, se sugiere el uso del coeficiente de variación genético aditivo para comparar los niveles de varianza genética entre caracteres (49), el cual proporciona una medida estandarizada de esta varianza en relación con la media del carácter evaluado (50). Este coeficiente permite comparar los niveles de varianza genética aditiva dentro de ensayos, y a través de estos para diferentes caracteres o para el mismo carácter a diferentes edades, evitando efectos de escala.

Además del estudio de las varianzas y heredabilidades, las correlaciones entre caracteres de interés son necesarias para implementar una estrategia de mejora efectiva (51). En general, los valores fenotípicos de diferentes caracteres en un individuo se encuentran asociados (52). La correlación fenotípica es la asociación entre los valores de dos caracteres medidos directamente sobre una población. Sin embargo, esta correlación no garantiza la existencia de correlación genética, dado que está enmascarada por los efectos ambientales (47, 53). Las correlaciones genéticas entre caracteres pueden ser atribuidas a dos causas: la pleiotropía y el desequilibrio de ligamiento. Un grupo de genes que afectan un carácter pueden también influenciar a otro y este fenómeno es conocido como pleiotropía. Por otro lado, el desequilibrio de ligamiento, se refiere a la tendencia de los genes que se encuentran en el mismo cromosoma a segregar juntos, siendo de carácter transitorio, ya que tiende a desaparecer por entrecruzamiento (52).

Estimar las correlaciones genéticas entre los caracteres a mejorar es importante al inicio del programa, ya que permiten conocer el efecto que podría tener la selección de un carácter particular sobre los otros (48). También, el conocimiento de esta correlación permite mejorar un carácter de difícil y alto costo de medición como el MOE_e , a través de otro de medición más accesible como la VS o el MOE_d . La magnitud de esta asociación se mide

a través del valor del coeficiente de correlación genético. Este parámetro toma valores entre -1 y +1, implicando una fuerte correlación genética entre los caracteres cuando es altamente positivo o negativo.

Por otro lado, las correlaciones genéticas también son utilizadas para estudiar la interacción de los genotipos con el ambiente (G×E). En este caso, se estiman para un mismo carácter medido en distintos ambientes que contienen materiales genéticamente relacionados. La magnitud de la correlación indica la presencia o ausencia de interacción G×E al nivel genético estudiado. Un valor de correlación de 0,67 es sugerido como límite para indicar la presencia severa de este tipo de interacción (54). La existencia de interacción G×E, indica que los genotipos responden de manera diferencial en ambientes distintos (52). En un programa de mejora, la determinación de la interacción G×E es esencial para el establecimiento de pruebas genéticas y posterior proceso de selección (55). En casos de ausencia de interacción G×E, la selección de materiales se realizaría directamente por su valor genético y produciría madera con propiedades similares a aquella generada en las condiciones ambientales estudiadas. Por otro lado, en presencia de interacción G×E, debe decidirse si se desarrollan poblaciones específicamente adaptadas a cada ambiente maximizando la ganancia genética, o se seleccionan genotipos estables a través de los ambientes, disminuyendo el nivel de ganancia (56). La generación de poblaciones múltiples es más costosa y difícil de implementar que la generación de una población única, por lo que suele optarse por la identificación de genotipos estables, que muestren poca interacción G×E y puedan usarse en regiones más amplias (57).

Se han encontrado pocos reportes de parámetros genéticos ligados a la calidad de la madera en PH. Entre ellos, al evaluar PH F₁ australiano a los 11 años de edad, se reportaron heredabilidades bajas y correlaciones genéticas favorables entre el MOE y el crecimiento, indicando la posibilidad de mejorar conjuntamente estos caracteres. Además, se observó una baja interacción G×E para el MOE (2). Otro estudio, sobre una muestra de clones de PH F₁ australiano, reportó heredabilidades altas y baja interacción G×E para la *VS* como sustituto del *MOE_d* (39). Con respecto a las especies parentales, solo se

hallaron reportes de parámetros genéticos para el MOE en PEE. Por ejemplo, se reportaron heredabilidades de moderadas a altas en ensayos de familias de polinización abierta de más de 20 años en el Sur de China (58, 59). Las correlaciones genéticas y fenotípicas entre el MOE_d y caracteres de crecimiento, indicaron la posibilidad de mejorar estos caracteres conjuntamente (58). Adicionalmente, el estudio de estos ensayos reveló la presencia de interacción G×E a nivel de familias en algunos de los sitios (59). Por otro lado, utilizando la velocidad del sonido al cuadrado (VS^2) como sustituto del MOE_d , se obtuvieron heredabilidades altas, correlaciones genéticas positivas entre la VS^2 y la HT , además de un ordenamiento familiar moderadamente repetible para familias de polinización abierta de segunda generación de PEE, a los 8 años de edad en el sureste de Estados Unidos (60).

El programa de mejora INTA - PINDO cuenta con 17 ensayos de progenies, conteniendo alrededor de 400 familias híbridas F_1 . En su primera etapa se han evaluado 14 ensayos y se han estimado parámetros genéticos para caracteres de crecimiento, copa y rectitud de fuste (13, 15, 61). En su segunda etapa, el programa aborda la evaluación genética de caracteres ligados a la calidad de la madera para usos estructurales. Por ello, se pretende con esta tesis caracterizar y clasificar genéticamente la población de híbridos a través del estudio de los parámetros genéticos vinculados al MOE_d . Estudiar el efecto de los ambientes en la expresión del MOE_d y su estabilidad. Adicionalmente, evaluar la validez de la herramienta acústica en la selección de genotipos por su MOE_e . La información obtenida en esta tesis, contribuirá al delineamiento de una estrategia de mejora asociada a la calidad de madera para usos estructurales.

1.1. OBJETIVO GENERAL

Incorporar al programa de mejora del Pino híbrido F_1 INTA - PINDO información genética respecto a la calidad de madera, determinada a través de mediciones indirectas en árboles en pie.

1.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Estimar los componentes de varianzas y covarianzas genéticas para el MOE_d .
- Estimar la proporción de varianza genética aditiva y de dominancia, y la significancia de sus efectos.
- Estimar los principales parámetros genéticos para el MOE_d , incluyendo: heredabilidades, coeficientes de variación genético aditivo, correlaciones genéticas aditivas entre caracteres dentro de los sitios y para un mismo carácter entre sitios.
- Identificar familias genéticamente superiores y estables en cuanto al MOE_d , con vistas a incrementar la calidad de la madera dentro del programa de PH F₁ INTA - PINDO.
- Evaluar la eficiencia de la herramienta acústica en la selección de genotipos por su MOE_e .
- Determinar el esfuerzo de fenotipado (número de árboles por familia) necesario para estimar los valores de mejora del MOE_d , con un nivel de exactitud aceptable.

1.3. HIPÓTESIS

Los principales parámetros genéticos vinculados al MOE_d indicarán la posibilidad de mejorar este carácter a través de la selección de genotipos superiores en la población de PH F₁ INTA - PINDO, sin comprometer al crecimiento y esta mejora será replicable en los sitios estudiados. La herramienta acústica utilizada será suficientemente efectiva en la predicción del MOE_e . Además, las simulaciones demostrarán que es posible obtener exactitudes aceptables de los valores de mejora del MOE_d , midiendo a campo la menor cantidad posible de árboles por familia.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1. Material vegetal

El material genético evaluado en este estudio, corresponde a familias de hermanos completos generadas a través cruzamientos controlados realizados durante el año 2004, dentro del programa de mejoramiento INTA - PINDO. Las cruza se realizaron en el Huerto Semillero Clonal (HSC) de PEE situado en el INTA San Antonio, Misiones. Los árboles de dicho huerto actuaron como madres (13 madres), mientras que los padres fueron individuos de PCH (8 padres) seleccionados fenotípicamente en ensayos de orígenes-procedencias del INTA y en plantaciones comerciales de la empresa PINDO SA.

Los plantines provenientes de estos cruzamientos fueron llevados a campo en dos ensayos instalados en la provincia de Misiones durante el año 2007, uno en la localidad de Puerto Laharrague (sitio 1) con 37 familias y otro en Colonia Delicia (sitio 2) con 66 familias, compartiendo 37 familias entre ensayos. Ambos ensayos fueron implantados bajo un diseño de bloques completos, con tratamientos distribuidos al azar y parcelas lineales de 5 árboles, correspondientes a hermanos completos. Una mayor caracterización de estos ensayos se proporciona en la Tabla 2.1.

Además de las familias híbridas, los ensayos cuentan con los siguientes tratamientos testigos: PEE, procedente del HSC INTA San Antonio; PEE, procedente del HSC INTA Cerro Azul; PCH, procedente de Brasil; híbrido F₂, procedente de Australia y *P. taeda* Marion procedente del HSC de ARAUCO SA. de Puerto Libertad.

Tabla 2.1 Caracterización de los ensayos de progenies de PH F₁ INTA - PINDO.

Caracterización	Sitio 1	Sitio 2
Latitud (°S)	26° 33'	26° 09'
Longitud (°O)	54° 40'	54° 26'
Altitud (msnm)	174	241
Tipo de suelo	Ultisol	Ultisol
Uso anterior	Bosque nativo	Pino
Plantación	10/10/2007	26/07/2007
Nº de árboles	925	1980
Nº de familias	37	66
Nº de bloques	5	6
Espaciamiento (m)	3×3	3×3
*Sobrevivencia	94	85

Nota: *Sobrevivencia al 1er año (%).

2.2. Registro de datos a campo y obtención de caracteres

Módulo de elasticidad en árboles

Al décimo año de edad de los ensayos, se realizó la medición del tiempo de vuelo de la onda de estrés (*SWT*) en todos los árboles híbridos vivos (Fig. A.1, anexo 1), con excepción de aquellos inclinados, quebrados o con bifurcaciones por debajo de los 6 m, debido a que estas características afectan el tránsito normal de la onda de estrés a través de la madera. Las mediciones, se concentraron en la primavera y en los 4 bloques con mayor sobrevivencia de cada ensayo. En la medición, se utilizó la herramienta acústica TreeSonic (FAKOPP ENTERPRISE BT), cuyos sensores se insertaron equidistantes al *DAP*, separados 100 cm uno de otro (Fig. A.3, anexo 1). Se registraron 8 mediciones de *SWT* (8 golpes de martillo) utilizando luego un promedio de estos para obtener la *VS* de cada árbol, mediante la siguiente ecuación:

$$VS = 1000000 / (SWT + 2,8) \quad (\text{Ec. 2.1})$$

donde VS es la velocidad del sonido (m/s) y SWT es el tiempo de vuelo de la onda acústica promedio (μs).

Paralelamente a las mediciones de sonido, en ambos ensayos se extrajeron tarugos de madera (Fig. A.2, anexo 1) de una muestra de cuatro árboles por familia (árbol de DAP medio en cada bloque) utilizando barrenos de Pressler de 5 mm de diámetro (Fig. A.3, anexo 1). El objetivo de esta tarea fue obtener el promedio familiar por sitio, de la densidad de la madera en estado verde, la cual se utilizó para el cálculo del MOE_d . Además, los tarugos se utilizaron para calcular el contenido de humedad al momento de la medición del SWT .

La densidad verde, obtenida a partir de los tarugos, fue calculada mediante la siguiente ecuación:

$$DV = P_v/V_v \quad (\text{Ec. 2.2})$$

donde DV es la densidad verde (kg/m^3), P_v y V_v son el peso (kg) y el volumen (m^3) de la muestra (tarugos) en estado verde, respectivamente.

El contenido de humedad de las muestras al momento de las mediciones del SWT se calculó según la siguiente ecuación:

$$CH = \frac{P_v - P_s}{P_s} \times 100 \quad (\text{Ec. 2.3})$$

donde CH es el contenido de humedad (%) y P_s es el peso de la muestra seca.

El carácter vinculado a la calidad de la madera analizado en esta tesis es el MOE_d , obtenido para cada árbol, a partir de su VS y el promedio familiar de DV , a través de la ecuación de onda unidimensional (62), como se expresa a continuación:

$$MOE_d = DV \times VS^2 \quad (\text{Ec. 2.4})$$

donde, MOE_d es el módulo de elasticidad dinámico (Gpa), DV es la densidad verde de la madera (kg/m^3), calculada con la Ec. 2.2 y VS es la velocidad del sonido (m/s), calculada con la Ec. 2.1.

Paralelamente, se registraron el *DAP* y *HT* de todos los árboles a los cuales se le midió el *SWT*, para obtener las correlaciones entre el MOE_d y caracteres vinculados al crecimiento.

Módulo de elasticidad en tablas

De las 37 familias comunes a ambos sitios se seleccionaron 15 de ellas, según su crecimiento diamétrico al séptimo año (5 superiores, 5 intermedias y 5 inferiores del *ranking* genético). Para cada familia, se apearon entre 4 y 7 árboles (entre los sitios 1 y 2), resultando en 85 árboles apeados de acuerdo a los requerimientos mencionados al principio de la sección anterior (Módulo de elasticidad en árboles). La primera troza de 3,15 m de largo de cada árbol apeado fue tomada por encima de 1,3 m desde el suelo y luego fueron transportadas a la industria para su aserrado. Para facilitar la operación de aserrío, las trozas se clasificaron en finas y gruesas. En ambos casos, se obtuvieron piezas centrales de 3×3 o 3×5 pulgadas y cuando fue posible, se aserraron tablas laterales de 1 y 1,5 pulgadas de anchos variables (Fig. A.4, anexo 1). Para el análisis, estas piezas fueron clasificadas en tablas interiores (provenientes de las piezas centrales) y tablas exteriores (laterales más próximas a la corteza).

Las tablas aserradas fueron secadas y estabilizadas en la industria PINDO SA, mediante la utilización de un horno de secado, para luego ser trasladadas al laboratorio de tecnología de la madera de la Facultad de Ciencias Forestales (UNAM), y proceder a la obtención de sus MOE_e mediante la máquina universal de ensayos (Fig. A.5, anexo 1), según las normas UNE - EN 408 (63).

En el laboratorio, se descartaron aquellas tablas que contenían corteza a lo largo de toda la cara, quebradas, de dimensiones irregulares y aquellas con defectos tales como: nudos, bolsas de resina y cantos muertos; resultando entre 1 y 2 tablas interiores y entre 1 y 4 tablas exteriores por troza. En total, fueron evaluadas 204 tablas, donde 99 correspondieron a tablas interiores y 105 a tablas exteriores. En el caso de trozas que contaban con más de una tabla interior y/o exterior, estas fueron promediadas para obtener el MOE_e de la posición correspondiente, los cual fue utilizado en el análisis de correlación,

resultando en tamaños de muestra de $n = 83$ y $n = 62$ para tablas interiores y exteriores respectivamente.

2.3. Análisis estadísticos

Los análisis estadísticos fueron realizados en tres etapas. Primero, cada ensayo fue analizado por separado para estimar parámetros genéticos univariados de los caracteres MOE_d , DAP y HT . En segundo lugar, para cada ensayo, se estimaron las covarianzas genéticas entre caracteres medidos en el mismo individuo. En tercer lugar, se realizó un análisis de sitios pareados para investigar la interacción genotipo ambiente ($G \times E$) del carácter MOE_d , asumiendo que el MOE_d medido en dos ambientes, representa dos caracteres distintos. Adicionalmente, se utilizaron las metodologías de desviación promedio del valor genético familiar y GGE Biplots para la determinación de estabilidad genética de las familias para el MOE_d en los sitios estudiados. Para los análisis estadísticos, se utilizaron los siguientes modelos:

Modelo Mixto Univariado (MU)

El modelo MU es el más utilizado en el mejoramiento de árboles para la evaluación de una sola variable. Este es un “modelo de árbol”, dado que se obtiene un valor de mejora para cada individuo. “Una sola variable” (es decir, univariado) significa que cada árbol posee sólo la observación de un carácter o bien que los distintos caracteres se analizan de a uno en forma separada e independiente. La expresión matricial del modelo mixto de árbol individual para los diferentes caracteres dentro de cada uno de los ensayos, presenta la siguiente forma:

$$y = Z_b b + Z_p p + Z_a a + Z_d d + e \quad (\text{Ec. 2.5.1})$$

donde y es el vector de observaciones individuales, b es el vector de efectos fijos de bloques, asociados a y por la matriz de incidencia Z_b . Los vectores p , a y d contienen los efectos aleatorios de parcelas, los valores genéticos aditivos (valores de mejora, BV) y genéticos de dominancia, asociados a y por medio de las matrices de incidencia Z_p , Z_a y Z_d , respectivamente, y e es el vector de residuos.

La esperanza de \mathbf{a} es $\mathbf{0}$, y la matriz de covarianza genética $\mathbf{G}_a = \mathbf{A}\sigma_a^2$ donde \mathbf{A} es la matriz que contiene las relaciones aditivas para los árboles del ensayo (64), en este caso, madres y padres sin datos fenotípicos más las progenies con datos en el vector \mathbf{y} siendo σ_a^2 la varianza genética aditiva. La esperanza de \mathbf{d} es $\mathbf{0}$ y la matriz de covarianza genética $\mathbf{G}_d = \mathbf{D}\sigma_d^2$, donde \mathbf{D} es la matriz de relaciones genéticas de dominancia (65), y σ_d^2 es la varianza genética de dominancia. La esperanza de \mathbf{p} es $\mathbf{0}$ con matriz de covarianza $\mathbf{I}\sigma_p^2$, donde σ_p^2 es la varianza de la parcela e \mathbf{I} es la matriz identidad. Finalmente, el vector \mathbf{e} incluye los efectos aleatorios residuales con esperanza $\mathbf{0}$ y matriz de covarianzas $\mathbf{R} = \mathbf{I}\sigma_e^2$, donde σ_e^2 es la varianza residual.

Para las simulaciones realizadas en la sección Esfuerzo de Fenotipado (EF), se utilizó una variante del modelo expresado en la ecuación 2.5.1, denominada Ec. 2.5.2. Este nuevo modelo incluyó los efectos fijos de sitio y de bloques dentro de sitios, además de los efectos aleatorios parcelas anidados dentro de los sitios y efecto de familia reemplazando al efecto aleatorio de dominancia.

Modelo Mixto Multivariado (MM)

Las covarianzas genéticas y ambientales entre diferentes caracteres medidos sobre el mismo individuo a la misma edad y entre el mismo carácter medido en diferentes sitios, se obtuvieron mediante el siguiente modelo lineal mixto multivariado de árbol individual:

$$\begin{bmatrix} \mathbf{y}_i \\ \vdots \\ \mathbf{y}_j \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{Z}_{b_i} & \dots & \mathbf{0} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ \mathbf{0} & \dots & \mathbf{Z}_{b_j} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \mathbf{b}_i \\ \vdots \\ \mathbf{b}_j \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} \mathbf{Z}_{p_i} & \dots & \mathbf{0} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ \mathbf{0} & \dots & \mathbf{Z}_{p_j} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \mathbf{p}_i \\ \vdots \\ \mathbf{p}_j \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} \mathbf{Z}_{a_i} & \dots & \mathbf{0} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ \mathbf{0} & \dots & \mathbf{Z}_{a_j} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \mathbf{a}_i \\ \vdots \\ \mathbf{a}_j \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} \mathbf{Z}_{d_i} & \dots & \mathbf{0} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ \mathbf{0} & \dots & \mathbf{Z}_{d_j} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \mathbf{d}_i \\ \vdots \\ \mathbf{d}_j \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} \mathbf{e}_i \\ \vdots \\ \mathbf{e}_j \end{bmatrix} \quad (\text{Ec. 2.6.1})$$

donde \mathbf{y}_i como \mathbf{y}_j son, respectivamente, los vectores de las observaciones individuales de cada árbol, para el carácter o sitio i y j . Las matrices $\mathbf{Z}_{b_i} \oplus \mathbf{Z}_{b_j}$, $\mathbf{Z}_{p_i} \oplus \mathbf{Z}_{p_j}$, $\mathbf{Z}_{a_i} \oplus \mathbf{Z}_{a_j}$ y $\mathbf{Z}_{d_i} \oplus \mathbf{Z}_{d_j}$ relacionan las observaciones con los efectos fijos de bloques $[\mathbf{b}'_i | \mathbf{b}'_j]$, con los efectos aleatorios de parcelas $[\mathbf{p}'_i | \mathbf{p}'_j]$, con los valores de mejora genéticos aditivos (BV) $[\mathbf{a}'_i | \mathbf{a}'_j]$ y de dominancia $[\mathbf{d}'_i | \mathbf{d}'_j]$ de

los individuos. El vector $[e'_i|e'_j]$ corresponde al error residual. Los símbolos \oplus y $'$ indican la suma directa de matrices y la operación transpuesta, respectivamente. El vector de parcelas asume la siguiente distribución:

$$\begin{bmatrix} \mathbf{p}_i \\ \vdots \\ \mathbf{p}_j \end{bmatrix} \sim N \left(\begin{bmatrix} \mathbf{0} \\ \vdots \\ \mathbf{0} \end{bmatrix}, \begin{bmatrix} \sigma_{p_{i,i}}^2 & \dots & \sigma_{p_{i,j}} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ \sigma_{p_{j,i}} & \dots & \sigma_{p_{j,j}}^2 \end{bmatrix} \otimes \mathbf{I} \right)$$

donde $\sigma_{p_{i,i}}^2$ y $\sigma_{p_{j,j}}^2$ son las varianzas de las parcelas para los caracteres o sitios i y j , respectivamente; $\sigma_{p_{i,j}}$ es la covarianza de parcela entre caracteres dentro de sitios, la cual se asume como cero en un análisis entre sitios.

El vector de valores genéticos aditivos individuales asume la siguiente distribución:

$$\begin{bmatrix} \mathbf{a}_i \\ \vdots \\ \mathbf{a}_j \end{bmatrix} \sim N \left(\begin{bmatrix} \mathbf{0} \\ \vdots \\ \mathbf{0} \end{bmatrix}, \begin{bmatrix} \sigma_{a_{i,i}}^2 & \dots & \sigma_{a_{i,j}} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ \sigma_{a_{j,i}} & \dots & \sigma_{a_{j,j}}^2 \end{bmatrix} \otimes \mathbf{A} \right)$$

donde $\sigma_{a_{i,i}}^2$ y $\sigma_{a_{j,j}}^2$ son las varianzas genéticas aditivas para los caracteres o sitios i y j , respectivamente; $\sigma_{a_{j,i}}$ es la covarianza genética aditiva entre los caracteres o sitios i y j respectivamente. El vector de efectos genéticos de dominancia asume la siguiente distribución:

$$\begin{bmatrix} \mathbf{d}_i \\ \vdots \\ \mathbf{d}_j \end{bmatrix} \sim N \left(\begin{bmatrix} \mathbf{0} \\ \vdots \\ \mathbf{0} \end{bmatrix}, \begin{bmatrix} \sigma_{d_{i,i}}^2 & \dots & \sigma_{d_{i,j}} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ \sigma_{d_{j,i}} & \dots & \sigma_{d_{j,j}}^2 \end{bmatrix} \otimes \mathbf{D} \right)$$

donde $\sigma_{d_{i,i}}^2$ y $\sigma_{d_{j,j}}^2$ son las varianzas genéticas de dominancia para los caracteres o sitios i y j , respectivamente; $\sigma_{d_{j,i}}$ es la covarianza genética de dominancia para los caracteres o sitios i y j , respectivamente.

Finalmente, el vector de los residuos se distribuye de la siguiente manera:

$$\begin{bmatrix} \mathbf{e}_i \\ \vdots \\ \mathbf{e}_j \end{bmatrix} \sim N \left(\begin{bmatrix} \mathbf{0} \\ \vdots \\ \mathbf{0} \end{bmatrix}, \begin{bmatrix} \sigma_{e_{i,i}}^2 & \sigma_{e_{i,j}} \\ \sigma_{e_{j,i}} & \sigma_{e_{j,j}}^2 \end{bmatrix} \otimes \mathbf{I} \right)$$

donde $\sigma_{e_{i,i}}^2$ y $\sigma_{e_{j,j}}^2$ son las varianzas residuales para los caracteres o sitios i y j , respectivamente; $\sigma_{e_{i,j}}$ es la covarianza residual entre caracteres dentro de sitio, la cual se asume como cero en un análisis entre sitios.

Para estimar el efecto familiar utilizado en la sección estabilidad familiar, se utilizó una variante del modelo de la ecuación 2.6.1 (Ec. 2.6.2), reemplazando las matrices $\mathbf{Z}_{a_i} \oplus \mathbf{Z}_{a_j}$ por $\mathbf{Z}_{f_i} \oplus \mathbf{Z}_{f_j}$ y los vectores de dominancia $[\mathbf{d}'_i | \mathbf{d}'_j]$ por $[\mathbf{f}'_i | \mathbf{f}'_j]$ que relacionan a las observaciones con los efectos genéticos de las familias de hermanos completos. En este caso, para la Ec. 2.6.2 la esperanza y la matriz de covarianza para los efectos de familia, asumen la siguiente distribución:

$$\begin{bmatrix} \mathbf{f}_i \\ \vdots \\ \mathbf{f}_j \end{bmatrix} \sim N \left(\begin{bmatrix} \mathbf{0} \\ \vdots \\ \mathbf{0} \end{bmatrix}, \begin{bmatrix} \sigma_{f_{i,i}}^2 & \dots & \sigma_{f_{i,j}} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ \sigma_{f_{j,i}} & \dots & \sigma_{f_{j,j}}^2 \end{bmatrix} \otimes \mathbf{I} \right)$$

donde, $\sigma_{f_{i,i}}^2$ y $\sigma_{f_{j,j}}^2$ son las varianzas familiares para el carácter dentro de los sitios i y j , respectivamente; $\sigma_{f_{i,j}}$ es la covarianza familiar entre los caracteres dentro de los sitios i y j .

2.4. Parámetros genéticos

Los parámetros de dispersión de los efectos aleatorios en los modelos expresados en las ecuaciones 2.5.1 y 2.6.1, fueron estimados por el método de máxima verosimilitud restringida (REML, 66) mediante el Software R Studio 3.6.3 (<http://www.r-project.org/>), paquete breedR (67), utilizando el algoritmo del promedio entre la información esperada y la observada (“Average information”, AI, 68).

A través del modelo MU expresado en la Ec. 2.5.1, se estimaron la varianza genética aditiva y de dominancia, además de las varianzas de parcela y residual para cada variable. Conjuntamente, se calcularon las heredabilidades con sus respectivos errores estándares y el coeficiente de variación genético aditivo.

Heredabilidades

En ensayos de progenies de cruzamientos controlados se pueden estimar dos tipos de heredabilidades. La heredabilidad en sentido estricto (\hat{h}^2), que relaciona la varianza genética aditiva con la varianza fenotípica y la heredabilidad en sentido amplio (\hat{H}^2) que relaciona la suma de las varianzas genéticas aditiva y de dominancia con la varianza fenotípica. Las

heredabilidades individuales de cada carácter evaluado dentro de los sitios, fueron calculadas utilizando las siguientes expresiones:

$$\hat{h}^2 = \frac{\hat{\sigma}_a^2}{\hat{\sigma}_a^2 + \hat{\sigma}_d^2 + \hat{\sigma}_e^2} ; \hat{H}^2 = \frac{\hat{\sigma}_a^2 + \hat{\sigma}_d^2}{\hat{\sigma}_a^2 + \hat{\sigma}_d^2 + \hat{\sigma}_e^2} \quad (\text{Ec.2.7; 2.8})$$

donde $\hat{\sigma}_a^2$ es la estimación de varianza genética aditiva, $\hat{\sigma}_d^2$ la varianza de dominancia y $\hat{\sigma}_e^2$ la varianza residual.

Correlaciones genéticas

Tanto las covarianzas genéticas aditivas como las de dominancia fueron estimadas con el modelo MM expresado en la Ec. 2.6.1. De esta manera, las correlaciones genéticas aditivas (\hat{r}_a) entre distintos caracteres evaluados sobre el mismo individuo (dentro de cada sitio) y entre el mismo carácter evaluado en diferentes sitios (entre sitios), se estimaron con la siguiente ecuación:

$$\hat{r}_a = \frac{\hat{\sigma}_{a_{i,j}}}{\sqrt{\hat{\sigma}_{a_i}^2 \times \hat{\sigma}_{a_j}^2}} \quad (\text{Ec. 2.9})$$

donde $\hat{\sigma}_{a_{i,j}}$ corresponde a la covarianza genética aditiva estimada entre caracteres o sitios i y j , $\hat{\sigma}_{a_i}^2$ y $\hat{\sigma}_{a_j}^2$ son las estimaciones de las varianzas aditivas para los caracteres o sitios i y j , respectivamente. Las correlaciones genéticas de dominancia (\hat{r}_d) fueron estimadas con la siguiente ecuación:

$$\hat{r}_d = \frac{\hat{\sigma}_{d_{i,j}}}{\sqrt{\hat{\sigma}_{d_i}^2 \times \hat{\sigma}_{d_j}^2}} \quad (\text{Ec. 2.10})$$

donde $\hat{\sigma}_{d_{i,j}}$ corresponde a la covarianza de dominancia estimada entre caracteres o sitios i y j , $\hat{\sigma}_{d_i}^2$ y $\hat{\sigma}_{d_j}^2$ son las estimaciones de las varianzas de dominancia para los caracteres o sitios i y j , respectivamente.

Por último, las correlaciones genéticas familiares (\hat{r}_f), fueron estimadas con la siguiente ecuación:

$$\hat{r}_f = \frac{\hat{\sigma}_{f_{i,j}}}{\sqrt{\hat{\sigma}_{f_i}^2 \times \hat{\sigma}_{f_j}^2}} \quad (\text{Ec. 2.11})$$

donde $\hat{\sigma}_{f_{i,j}}$ corresponde a la covarianza familiar estimada entre caracteres dentro de los sitios i y j , $\hat{\sigma}_{f_i}^2$ y $\hat{\sigma}_{f_j}^2$ son las estimaciones de las varianzas familiares para caracteres dentro de los sitios i y j , respectivamente.

Coefficiente de variación aditivo

El coeficiente de variación genético aditivo (\widehat{CV}_a) fue calculado como el porcentaje entre la desviación genética aditiva estándar ($\hat{\sigma}_a$) y la media fenotípica de la población (\bar{x}):

$$\widehat{CV}_a = \frac{\hat{\sigma}_a}{\bar{x}} \times 100 \quad (\text{Ec. 2.12})$$

La significancia estadística respecto de cero de las varianzas y las correlaciones genéticas fueron evaluadas mediante la prueba de razón de verosimilitud (LRT; 69), la cual compara el doble de la diferencia de los logaritmos de la verosimilitud (LogL) con un valor tabulado de distribución Chi cuadrado. En el caso de las varianzas, el test aplicado fue a una cola y con un grado de libertad, mientras que, en el caso de las correlaciones, el test fue a dos colas y con un grado de libertad. Los errores estándares aproximados de los parámetros genéticos fueron obtenidos por el “método delta”. Esta aproximación asintótica se basa en la expansión de Taylor y fuerza los límites de confianza a que sean simétricos (52). Los errores estándares aproximados fueron calculados usando el paquete breedR (67).

2.5. Análisis de estabilidad

La estabilidad genética de las familias híbridas para el carácter MOE_d , evaluado en los sitios 1 y 2, fue estimada a través de la desviación promedio del valor genético familiar (61). Las predicciones de los valores de mejora de cada familia, madre y padre para cada sitio y a través de los sitios, se obtuvieron mediante el modelo MM expresado en la Ec. 2.6.2. A partir de estos valores de mejora, se generaron *rankings* familiares dentro de sitios (RANKS1 y RANKS2) y entre sitios (RANKS12). Para ello, se utilizó el valor genético familiar, el cual se obtuvo mediante la siguiente ecuación:

$$VGF_i = CCE_i + \frac{1}{2} (BV_{madre} + BV_{padre}) \quad (\text{Ec. 2.13})$$

donde, VGF_i es el valor genético de la familia i , CCE_i es la capacidad combinatoria específica de la familia i , BV_{madre} y BV_{padre} son los valores de mejora de la madre y del padre que conforman la familia i .

Posteriormente, se calculó la desviación promedio del valor genético de cada familia (D_i) en forma similar al cálculo de la desviación media del *ranking* (55, 61, 70, 71), a través de la siguiente ecuación:

$$D_i = 1/n \sum_{j=1}^2 |r_{ij} - \bar{r}_{ij}| \quad (\text{Ec. 2.14})$$

donde r_{ij} es el *ranking* del valor genético de la familia i en el sitio j ($j = 1, \dots, n = 2$) y \bar{r}_{ij} es el *ranking* del valor genético promedio de la familia i a través de los sitios 1 y 2. Las familias con mayores D_i son consideradas la más interactivas con el ambiente (61).

Complementariamente al estudio de la desviación promedio del valor genético familiar, se utilizó la metodología GGE (Genotipo + G×E) Biplot para graficar el desempeño y la estabilidad genética de las familias híbridas F_1 . El conjunto de datos utilizado para la construcción de los gráficos biplot consistió en los VGF obtenidos para cada familia mediante la Ec. 2.13 en cada sitio. El gráfico GGE biplot se realizó utilizando el paquete GGEBiplotGUI.SVP del Software R Studio 3.6.3 (72).

2.6. Comparación entre el módulo de elasticidad dinámico y estático

Para validar la utilización del MOE_d como criterio de selección, se estimaron las correlaciones entre los datos de MOE_d , obtenido en árboles en pie con el equipo TreeSonic (FAKOPP ENTERPRISE BT), y el MOE_e obtenido a partir de tablas interiores y exteriores evaluadas en la máquina universal de ensayos (DIDACTA). Para ello se estimó el coeficiente de correlación de Pearson entre MOE_d y MOE_e . Estas estimaciones, junto a su significancia estadística fueron obtenidas utilizando el procedimiento “cor.test” en Software R Studio 3.6.3.

2.7. Esfuerzo de fenotipado (EF)

El objetivo de este punto fue determinar el número mínimo de individuos por familia que se deberían evaluar a campo para obtener una exactitud aceptable

de la estimación de los valores de mejora (BV) para el carácter MOE_d . Se considera una exactitud mínima admisible en el mejoramiento genético vegetal el valor 0,71 (73). En el presente trabajo se adoptó este valor de exactitud para definir el EF mínimo.

Para calcular el esfuerzo de fenotipado, se adaptó una metodología basada en simulaciones (74). Los datos utilizados en las simulaciones contemplaron aquellas familias comunes a ambos sitios que contenían un mínimo de 20 árboles con medición de MOE_d entre ambos sitios. Utilizando el modelo de la Ec. 2.5.2, fueron simulados 9 niveles de EF, correspondientes a cantidades variables de árboles por familia (es decir: 2, 4, 6, 8, 10, 12, 14, 16, 18). Las simulaciones correspondieron a un muestreo sin reposición, donde en forma aleatoria se eliminó de la matriz de datos entre 2 y 18 individuos por familia. Cada nivel de EF contempló 50 repeticiones, estimándose en cada una de ellas los componentes de varianzas y los BV, con sus correspondientes errores estándares. Finalmente, las exactitudes de los valores de mejora (Ec. 2.5, 75), se obtuvieron promediando las 50 exactitudes obtenidas para cada valor de mejora en los niveles de EF evaluados.

$$\hat{r} = \sqrt{1 - \frac{SE^2}{\hat{\sigma}_a^2}} \quad (\text{Ec. 2.15})$$

donde \hat{r} es la exactitud de los valores de mejora obtenida para cada EF, SE es el error estándar de los valores de mejora predichos y $\hat{\sigma}_a^2$ la varianza genética aditiva.

3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

3.1. Medias fenotípicas y variación entre sitios

En la tabla 3.1, pueden observarse las medias fenotípicas de cada carácter junto a sus correspondientes desvíos estándares. Con respecto a los caracteres de crecimiento, el *DAP* fue levemente superior en el sitio 2, aunque sin diferencias significativas respecto al sitio 1 ($p < 0,05$). Contrariamente, la *HT* fue superior en el sitio 1 y en este caso, las diferencias respecto al sitio 2 resultaron significativas. Al comparar estos resultados con los obtenidos a la

edad de 7 años (61), se observa una mayor tasa de crecimiento en *DAP* y *HT* en el sitio 1.

Tabla 3.1 Medias fenotípicas de diámetro a la altura del pecho (*DAP*), altura total (*HT*), densidad verde (*DV*), velocidad del sonido (*VS*) y módulo de elasticidad dinámico (*MOE_d*) con sus desvíos estándares entre paréntesis para los sitios evaluados.

Carácter	Unid.	Sitio	n	Media
<i>DAP</i>	cm	1	584	26,13 (4,83) ^{NS}
		2	919	26,18 (5,05) ^{NS}
<i>HT</i>	m	1	581	20,37 (2,53)*
		2	901	19,36 (2,25)*
<i>DV</i>	kg/m ³	1	138	882,61 (73,10)*
		2	260	997,43 (55,59)*
<i>VS</i>	m/s	1	589	3484,44 (509,45)*
		2	758	3299,64 (498,28)*
<i>MOE_d</i>	Gpa	1	589	11,02 (3,12) ^{NS}
		2	758	11,10 (3,25) ^{NS}

Nota: Número de observaciones (n). Las significancias estadísticas fueron testadas respecto de 0 y están denotadas como: ^{NS} no significativo estadísticamente ($p > 0,05$) y, * significativo estadísticamente ($p < 0,05$).

La densidad verde promedio fue mayor en el sitio 2, siendo esta diferencia significativa ($p < 0,05$), pudiendo ser explicada en parte, por el número de familias evaluadas en cada sitio (37 en sitio 1 y 66 en sitio 2). En concordancia con la menor densidad verde del sitio 1, la *VS* fue superior, donde también la diferencia resultó significativa respecto al sitio 2.

El *MOE_d*, obtenido a contenidos de humedad promedios de 55,5 y 56,6% en el sitio 1 y 2 respectivamente, no presentó diferencias estadísticas entre los sitios ($p > 0,05$). Valores promedios similares de *MOE_d* fueron obtenidos a la edad de 11 años para los mismos ensayos (42, 43). Valores levemente inferiores ($MOE_d < 10$ GPa) se han reportado en plantaciones comerciales de PH F₂ australiano a los 10 años de edad, analizando muestras radiales del fuste a través de una metodología basada en ultrasonido (76). En Sud África, también se informaron valores promedios inferiores de *MOE_d* (entre 8,71 y

10,23 Gpa) en parcelas experimentales de PH F₁ de 9 y 11 años respectivamente (77). Por otro lado, los MOE_d familiares para el sitio 1 estuvieron entre 8,12 y 14,56 Gpa y para el sitio 2 entre 7,94 y 15,44 Gpa; detectándose diferencias significativas ($p < 0,05$) entre familias híbridas (Tabla 6.1 y 6.2, anexo 2). Analizando 18 familias híbridas F₁ australianas a los 20 años de edad, se reportó un valor promedio de MOE_d de 9,3 Gpa (39). Este valor es inferior a los promedios obtenidos en esta tesis y podría deberse a la utilización de la densidad básica de la madera en lugar de la DV como fuera utilizada en este estudio.

3.2. Componentes de la varianza, heredabilidades y coeficiente de variación genético aditivo

Se logró la convergencia de los modelos univariados para todos los caracteres en ambos sitios, excepto para el carácter DAP en el sitio 2, donde fue necesario eliminar del modelo el efecto no significativo de parcela para lograr la convergencia. Se estimaron los componentes de la varianza genéticos y ambientales, heredabilidades en sentido estricto y amplio, y el coeficiente de variación genético aditivo para el DAP , HT y MOE_d en cada sitio. Los valores obtenidos se presentan en la Tabla 3.2.

Tabla 3.2 Estimación de la varianza genética aditiva ($\hat{\sigma}_a^2$), varianza genética de dominancia ($\hat{\sigma}_d^2$), relación ($\hat{\sigma}_a^2/\hat{\sigma}_d^2$), varianza de parcela ($\hat{\sigma}_p^2$), varianza residual ($\hat{\sigma}_e^2$), heredabilidad en sentido estricto (\hat{h}^2) y amplio (\hat{H}^2) con sus respectivos errores estándares entre paréntesis y el coeficiente de variación genético aditivo en unidad porcentual (\widehat{CV}_a).

Carácter	Sitio	$\hat{\sigma}_a^2$	$\hat{\sigma}_d^2$	$\hat{\sigma}_a^2/\hat{\sigma}_d^2$	$\hat{\sigma}_p^2$	$\hat{\sigma}_e^2$	\hat{h}^2	\hat{H}^2	\widehat{CV}_a
<i>DAP</i>	1	5,46 (2,84)**	3,60 (3,55) ^{NS}	1,52	1,54 (0,89)	11,62 (2,89)	0,26 (0,12)	0,44 (0,16)	8,94
	2	8,95 (3,36)**	1,10 (1,52) ^{NS}	8,14	-	15,30 (2,31)	0,35 (0,11)	0,40 (0,12)	11,42
<i>HT</i>	1	1,51 (0,46)**	0,11 (0,04) ^{NS}	13,73	0,86 (0,24)	3,09 (0,34)	0,32 (0,08)	0,35 (0,08)	6,03
	2	1,48 (0,57)**	0,18 (0,34) ^{NS}	8,22	0,08 (1,13)	3,13 (0,43)	0,31 (0,10)	0,35 (0,11)	6,28
<i>MOE_d</i>	1	3,24 (1,57)**	0,32 (1,34) ^{NS}	10,12	1,21 (0,43)	5,07 (1,18)	0,37 (0,16)	0,41 (0,17)	16,33
	2	2,71 (1,29)**	1,93 (1,30)*	1,40	1,12 (0,42)	4,93 (1,17)	0,28 (0,12)	0,48 (0,15)	14,82

Nota: (-) No estimados debido a problemas de convergencia. Los efectos de significancia fueron testados respecto de 0 y están denotados como: ^{NS} no significativo estadísticamente ($p > 0,05$), * significativo estadísticamente ($0,01 < p < 0,05$), ** altamente significativo estadísticamente ($p < 0,01$).

La descomposición de la varianza de un carácter en sus componentes es fundamental en un programa de mejora genética, ya que en función de estos, se estiman los principales parámetros genéticos. El tipo de control genético (aditivo y no aditivo) al cual está sujeto el carácter evaluado, determina la estrategia de mejora y la técnica más adecuada para la masificación del material genético.

En este trabajo, para todos los caracteres y sitios analizados, la varianza genética aditiva ($\hat{\sigma}_a^2$) fue altamente significativa de cero ($p < 0,05$). Contrariamente, la varianza genética de dominancia ($\hat{\sigma}_d^2$) no fue significativa, excepto para el MOE_d en el sitio 2. Además, la $\hat{\sigma}_a^2$ fue en todos los casos superior a la $\hat{\sigma}_d^2$, siendo en general la relación $\hat{\sigma}_a^2/\hat{\sigma}_d^2$ mayor a 8. Excepto para el DAP en el sitio 1, donde la relación fue de 1,52 y para el MOE_d en el sitio 2 donde la relación fue de 1,40. La mayor proporción de $\hat{\sigma}_a^2$ respecto a la $\hat{\sigma}_d^2$ coincide con lo reportado en PH para el DAP y HT en Australia (78) y Argentina (15), y en Australia para propiedades de la madera, como el MOE, AMF (ángulo microfibrilar) y densidad gravimétrica (2, 78).

Las estimaciones de la $\hat{\sigma}_d^2$ reportadas en este documento deben analizarse con precaución, ya que presentaron errores estándares altos. Para precisiones equivalentes, la estimación de la $\hat{\sigma}_d^2$ requiere aproximadamente 20 veces más datos que para la estimación de la $\hat{\sigma}_a^2$ (79). Por otra parte, para separar con precisión los efectos genéticos aditivos y no aditivos, se requieren diseños de cruzamientos específicos, incluyendo un gran número de padres y familias de hermanos completos interconectadas y replicadas (80 - 82). En este sentido, el reducido número de parentales utilizados para generar las familias evaluadas en esta tesis (13 madres y 8 padres) podría ser la principal causa de los altos errores obtenidos en la estimación de la $\hat{\sigma}_d^2$.

En relación a los caracteres de crecimiento, la superioridad de la $\hat{\sigma}_a^2$ respecto a la $\hat{\sigma}_d^2$, es consistente con otros estudios en pinos híbridos (10, 15, 78, 83 - 85). Por ejemplo, se han reportado relaciones $\hat{\sigma}_a^2/\hat{\sigma}_d^2$ de 1,26 y 8,60 para DAP y HT respectivamente, estudiando la misma serie de ensayos, al séptimo año de edad (15). Con respecto al MOE_d , no se encontraron reportes de varianzas genéticas en la bibliografía para el PH. Sin embargo, la baja proporción de $\hat{\sigma}_d^2$

obtenida, coincide con lo reportado en el PH australiano y sus parentales para el MOE, y otros caracteres relacionados con el MOE_d , como el AMF y la densidad de la madera (2, 78).

Los componentes de la varianza genética obtenidos en este estudio demuestran la gran importancia del efecto genético aditivo, indicando que la selección y la recombinación genética de dichos materiales resultarían en mejoras sustanciales de los caracteres de crecimiento y MOE_d . Por su parte, la varianza genética de dominancia del carácter MOE_d es un parámetro que debe investigarse con mayor profundidad a través del establecimiento y evaluación de ensayos estratégicamente diseñados para tal fin.

Por otro lado, la heredabilidad revela el control genético al cual está sometido el carácter evaluado, permitiendo predecir las ganancias genéticas que se podrían obtener. En general, las heredabilidades en sentido estricto (\hat{h}^2) y amplio (\hat{H}^2) fueron moderadas (\hat{h}^2 : 0,26 - 0,37; \hat{H}^2 : 0,35 - 0,48) para todos los caracteres estudiados (Tabla 3.2). Los errores estándares fueron bajos y siempre inferiores a la mitad de la magnitud del parámetro. Las heredabilidades en sentido amplio fueron siempre superiores a las heredabilidades en sentido estricto. Sin embargo, las diferencias entre ambas heredabilidades fueron bajas (menores al 11%). Excepto para el *DAP* en el sitio 1 y el MOE_d en el sitio 2, donde las heredabilidades en sentido amplio superaron a las estrictas en 39,7 y 41,6% para el *DAP* y el MOE_d , respectivamente, debido a una mayor proporción de varianza genética de dominancia.

En general, en el presente trabajo los caracteres de crecimiento presentaron heredabilidades superiores a las reportadas para los mismos ensayos a los 7 años de edad (15). Estos incrementos en las heredabilidades están relacionados a los aumentos producidos en las varianzas genéticas aditivas en ambos caracteres. Además, las heredabilidades estimadas en este trabajo son superiores a las reportadas para los mismos caracteres en PH F₁ australiano a la misma edad (39) y son similares a las reportadas en otros híbridos de *Pinus* al décimo año (84).

Respecto al MOE_d , las heredabilidades en sentido estricto obtenidas (\hat{h}^2 : 0,28 - 0,37), fueron superiores a las reportadas al evaluar MOE obtenido por Silviscan en el PH F₁ australiano (\hat{h}^2 : 0,02 - 0,22), para los anillos de crecimiento 7 y 9 (2). Por otro lado, son consistentes con los reportados para el MOE en familias de polinización abierta de PEE (\hat{h}^2 : 0,29 y 0,35) a los 27 y 22 años, respectivamente (58, 59). En la misma especie, se mencionó una heredabilidad en sentido estricto de 0,42 para la velocidad del sonido al cuadrado (VS^2), como sustituto del MOE_d , a los 8 años de edad (60).

Los valores de heredabilidades estimados, indican que tanto los caracteres de crecimiento como el MOE_d estarían bajo un control genético moderado. Las heredabilidades en sentido estricto para estos caracteres señalan que existiría una proporción importante de variación genética aditiva disponible para su utilización en la selección y recombinación. Además, las heredabilidades en sentido amplio, revelaron que se lograrían ganancias adicionales en todos los caracteres analizados a través de la propagación vegetativa de las mejores familias híbridas F₁ INTA - PINDO.

Por otro lado, el coeficiente de variación genético aditivo (\widehat{CV}_a) proporciona una medida estandarizada de la varianza aditiva del carácter evaluado en relación con su media fenotípica, permitiendo comparar los niveles de esta varianza dentro de ensayos y a través de ellos. Los valores de \widehat{CV}_a obtenidos estuvieron entre 6,03% y 16,33% (Tabla 3.2). De los caracteres analizados, el MOE_d presentó los valores más altos de \widehat{CV}_a (media = 15,6), seguido por el *DAP* (media = 10,2) y finalmente por la *HT* (media = 6,2). En relación a los sitios evaluados, el \widehat{CV}_a para el carácter *DAP* fue superior en el sitio 2 debido a una mayor variación genético aditiva respecto al sitio 1, y a medias fenotípicas similares. Para la *HT*, el \widehat{CV}_a fue levemente superior en el sitio 2, debido principalmente a una menor media fenotípica en este sitio. Por último, el MOE_d presentó un \widehat{CV}_a superior en el sitio 1, vinculado a una mayor varianza genética aditiva respecto del sitio 2, y a medias fenotípicas similares entre ambos sitios.

Los valores del \widehat{CV}_a obtenidos para los caracteres de crecimiento, son similares a los reportados al analizar los mismos ensayos a la edad de 7 años (*DAP*, media = 9,10) y (*HT*, media = 6,7) (61), indicando una proporción similar de varianza genética aditiva para estos caracteres a las edades de 7 y 10 años. Respecto del \widehat{CV}_a para el MOE_a , los resultados obtenidos fueron superiores a los reportados en familias de polinización abierta de PEE (rango de 8,92 a 9,81) a la edad de 22 años (59). En una revisión de antecedentes que incluye coníferas, eucaliptos y otras especies, se reportaron valores promedios de 11,1% para el *DAP* y 9,1% para la *HT*, los cuales resultaron consistentes con este estudio en cuanto a la mayor variación genética aditiva exhibida por el *DAP* (86). Los \widehat{CV}_a obtenidos en esta investigación, señalan una mayor variación genética para el MOE_a en comparación a los caracteres de crecimiento, indicando que existe un mayor potencial para la mejora genética de este carácter, a través de la selección dentro de la población híbrida estudiada.

3.3. Correlaciones genéticas entre caracteres dentro de los sitios

El conocimiento de la magnitud y signo de las correlaciones genéticas entre caracteres, son de suma importancia para predecir el efecto genético sobre un carácter al seleccionar por otro. En función de los componentes de varianzas y covarianzas, se estimaron las correlaciones genéticas entre los caracteres dentro de cada sitio (Tabla 3.3).

Tabla 3.3 Estimaciones de correlaciones genéticas aditivas (sobre la diagonal) y de dominancia (bajo la diagonal) junto a sus errores estándares aproximados entre paréntesis.

Sitio	Carácter	<i>DAP</i>	<i>HT</i>	<i>MOE_d</i>
1	<i>DAP</i>	-	0,90 (0,43) ^{NS}	0,62 (0,57) ^{**}
	<i>HT</i>	0,29 (1,83) ^{NS}	-	0,67 (0,57) ^{**}
	<i>MOE_d</i>	0,10 (1,78) ^{NS}	-0,42 (1,15) ^{NS}	-
2	<i>DAP</i>	-	0,96 (0,02) ^{NS}	0,29 (0,18) ^{**}
	<i>HT</i>	0,94 (0,11) ^{NS}	-	0,53 (0,14) ^{**}
	<i>MOE_d</i>	-0,42 (0,31) ^{NS}	-0,43 (0,23) ^{NS}	-

Nota: Los efectos de significancia fueron testados respecto de 0 y están denotados como: ^{NS} no significativo estadísticamente ($p > 0,05$), * significativo estadísticamente ($0,01 < p < 0,05$) ** altamente significativo estadísticamente ($p < 0,01$).

Las correlaciones genéticas aditivas (\hat{r}_a) entre los diferentes caracteres evaluados resultaron positivas y de moderadas a altas (0,29 - 0,96). Las correlaciones entre el *MOE_d* y los caracteres *DAP* y *HT* resultaron siempre significativas (0,29 - 0,67); indicando que al seleccionar por crecimiento se mejoraría en *MOE_d*. La misma tendencia ($\hat{r}_a = 0,43$), fue reportada en el PH F₁ australiano, al correlacionar genéticamente el área transversal del fuste (carácter asociado al crecimiento) con el MOE obtenido con Silviscan (2). Por otro lado, al estudiar el parental femenino (PEE), se ha reportado una correlación genética positiva (0,23) y significativa entre *MOE_d* y la *HT* (60). También en PEE, se mencionaron correlaciones genéticas no significativas (0,026 a 0,072) y fenotípicas altamente significativas (0,08 a 0,24) entre el *MOE_d* y caracteres de crecimiento (*DAP* y *HT*) (58). Las correlaciones genéticas aditivas entre variables de crecimiento obtenidas en este estudio resultaron altas (entre 0,90 y 0,96), coincidente con los reportes para la misma serie de ensayos, a los 7 años de edad (15).

Las correlaciones genéticas de dominancia (\hat{r}_d) resultaron entre positivas y negativas (-0,43 - 0,94), generalmente moderadas, excepto entre *DAP* y *MOE_d* en el sitio 1 ($\hat{r}_d = 0,10$) y entre *HT* y *DAP* en el sitio 2 ($\hat{r}_d = 0,94$). En todos los casos, estas correlaciones resultaron estadísticamente no significativas y en el 83,3% de los casos, con errores estándares superiores a la mitad del valor de estimación del parámetro. Tal como fuera mencionado en la sección 3.2

(Varianzas, heredabilidades y coeficiente de variación genético aditivo), se requiere mayor información para obtener estimaciones precisas de las varianzas de dominancia y por ende de las correlaciones de dominancia.

En base a estos resultados, puede decirse que los efectos aditivos fueron significativamente más importantes que los de dominancia en las correlaciones genéticas entre caracteres y que, al seleccionar genotipos sobresalientes en crecimiento (*DAP* y *HT*) se estaría mejorando también el MOE_d .

3.4. Correlación genética entre sitios para el módulo de elasticidad dinámico

La interacción G×E es uno de los aspectos considerados por los mejoradores para tomar decisiones acerca del material genético a implantar (87). Conocer el comportamiento diferencial de los genotipos en distintos ambientes, permite seleccionar y desarrollar materiales adaptados a una región dada o seleccionar aquellos más flexibles a los cambios ambientales (15). Para detectar la presencia severa de interacción G×E, se sugiere como límite, un valor de correlación de 0,67 (54). En el presente estudio, se evaluó la importancia de la correlación G×E a nivel genético aditivo y familiar, a modo de identificar la estabilidad genética del MOE_d para ambos niveles.

La correlación genética aditiva entre los sitios para el carácter MOE_d (\hat{r}_a) fue de 0,91, con un error estándar bajo (0,04) y altamente significativa de cero ($p < 0,01$). La magnitud de esta correlación indica que existe poca evidencia de interacción G×E a nivel genético aditivo. Por otro lado, la correlación genética familiar entre sitios (\hat{r}_f) del MOE_d arrojó un valor de 0,68, indicando un comportamiento diferencial de las familias en los ambientes evaluados. Sin embargo, este valor resultó estadísticamente no significativo de cero ($p > 0,05$) y con un error estándar superior al valor de estimación (0,94), marcando la necesidad de profundizar las evaluaciones.

Los resultados obtenidos, coinciden con los reportes tanto para el PH, en cuanto a la ausencia de interacción G×E a nivel genético aditivo para el MOE,

densidad de la madera y AMF obtenidos con Silviscan, evaluados en sitios contrastantes del sureste de Queensland, Australia (2). Tampoco se ha encontrado interacción G×E a nivel de clones para la VS , como sustituto del MOE_d , en dos ensayos de PH F₁ australiano (39). Por otro lado, la interacción G×E a nivel familiar aquí obtenido es similar a lo reportado para la VS^2 como sustituto del MOE_d (0,68) en familias de polinización abierta de segunda generación de PEE, en seis sitios de Estados Unidos (60). En la misma especie, también se mencionan valores de \hat{r}_f entre 0,58 y 0,67 para MOE_d en familias de polinización abierta de primera generación, analizando tres sitios en el sur de China (59).

Los resultados aquí expuestos, indican una baja interacción G×E a nivel genético aditivo, lo que significaría que el *ranking* de los genotipos sería estable en los sitios analizados. Esto se debería a que los ensayos evaluados fueron implantados en una región reducida, con sitios muy similares en cuanto al tipo de suelo y condiciones climáticas (61). Sin embargo, la correlación G×E para el efecto genético familiar, indicaría la existencia de familias con comportamiento poco estable para el MOE_d en los sitios analizados. Debido a la gran heterogeneidad de los sitios forestales de la Mesopotamia Argentina, con potencial para este híbrido, se requeriría ampliar la zona de estudio, incluyendo un gran número de familias/progenies en común (buena conexión entre ensayos), para evaluar de forma más precisa la interacción G×E. Adicionalmente a la determinación de la importancia de la interacción G×E, en la próxima sección se presentan los resultados del análisis de estabilidad familiar para el MOE_d en los sitios bajo estudio.

3.5. Estabilidad familiar

Las metodologías de desviación media del *ranking* familiar (D_i) y GGE (Genotipo + G×E) biplot, han permitido indagar la estabilidad genética de las familias híbridas para el MOE_d . Los valores D_i del MOE_d estuvieron entre 0 y 6,5; con una mediana de 2 (Tabla 3.4). Las familias con valores de D_i próximos a 0 son las más estables. La preponderancia de familias estables se evidencia

en la Tabla 3.5, donde el 83,8% de las familias analizadas se encuentran en las clases más estables de desvío medio del *ranking* genético familiar (clases ≤ 3).

Tabla 3.4 Desviación promedio del *ranking* genético familiar (D_i) para el MOE_d , *ranking* familiar dentro del sitio 1 (RANKS1), dentro del sitio 2 (RANKS2) y entre sitios (RANKS12).

Familia	RANKS1	RANKS2	RANKS12	D_i	Clase
F64	9	9	9	0	1
F33	36	36	36	0	1
F37	37	37	37	0	1
F28	6	5	6	0,5	1
F4	4	2	2	1	1
F16	8	6	7	1	1
F10	13	15	14	1	1
F49	33	35	34	1	1
F61	34	34	35	1	1
F17	2	3	1	1,5	2
F20	3	4	5	1,5	2
F29	7	10	8	1,5	2
F12	10	13	12	1,5	2
F57	12	11	10	1,5	2
F3	15	14	13	1,5	2
F26	22	25	24	1,5	2
F5	23	20	21	1,5	2
F13	25	28	26	1,5	2
F9	28	27	29	1,5	2
F47	30	33	32	1,5	2
F44	5	1	3	2	2
F51	14	16	17	2	2
F66	17	21	18	2	2
F15	21	17	19	2	2
F59	26	22	23	2	2
F65	35	31	33	2	2
F11	27	24	28	2,5	3
F19	1	7	4	3	3
F35	29	23	27	3	3
F6	32	26	30	3	3
F25	19	12	16	3,5	3
F53	11	19	15	4	4
F45	16	8	11	4	4
F8	24	32	31	4	4
F48	20	29	22	4,5	4
F14	18	30	20	6	6
F23	31	18	25	6,5	6

Tabla 3.5 Número de familias (N) según intervalos del desvío medio del *ranking* genético familiar para el MOE_d .

Clase	Li	Ls	N
1	0	1,16	9
2	1,17	2,32	17
3	2,33	3,5	5
4	3,51	4,66	4
5	4,67	5,82	0
6	≥5,83		2

Nota: Li: Límite inferior de intervalo del desvío medio del *ranking* familiar. Ls: Límite superior de intervalo del desvío medio del *ranking* genético familiar, N: número de familias.

En forma complementaria a la interacción G×E, el estudio del *Di* permitió detectar 9 familias estables y con un desempeño en MOE_d dentro del 25% superior del *ranking* genético (F64, F28, F4, F16, F17, F20, F29, F44 y F19). Por otro lado, se puede observar en la Tabla 3.4 familias estables, con un mal desempeño genético en MOE_d , y familias inestables y de mal desempeño genético en MOE_d .

La Fig. 3.1 muestra la estabilidad y el desempeño genético de las diferentes familias de PH F₁ INTA - PINDO para el MOE_d . La magnitud de las líneas de puntos verticales, proyectadas sobre eje ambiental promedio (EAP, eje 2), representan la estabilidad del MOE_d de cada familia en ambos sitios. Líneas de puntos cortas indican familias de alta estabilidad (F15 y F28) y líneas de puntos largas, familias de baja estabilidad (F14 y F45). La intersección entre EAP y el eje perpendicular a este, simboliza al genotipo de desempeño promedio en MOE_d y divide al biplot en cuadrantes. Las familias representadas en los cuadrantes superior e inferior izquierdo tienen un desempeño superior a la media y las ubicadas en los cuadrantes superior e inferior derecho, un desempeño inferior a esta. Por ejemplo, las familias F17 y F19 presentan buenos desempeños promedios (extremo izquierdo del eje 1). Sin embargo, considerando los valores absolutos de las proyecciones ortogonales de dichas

familias sobre el EAP, la familia F17 presenta una alta estabilidad y la F19 una menor estabilidad.

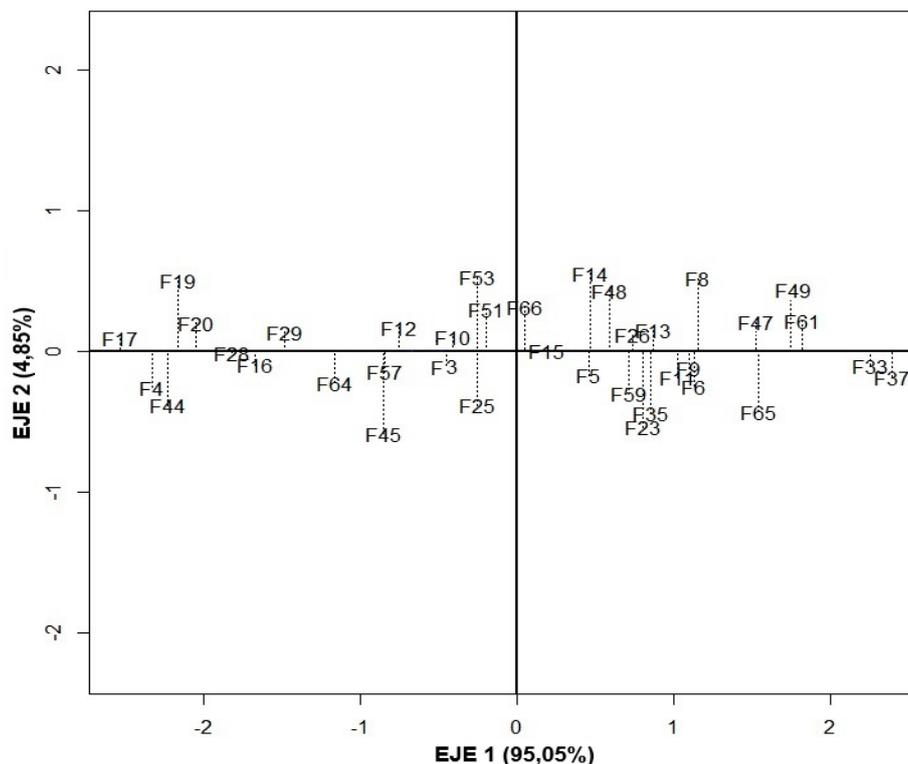


Fig. 3.1 Estabilidad y desempeño promedio del MOE_d para las 36 familias comunes a ambos sitios

Las dos estrategias para abordar la interacción $G \times E$ en árboles forestales son, seleccionar genotipos estables a través de los sitios, simplificando el programa de mejora, o seleccionar los genotipos más adecuados en cada sitio maximizando las ganancias genéticas (88). Los resultados analíticos y gráficos presentados, permitieron identificar genotipos superiores por su desempeño y estabilidad genética familiar para el carácter MOE_d . Las familias F17 y F20 combinaron un buen desempeño en MOE_d y además fueron estables en los sitios analizados. Estas familias podrían ser recomendadas para su masificación a través de propagación vegetativa y utilización en sitios similares a los ensayados.

3.6. Comparación entre el módulo de elasticidad dinámico y estático

Las correlaciones fenotípicas entre el MOE_d obtenido sobre árboles en pie y el MOE_e obtenido sobre las tablas resultantes de estos, podrían determinar la confiabilidad de la metodología acústica en el ordenamiento de los genotipos según el MOE_d . A partir de la muestra de 85 árboles analizada, se obtuvo un MOE_d mínimo de 5,48 Gpa y un máximo de 18,06 Gpa. Valores similares a estos fueron obtenidos para el MOE_e de tablas exteriores (entre 5,39 y 14,40 Gpa). Mientras que, para tablas interiores los valores del MOE_e fueron inferiores a aquellos registrados para el MOE_d (entre 2,84 y 10,39 Gpa).

En esta investigación, el MOE_d medido en árboles en pie mostró correlaciones fenotípicas (r) moderadas y significativas de cero ($p < 0,0001$) con el MOE_e , con valores de 0,49 para tablas exteriores; 0,41 para tablas interiores y 0,40 para el promedio de todas las tablas provenientes de cada árbol. Se han reportado valores de correlaciones similares a los obtenidos en el presente estudio, analizando la misma serie de ensayos a los 11 años de edad (43). Por otra parte, resultaron inferiores a los reportado en parcelas PH F₁ australiano entre 9 y 11 años, donde se mencionan valores de $r = 0,46$ y $r = 0,52$ entre el MOE_d y MOE_e de tablas interiores y promedio de todas las tablas respectivamente (77). Esto estaría relacionado a la metodología de evaluación aplicada para la estimación del MOE_d , la cual se basa en la medición de la madera externa del árbol. Los valores obtenidos en este trabajo, resultaron inferiores a los publicados para clones de PH australiano entre el MOE_d y el MOE_e para tablas exteriores ($r = 0,88$) y para el promedio de todas las tablas ($r = 0,84$) a los 6,8 años de edad (38). También, en clones de PH australiano, se ha reportado un $r = 0,83$ entre el MOE_d en fustes aserrados y el MOE_e promedio de sus tablas, a los 7 años de edad (39). Las correlaciones fenotípicas positivas y significativas encontradas entre MOE_d y el MOE_e , sugieren que la metodología acústica empleada podría ser utilizada en el proceso de selección de individuos superiores en el programa INTA - PINDO. Sin embargo, sería conveniente ampliar esta evaluación a mayor cantidad de

ensayos, lo que implicaría un mayor número de familias y diferentes condiciones de sitio.

3.7. Esfuerzo de fenotipado

Por lo expresado en el desarrollo de esta tesis, la metodología acústica utilizada demostró tener potencial para el ordenamiento de genotipos según su MOE_d . Sin embargo, la medición del tiempo de vuelo de la onda de estrés (SWT) para la estimación del MOE_d en más de 20.000 árboles del programa de mejora INTA - PINDO no sería una tarea operativamente sencilla de llevar a cabo. Es por ello que, se evaluó el efecto de la disminución del número de árboles medidos por familia (Esfuerzo de Fenotipado, EF), sobre la exactitud de los valores de mejora estimados para el MOE_d .

La exactitud (\hat{r}) de los valores de mejora, representa la magnitud de la correlación entre los valores genéticos verdaderos de los individuos y los predichos por el modelo (75, 89). Cuanto mayor es la exactitud en la evaluación de un individuo, mayor es la confianza en el valor genético predicho para este individuo (90). Por ejemplo, en el caso extremo de que no haya información para la estimación, la exactitud de un valor genético es 0, y con una gran cantidad de información, la exactitud se acercará a 1.

Los resultados de las simulaciones realizadas (Fig. 3.2), arrojaron valores de exactitud entre 0,50 (EF = 2 árboles por familia) y 0,72 (EF = 18 árboles por familia). No se han hallado en la bibliografía reportes de exactitud para valores de mejora del MOE_d en PH. Si se ha reportado una exactitud promedio de 0,79 para los valores de mejora del MOE_d en *Picea abies* L. Karst, además de un aumento en la exactitud de los valores de mejora con el aumento del número de árboles por familia incluidos en el análisis (91).

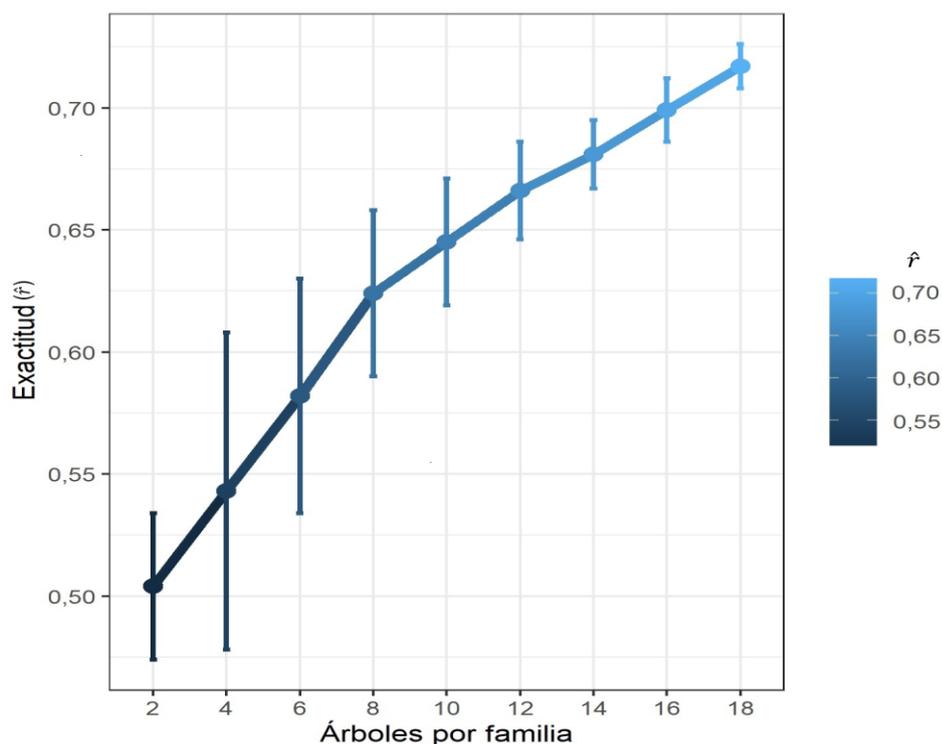


Fig. 3.2 Promedio de las exactitudes (\hat{r}) de los valores de mejora para el carácter MOE_d y sus desvíos estándares en relación al número de árboles evaluados por familia.

En el mejoramiento genético vegetal deberían seleccionarse individuos cuyas exactitudes de los valores de mejora sean altas ($> 0,7$) (73). En base a este criterio, podemos señalar que la evaluación de 16 árboles por familia resultaría suficiente para identificar árboles con valores de mejora altos para MOE_d con exactitudes superior a 0,70; para este set de datos y en las condiciones analizadas (ver Fig. 3.2).

De acuerdo a la Ec. 2.15, la exactitud del valor de mejora de cada individuo se obtiene a partir del error estándar (SE^2) de su estimación y la varianza genética aditiva del carácter ($\hat{\sigma}_a^2$) evaluado. En la Fig. 3.3 puede verse que el SE^2 fue el parámetro más afectado por la reducción del número de árboles evaluados por familia, donde los valores más bajos de SE^2 fueron obtenidos con los EF más altos (mayor número de árboles medidos por familia).

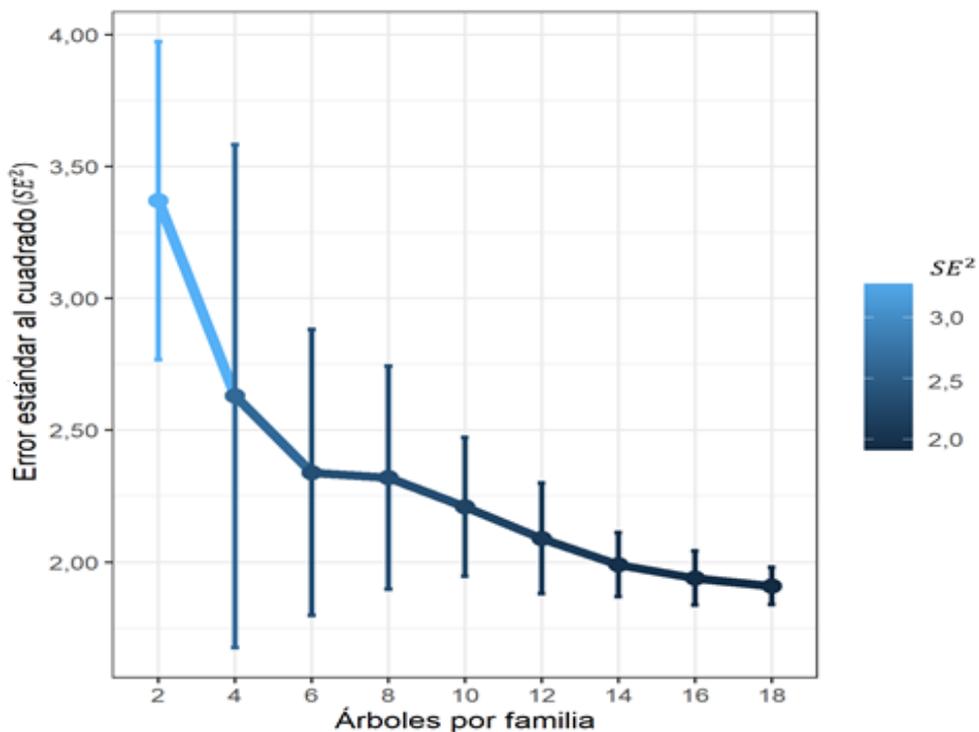


Fig. 3.3 Promedio del cuadrado de los errores estándares (SE^2) correspondientes a los valores de mejora del carácter MOE_d y su variación (desvíos estándares) en relación al número de árboles evaluados por familia.

Respecto de la $\hat{\sigma}_a^2$ (Fig. 3.4), fue el parámetro menos afectado por la reducción en el número de árboles evaluados por familia, manteniéndose estable para la mayoría de los EF analizados.

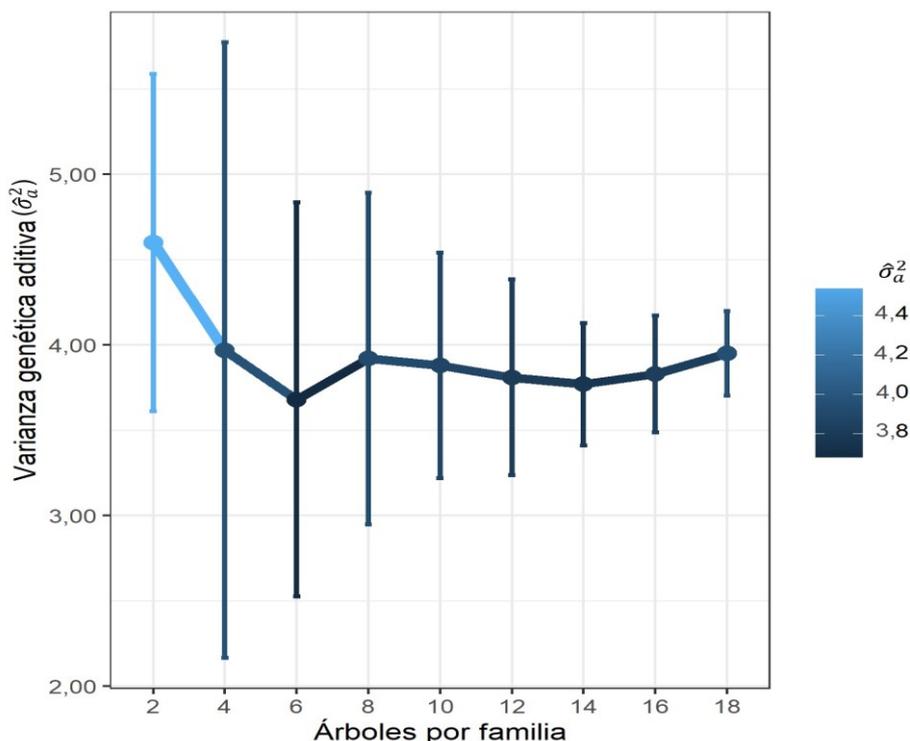


Fig. 3.4 Promedio de varianzas genéticas aditivas ($\hat{\sigma}_a^2$) para el carácter MOE_d y sus desvíos estándares en relación al número de árboles evaluados por familia.

En función a estos resultados, podría decirse que la variación de la exactitud promedio fue afectada principalmente por los SE de los valores de mejora predichos para MOE_d . Por otro lado, puede observarse en las Fig. 3.2, 3.3 y 3.4 una clara reducción en la dispersión de los valores de \hat{r} , SE^2 y $\hat{\sigma}_a^2$, con el aumento del número de árboles evaluados por familia.

La varianza genética aditiva tiene un efecto importante en la estimación de las exactitudes de los valores de mejora y está ligada, entre otros factores, a los materiales genéticos ensayados y a su interacción con el ambiente. En este sentido, la cantidad recomendada de 16 árboles por familia sería mayor en sitios con varianzas aditivas menores y menor en sitios con varianzas aditivas mayores a las del presente estudio. Por tal motivo, para validar el esfuerzo de fenotipado propuesto, es recomendable incluir un mayor número de ensayos en el análisis.

4. CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

Este estudio permitió iniciar la caracterización y ordenamiento genético de la población híbrida F₁ INTA - PINDO utilizando el MOE_d como carácter predictor de la calidad de madera para usos estructurales.

El análisis de los componentes de varianza permitió identificar la preponderancia del componente genético aditivo respecto al de dominancia, indicando que la selección y recombinación genética dentro de la población híbrida estudiada, podría mejorar la calidad de madera para usos estructurales.

Por lo general, las heredabilidades en sentido estricto corroboraron la existencia de una proporción importante de variación genética aditiva. Sin embargo, las heredabilidades en sentido amplio, indicaron que se lograrían mayores ganancias a través de la propagación vegetativa de las mejores familias híbridas, principalmente para los caracteres *DAP* y MOE_d .

Por su parte, los coeficientes de variación genético aditivo, señalaron una mayor variación genética en el MOE_d respecto a los caracteres de crecimiento, lo que significaría mayores oportunidades para la mejora genética de este carácter, a través de la selección dentro de la población híbrida bajo estudio.

Las correlaciones genéticas aditivas entre el MOE_d y los caracteres de crecimiento (*DAP* y *HT*), indicarían que es posible la mejora conjunta de estos caracteres.

No se detectó interacción G×E para el MOE_d a nivel genético aditivo, lo que significaría que el *ranking* de los genotipos por su valor de mejora sería estable en los sitios analizados. Por el contrario, el valor genético familiar mostró interacción G×E, aunque los análisis de desempeño y estabilidad, permitieron identificar familias con buen comportamiento genético y alta estabilidad en MOE_d que podrían ser recomendadas para su masificación en vivero vía propagación vegetativa.

Se recomienda la instalación de nuevos ensayos, lo suficientemente conectados (familias/progenies en común) y en sitios contrastantes donde potencialmente podría implantarse el PH F₁ INTA - PINDO, para obtener estimaciones genéticas más precisa de la interacción G×E para el MOE_d .

La asociación positiva y moderada entre los valores de módulo de elasticidad obtenidos de forma no destructiva sobre árboles en pie (MOE_d) y el obtenido de forma destructiva en las tablas derivadas de estos árboles (MOE_e), indicó que el TreeSonic sería una herramienta confiable para la selección indirecta de individuos por su calidad de madera para uso estructural dentro del programa INTA - PINDO.

Un esfuerzo fenotipado de 16 árboles por familia sería suficiente para obtener una exactitud promedio aceptable de los valores de mejora predichos para el MOE_d en ensayos con variación genética aditiva e interacción G×E similar a las del presente estudio. Se recomienda un análisis que incluya un número mayor de ensayos, para validar el esfuerzo de fenotipado propuesto.

El MOE_d promedio de la población híbrida estudiada superó los 11 Gpa, y 4 familias superaron los 14 Gpa a los 10 años de edad. Considerando que el MOE_d puede ser mejorado genéticamente a través de la selección de materiales sobresalientes, sería posible obtener híbridos con la rigidez necesaria para lograr productos de usos estructurales a edades superiores a la evaluada.

5. REFERENCIAS

- 1 Ministerio de hacienda; “Informes productivos provinciales”. Disponible en: https://www.magyp.gob.ar/sitio/areas/ss_desarrollo_foresto_industrial/ (Consulta: 14 junio 2021).
- 2 Dieters M.J.; Harding K.J.; Wu H.X.; “Genetic control of juvenile wood properties in Slash and Caribbean Pines and their F₁ hybrid, as determined by SilviScan”. En reporte Quantitative and molecular genetics of juvenile Wood traits in radiata and slash/Caribbean pines. Disponible en: http://era.daf.qld.gov.au/id/eprint/1897/1/PNC050-0304_Juvenile_Wood_Initiative_Research_Report_0.pdf (Consulta: 12 octubre 2020).
- 3 Dieters, M.; Brawner, J.; “Productivity of *Pinus elliottii*, *P. caribaea* and their F₁ and F₂ hybrids to 15 years in Queensland, Australia”. *Annals of Forest Science*, 64(7), 691–698 (2007).
- 4 Powell, M.B.; Nikles, D.G.; “Performance of *Pinus elliottii* var. *elliottii* and *P. caribaea* var. *hondurensis* and their F₁, F₂ and backcross hybrids across a range of sites in Queensland”. En: *Tree improvement for sustainable tropical forestry. Proceedings QFRI-IUFRO Conferencia*. Dieters, M. J.; Matheson, A. C.; Nikles, DG.; Harwood C.E.; Walker S.M. (Ed.). Caloundra, Queensland, Australia. 27 Oct. al 1 Nov. pp. 382–383 (1996).
- 5 Brawner, J.T.; Dieters, M.J.; Nikles, D.G.; “Correlations between pure and hybrid combining abilities of slash pine parents”. *Forest Genetics* 10(3), 241-248 (2003).
- 6 Leggate, W.; Redman, A.; Wood, J.; Bailleres, H.; Lee D.; “Permeability of hybrid pine”. *BioResources* 14(2), 4358-4372 (2019).
- 7 Nikles, D.G.; “Increasing the value of future plantations in Argentina and southern Brazil using slash × Caribbean pine hybrids developed in Queensland”. En *actas: Jornada sobre Pinus caribaea*. Eldorado, Misiones, Argentina. Centro de Investigaciones y Experiencias Forestales, Pp 93-102 (1991).

8 Nikles, D.G.; "The first 50 years of the evolution of forest tree improvement in Queensland." En: Dieters, M.J.; Matheson, A.C.; Nikles, D.G.; Harwood, C. E.; Walker, S.M. (Ed.), Tree Improvement for Sustainable Tropical Forestry. Proceedings. QFRI-IUFRO Conference, Caloundra, Queensland, Australia. Queensland Forestry Research Institute, Gympie. Pp. 51-64 (1996).

9 Nikles, D.G.; "Experience with some *Pinus* hybrids in Queensland, Australia". (2000). En: Dungey, H.S.; Dieters, M.J.; Nikles, D.G.; (Ed) "Hybrid Breeding and Genetics of Forest Trees. Proceedings of a QFRI/CRC-SPF Symposium", Noosa, Queensland, Australia. Department of Primary Industries, Brisbane. Pp 27-42 (2000).

10 Gwaze, D.P; "Performance of some interspecific F₁ pine hybrids in Zimbabwe". *Forest Genetics*, 6: 283-289 (1999).

11 Rockwood, D. & Nikles, D.G. "Performance of slash pine x Caribbean pine hybrids southern Florida, USA". En: Dungey, H.S.; Dieters, M.J.; Nikles, D.G. (Ed) En "Hybrid Breeding and Genetics of Forest Trees. Proceedings of a QFRI/CRC-SPF Symposium", Noosa, Queensland, Australia. Department of Primary Industries, Brisbane. Pp 114-119 (2000).

12 Zheng, Y.; "Hybrid breeding of *Pinus caribaea* in China". En Dungey, H.S., Dieters, M.J., Nikles, D.G. (Ed). "Hybrid Breeding and Genetics of Forest Trees". Proceedings of QFRI/CRC-SPF symposium, Noosa, Queensland, Australia. Department of Primary Industries, Brisbane. (2000).

13 Cappa, E.P.; Yanchuk, A.D.; Cartwright, C.V.; "Bayesian inference for multi-environment spatial individual-tree models with additive and full-sib family genetic effects for large forest genetic trials". *Annals of Forest Science*, 69(5), 627–640 (2012).

14 Gauchat, M.E.; Belaber, E.C.; Cappa, E.P.; Scherer, R.A.; Reis, H.D.; "Parámetros genéticos de Progenies híbridas F₁ entre *Pinus elliottii* var. *elliottii* y *P. caribaea* var. *hondurensis* generadas en Argentina". *Actas: 4º Congreso Forestal Argentino y Latinoamericano*. Iguazú, Misiones, Argentina (2013).

- 15 Belaber E.C.; Gauchat M.E.; Reis H.; Borralho N.; “Genetic Parameters for Growth, Stem Straightness, and Branch Quality”. *For. Sci.* 64(6):595–608, 64, 595–608 (2018).
- 16 Gapare, W.J.; Ivković, M.; Baltunis, B.S.; Matheson, C.A.; Wu, H.X.; “Genetic stability of wood density and diameter in *Pinus radiata* D. Don plantation estate across Australia”. *Tree Genetics and Genomes*, 6(1), 113–125 (2009).
- 17 Wu, H.; Ivković, M.; Gapare, W.; Matheson, A.; Baltunis, B.; Powell, M.; McRae, T.; “Breeding for wood quality and profit in radiata pine: a review of genetic parameters”. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 38, 56–87 (2008).
- 18 Atwood R.A.; White T.L.; Huber D.A.; “Genetic parameters and gains for growth and wood properties in Florida source loblolly pine in the southeastern United States”. *Can J For. Res.* 32 (6):1025–1038 (2002).
- 19 Allen, H.L.; Fox, T.R.; Campbell, R.G.; “What is ahead for intensive pine plantation silviculture in the south J”. *Appl. Forest.* 29, 62–69 (2005).
- 20 Zobel, B.; Sprague, J.; “Juvenile Wood in Forest Trees”. Ediciones Springer. Berlín, Alemania. 300 p. (1998).
- 21 Larson, P.R.; Kretschmann, D.E.; Clark, A.; Isen-brands, J.G.; “Juvenile wood formation and properties in southern pine”. U.S. For. Serv. Gen. Tech. Rep. FPL-GTR-129 (2001).
- 22 Burdon, R.D.; Kibblewhite, R.P.; Walker, J.C.F.; Megraw, R.A.; Evans, R., Cown, D.J.; “Juvenile wood versus mature wood: a new concept, orthogonal to corewood versus outerwood, with special reference to *Pinus radiata* and *P. taeda*”. *Forest Science*, v.50, n.04, p.399-415 (2004).
- 23 Evans, R.; Ilic, J.; “Rapid prediction of wood stiffness from microfibril angle and density”. *Forest Products Journal*, 51(3), 53–57 (2001).
- 24 Li, X.; “Breeding for improved grow, wood wuality and chemistry for Southern Pines by combining quantitative genetic and association mapping”.

Disponibile en: http://ufdcimages.uflib.ufl.edu/UF/E0/02/46/92/00001/li_x.pdf.

(Consulta: 3 octubre de 2018)

25 Roth, B.E.; Li, X.; Huber, D.A.; Peter, G.F.; “Effects of management intensity, genetics and planting density on wood stiffness in a plantation of juvenile loblolly pine in the southeastern USA”. *Forest Ecology and Management*, 246(2–3), 155–162 (2007).

26 Xu, P.; Walker, J.C.F.; “Stiffness gradients in radiata pine trees. *Wood Science and Technology*”. Disponible en: <https://doi.org/10.1007/s00226-003-0188-2> (Consulta: 16 de octubre de 2018)

27 Kumar, S.; Jayawickrama, K.J.S.; Lee, J.; Lausberg, M.; “Direct and indirect measures of stiffness and strength show high heritability in a wind-pollinated radiata pine progeny test in New Zealand”. *Silvae Genetica*, 51(5–6), 256–261 (2002).

28 Kretschmann D.E.; “Mechanical properties of wood”. Disponible en: <https://www.fpl.fs.fed.us/documnts/fplgtr/fplgtr113/ch04.pdf> (Consulta: 10 agosto de 2019)

29 Lindström, H.; Harris, P.; Nakada, R.; “Methods for measuring stiffness of young trees”. *Holz Als Roh - Und Werkstoff*, 60(3), 165–174 (2002).

30 Eckard, J.T.; Isik, F.; Bullock, B.; Li, B.; Gumpertz, M.; “Selection Efficiency for Solid Wood Traits in *Pinus taeda* using Time-of-Flight Acoustic and Micro-Drill Resistance Methods”. *The International Journal on the Biology of Stress*, 56(3), 233–241 (2010).

31 Isik, F.; Mora, C.R.; Schimleck, L. R.; Genetic variation in *Pinus taeda* wood properties predicted using non-destructive techniques. *Annals of Forest Science*, 68(2), 283–293 (2011).

32 Walker, T.D.; Isik, F.; McKeand, S.E.; “Genetic Variation in Acoustic Time of Flight and Drill Resistance of Juvenile Wood in a Large Loblolly Pine Breeding Population”. *Forest Science*, 1–14 (2019).

33 Rozenberg, P.; Franc, A.; Cahalan, C.; “Incorporating wood density in breeding programs for softwoods in Europe: A strategy and associated methods”. *Silvae Genetica*, 50(1), 1–7 (2001).

34 Schimleck, L.; Dahlen, J.; Apiolaza, L.A.; Downes, G., Emms, G., Evans, R., Wang, X.; “Non-destructive evaluation techniques and what they tell us about wood property variation”. *Forests*, 10(9) (2019).

35 Chauhan, S.S.; Walker, J.C.F.; “Variations in acoustic velocity and density with age, and their interrelationships in radiata pine”. *Forest Ecology and Management*, 229(1–3), 388–394 (2006).

36 Rockwood, D.L.; Harding, K.J. & Nikles, D.; “Variation in the Wood Properties of the *Pinus elliottii* x *Pinus caribaea* var. *hondurensis* F₁ Hybrid, Its Parental Species, and Backcross to *Pinus elliottii* in Australia”. D. Proceedings - Southern Forest Tree Improvement Conference (USA) ISSN : 0361-784X, 3 (1991).

37 Kumar, C.; Psaltis, S.; Bailleres, H.; Turner, I.; Brancheriau, L.; Hopewell, G.; Lee, D.J.; “Accurate estimation of log MOE from non-destructive standing tree measurements”. *Annals of Forest Science*, 78(1), 1–15 (2021).

38 Harding, K.J.; Copley, T.R.; Peters, R.F.; Dieters, M.J.; Nester, M.; Keys, M.G.; Toon, P.G.; “Selecting hybrid pine clones for deployment. The pointy end of wood quality improvement”. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 38(1), 120–131 (2008).

39 Harding, K.J.; Nester, M.R.; Dieters, M.J.; Zbonak A.; Copley T.R.; “Managing subtropical exotic pine plantations for improved wood production” (Vol. 61). Disponible en: <https://era.daf.qld.gov.au/id/eprint/2573/1/PNC057-0809.pdf>. (Consulta: 9 abril de 2018).

40 Manavella R.; Guillaumet, A.; Filippetti M.; “Determinación de la Resistencia al Aplastamiento en Madera de Híbrido *Pinus Elliottii* var. *Elliottii* x *Pinus Caribaea* var. *Hondurensis* para Uniones Tipo Clavija”. *Revista Tecnología y Ciencia. UTN – Año 12 N° 26 - septiembre 2014 – 41* (2014).

- 41 Acevedo, P.; Winck R.A.; Suirezs M.T.; Gauchat M.E.; Belaber E.; “Compresión paralela y tracción perpendicular de la madera de *Pinus elliotii* var. *elliotii* x *P. caribaea* var. *Hondurensis*”. Disponible en: <https://www.jornadasforestales.com.ar/jornadas/2016/COMPRESION-PARALELA-Y-PERPENDICULAR-PINO-HIBRIDO.pdf> (Consulta: 12 marzo de 2021).
- 42 Winck, R.A.; Rotundo, C.A.; Aquino, D.R.; Gauchat, M.E.; Area, M.C.; Belaber, E.; Fassola, H.E.; “Medición del tiempo de propagación de ondas para estimar rigidez de árboles en pie de Pino híbrido F1 INTA – PINDO”. Actas Jornadas Técnicas Forestales y Ambientales, Eldorado, Misiones. 446-448 (2019).
- 43 Winck R.A.; Gauchat, M.E.; Area, M.C.; Belaber E.; Fassola H.; “Caracterización de la madera de familias de pino híbrido F₁ INTA - PINDO (*Pinus elliotii* var. *elliotii* × *Pinus caribaea* var. *hondurensis*) mediante métodos no destructivos”. Libro de resúmenes Caracterizar. p 90 (2020).
- 44 Wu, H.X.; Powell, M.B.; Yang, J.L.; Ivkovic, M.; MacRae, T.A.; “Efficiency of early selection for rotation-aged wood quality traits in radiata pine”. *Annals of Forest Science*, 64, 1-9 (2007).
- 45 Silva, G.A.; Gezan, S.A.; De Carvalho, M.P.; Gouvêa, L.R.L.; Verardi, C. K.; De Oliveira, A.B.; De Souza Gonçalves; “Genetic parameters in a rubber tree population: heritabilities, genotype-by-environment interactions and multi-trait correlations”. *Tree Genet Genomes*. 10(6):1511–1518 (2014).
- 46 Burdon, R.; R. Moore, J.; “Adverse Genetic Correlations and Impacts of Silviculture Involving Wood Properties: Analysis of Issues for Radiata Pine”. *Forests*, 9(6), 308 (2018).
- 47 Falconer, D.S.; Mackay, T.F.C.; “Introduction to Quantitative Genetics”. fourth ed. Longman Green, Harlow, Essex, UK (1996).
- 48 Falconer, D.S.; “Introducción a la genética cuantitativa”. Cuarta impresión en español. Compañía Editorial Continental. D. F., México (1974).

- 49 Houle, D.; “Comparing evolvability and variability of quantitative traits”. *Genetics*, 130(1): 195-204 (1992).
- 50 Gapare, W.J.; Ivković, M.; Powell, M.B.; McRae, T.A.; Wu, H.X.; “Genetics of shrinkage in juvenile trees of *Pinus radiata* D. Don from two test sites in Australia”. *Silvae Genetica*, 57(3), 145–151 (2008).
- 51 Hayatgheibi, H.; Fries, A.; Kroon, J.; Wu, H.X.; “Estimation of genetic parameters, provenance performances, and genotype by environment interactions for growth and stiffness in lodgepole pine (*Pinus contorta*)”. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 34(1), 1–11 (2019).
- 52 Lynch, M.; Walsh, B.; “Genetics and analysis of quantitative traits”. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA (1998).
- 53 Vencovsky, R.; Barriga, P.; “Genética Biométrica no Fitomelhoramento”. Sociedade Brasileira de Genética. Riberao Preto, Sao Paulo, Brasil (1992).
- 54 Shelbourne, C.J.A.; “Genotype-environment interaction: its study and its implications in forest tree improvement”. En: Proceedings of joint symposium for forest tree breeding of genetics subject group and section 5, forest trees of SABRAO. Govt. For. Exp. Sta., Tokyo, B-1(1): Pp 1-28 (1972).
- 55 Zas, R.; Merlo, E.; Fernández-López, J.; “Genotype x environment interaction in maritime pine families in Galicia, Northwest Spain”. *Silvae Genetica*, 53(4), 175–182 (2004).
- 56 Namkoong, G.; Kang, H.C.; Brouard, J.S.; “Tree breeding: Principles and strategies”. Monographs on theoretical and applied genetics. Springer, New York 1988.
- 57 Bentzer B.G.; Foster G.S.; Hellberg A.R.; Podzorski A.C.; “Trends in genetic and environmental parameters, genetic correlations, and response to in- direct selection for 10-year volume in a Norway spruce clonal experiment”. *Can J For Res.* 19:897–903 (1989).

58 Zhang S.; Luan Q., J.J.; “Genetic Variation Analysis for Growth and Wood Properties of Slash Pine Based on The Non-Destructive”. Testing Technologies 0–6 (2017).

59 Lai, M.; Zhang, L.; Lei, L.; Liu, S.; Jia, T.; Yi, M.; “Inheritance of resin yield and main resin components in *Pinus elliottii* Engelm. at three locations in southern China”. Disponible en: <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2019.112065> (Consulta: 15 septiembre 2020).

60 Li, X.; Huber, D.A.; Powell, G.L.; White, T.; “Breeding for improved growth and juvenile corewood stiffness in slash pine”. Canadian Journal of Forest Research, 37 (10), 1886–1893 (2007).

61 Belaber, E.C.; “Parámetros Genéticos En Progenies Híbridas F1 de *Pinus elliottii* var. *elliottii* x *Pinus caribaea* var. *hondurensis* y su Utilización en un Programa de Mejora en el Noreste Argentino”. Tesis Presentada Para Optar Al Título de Magister de La Universidad Nacional de Misiones, Área Silvicultura y Manejo Forestal (2016).

62 Wang, X.; Ross, R. J.; McClellan, M.; Barbour, R.J.; Erickson, J.R.; Forsman, J.W. & McGinnis, G.D.; “Nondestructive evaluation of standing trees with a stress wave method”. Wood and fiber science: journal of the Society of Wood Science and Technology 33(4):522-533 (2001).

63 Asociación Española de Normalización y Certificación UNE-EN 408. “Estructuras de madera. Madera aserrada y madera laminada encolada para uso estructural. Determinación de algunas propiedades físicas y mecánicas”. Madrid. España (2010).

64 Henderson, C.R.; “Applications of Linear Models in Animal Breeding”. Canada, University of Guelph, Guelph, Ont (1984).

65 Mrode, R.A.; “Linear Models for the Prediction of Animal Breeding Values”. CABI Publishing, Oxfordshire (2005).

66 Patterson, H.D.; Thompson, R.; “Recovery of inter-block information when block sizes are unequal”. Biometrika, 58:545-554 (1971).

- 67 Muñoz F.; Sanchez L.; “breedR: statistical methods for forest genetic resources analysts. R package version 0.12-4”. Disponible en: <https://doi.org/10.5281/zenodo.546023> (Consulta: 5 de diciembre de 2019).
- 68 Gilmour, A.R.; Thompson, R.; Cullis, B.R.; “Average information, an efficient algorithm for REML estimation in linear mixed models”. *Biometrics*, 51: 1440-1450 (1995).
- 69 Stram, D.; Lee, J.W.; “Variance components testing in the longitudinal mixed effects model”. *Biometrics*, 50(3): 1171-1177 (1994).
- 70 Matheson, A.C.; Raymond, C.A.; “The impact of Genotype x Environment Interactions on Australian *Pinus radiata* breeding programs”. *Australian Forest Research*, 14:11-25 (1984).
- 71 Codesido, V.; Fernandez Lopez J.; “Implication of genotype × site interaction on *Pinus radiata* breeding in Galicia”. Disponible en: https://www.researchgate.net/publication/226205911_Implication_of_genotype_site_interaction_on_Pinus_radiata_breeding_in_Galicia. (Consulta: 13 septiembre 2019)
- 72 Frutos, E.; Galindo, M.P.; Leiva, V.; “An interactive biplot implementation in R for modeling genotype-by-environment interaction”. *Stochastic Environmental Research and Risk Assessment*, 28(7), 1629–1641 (2014).
- 73 Resende V.; Duarte J.V.; “Precisión y control de calidad de en experimentos de evaluación de cultivares”. *Pesq Agropec Trop* 37(3): 182-194 (2007).
- 74 Ratcliffe, B.; El-Dien, O.G.; Cappa, E.P.; Porth, I.; Klápště, J.; Chen, C.; El-Kassaby, Y.A.; “Single-Step BLUP with Varying Genotyping Effort in Open-Pollinated *Picea glauca*”. *Genes-Genomes-Genetics*, 7(3), 935–942 (2017).
- 75 Dutkowski, G.W.; Costa e Silva, J.; Gilmour, A.R.; Lopez, G.A.; “Spatial analysis methods for forest genetic trials”. *Canadian Journal of Forest Research*, 32(12), 2201–2214 (2002).

76 Bailleres, H.; Lee, D.; Kumar, C.; Psaltis, S.; Hopewell, G.; Brancheriau, L.; “Improving returns from southern pine plantations through innovative resource characterization” Disponible en:

<https://www.fwpa.com.au/resources/reports/resources/1766-improving-returns-from-southern-pine-plantations-through-innovative-resource-characterisation.html>. (Consulta: 13 abril 2020)

77 Wessels, C.B.; Dowse, G.P.; Smit, H. C.; “The flexural properties of young *Pinus elliottii* × *Pinus caribaea* var. *hondurensis* timber from the Southern Cape and their prediction from acoustic measurements”. *Southern Forests*, 73(3–4), 137–147 (2011).

78 Kain, D.P.; “Genetic parameters and improvement strategies for the *Pinus elliottii* var. *elliottii* × *Pinus caribaea* var. *hondurensis* hybrid in Queensland, Australia” Ph. D. Thesis, Australian National University (2003).

79 Misztal I.; “Estimation of Variance Components with Large-Scale Dominance Models”. *Journal of Dairy Science*, 80(5), 965–974 (1997).

80 Foster G.S.; Shaw D.V.; “Using clonal replicates to explore genetic variation in a perennial plant species”. *Theor Appl Genet* 76:788–794 (1988).

81 Bradshaw, H.D. Jr.; Foster G.S.; “Marker-aided selection and propagation system in trees: advantages of cloning for studying quantitative inheritance”. *Can. J. For. Res.* 22: 1044–1049 (1992).

82 Costa e Silva, J.; Borralho, N.M.G.; Araújo, J.A.; Vaillancourt, R.E.; Potts, B.M.; “Genetic parameters for growth, wood density and pulp yield in *Eucalyptus globulus*”. *Tree Genetics and Genomes*, 5: 291-305 (2009).

83 Dieters, M.J.; Nikles, D.G.; Toon, P.G.; Pomroy, P.; “Genetic parameters for F1 hybrids of *Pinus caribaea* var. *hondurensis* with both *Pinus oocarpa* and *Pinus tecunumanii*”. *Canadian Journal of Forest Research*, 27(7): 1024-1031 (1997).

84 Brawner, J.; Dieter, M.J.; Nikles, D.G.; “Mid-rotation performance of *Pinus caribaea* var. *hondurensis* hybrids with both *P. oocarpa* and *P. tecunumanii*:

hybrid superiority, stability of parental performance and potential for a multi-species synthetic breed”. *Forest Genetics*, 12(1):1-13 (2005).

85 Mutete, P.; Murepa, R.; Gapare, W.J.; “Genetic parameters in subtropical pine F1 hybrids: heritabilities, between-trait correlations and genotype-by-environment interactions”. *Tree Genetics y Genomes*, 11(93): 1-16 (2015).

86 Cornelius, J.; “Heritabilities and additive genetic coefficients of variation in forest trees”. *Canadian Journal of Forest Research*, 24: 372-379 (1994).

87 Gezan, S.A.; De Carvalho, M.P.; Sherrill, J.; “Statistical methods to explore genotype-by-environment interaction for loblolly pine clonal trials”. *Tree Genetics and Genomes*, 13(1) (2017).

88 Raymond C.A.; “Genotype by environment interactions for *Pinus radiata* in New Wales, Australia”. *Tree Genetics Genomes* 7 (4): 819-833 (2011).

89 Bombonato, A.L.; Gouvêa, L.R.L.; Verardi, C.K.; Silva, G.A.P., De Souza Gonçalves, P. de S.; “Rubber tree ortet-ramet genetic correlation and early selection efficiency to reduce rubber tree breeding cycle”. *Industrial Crops and Products*, 77, 855–860 (2015).

90 Resende, M.D.V.; “Matemática e Estatística na Análise de Experimentos e no Melhoramento Genético”. Colombo: Embrapa Florestas, 2007b: 362-362 (2007).

91 Chen, Z.Q.; Baisou, J.; Pan, J.; Karlsson, B.; Andersson, B.; Westin, J.; Wu, H.X.; “Accuracy of genomic selection for growth and wood quality traits in two control-pollinated progeny trials using exome capture as the genotyping platform in Norway spruce”. *BMC Genomics*, 19(1), 1–16 (2018).

ANEXO 1: Imágenes del registro de datos

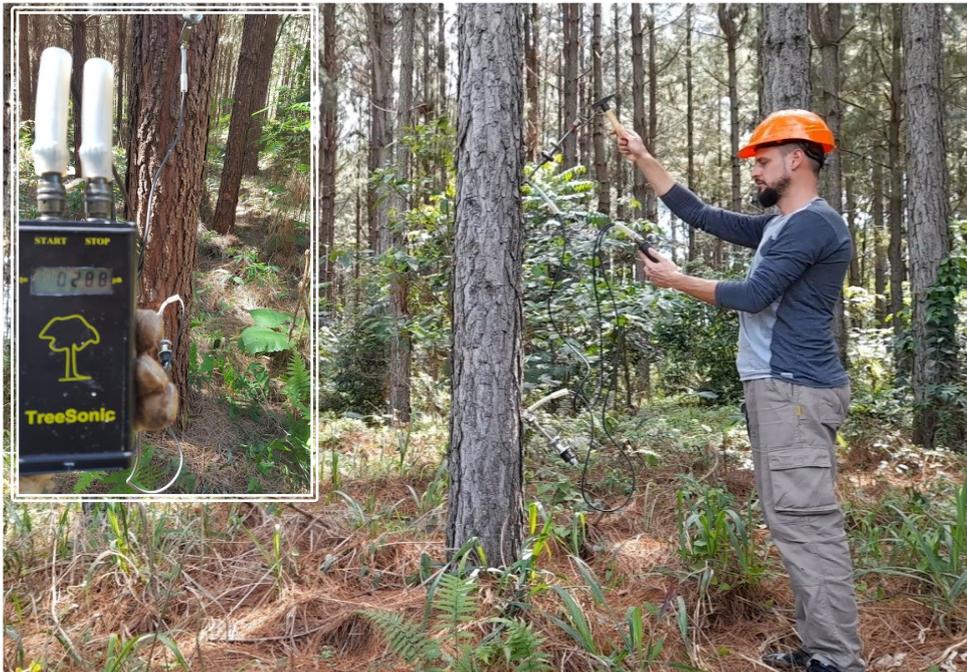


Fig. A.1 Medición del tiempo de vuelo de la onda de estrés (SWT) con herramienta TreeSonic y detalle de su temporizador en esquina superior izquierda.



Fig. A.2 Extracción de tarugos de madera con barreno de Pressler y detalle del tarugo en la esquina superior izquierda.



Fig. A.3 Herramientas no destructivas utilizadas. Instaladas sobre árbol en pie (derecha). Detalle del TreeSonic (izquierda-arriba) y barreno de Pressler (izquierda-abajo).



Fig. A.4 Vistas de tablas centrales y laterales para ser sometidas a la máquina universal de ensayos.



Fig. A.5 Ensayo destructivo. Obtención del MOE_e de tablas mediante la máquina universal de ensayos.

ANEXO 2: Medias familiares de MOE_d

Tabla A.1 Medias familiares de MOE_d para familias híbridas F₁ INTA - PINDO en el sitio 1.

Familias	MOE_d	Grupos	continuación		
F17	14,56	A	F15	11,15	abcde
F19	14,38	A	F28	10,88	abcde
F16	13,69	ab	F8	10,76	abcde
F20	13,04	abc	F26	10,67	abcde
F29	12,71	abcd	F66	10,45	bcde
F53	12,4	abcd	F49	9,99	cde
F12	12,24	abcd	F35	9,87	cde
F44	12,19	abcd	F14	9,63	cde
F57	11,99	abcd	F9	9,62	cde
F10	11,99	abcd	F61	9,54	cde
F4	11,76	abcde	F13	9,51	cde
F59	11,7	abcde	F5	9,5	cde
F64	11,63	abcde	F6	9,32	cde
F45	11,56	abcde	F47	9,31	cde
F48	11,47	abcde	F37	9,29	de
F11	11,3	abcde	F23	9,29	de
F51	11,3	abcde	F65	8,31	e
F25	11,25	abcde	F33	8,12	e
F3	11,23	abcde			

Nota: Medias con una letra en común no son estadísticamente diferentes ($p > 0,05$).

Tabla A.2 Medias familiares de MOE_d para familias híbridas F_1 INTA - PINDO en el sitio 2.

Familias	MOE_d	Grupos	continuación		
F44	15,44	A	F10	10,88	abcde
F4	14,49	Ab	F19	10,86	abcde
F56	13,96	Abc	F14	10,84	abcde
F28	13,86	Abcd	F27	10,84	abcde
F2	13,61	Abcd	F58	10,71	abcde
F64	13,44	Abcd	F47	10,7	abcde
F1	13,34	Abcde	F26	10,68	abcde
F18	13,19	Abcde	F52	10,67	abcde
F50	12,96	Abcde	F51	10,55	abcde
F20	12,86	Abcde	F3	10,55	bcde
F45	12,77	Abcde	F48	10,53	bcde
F57	12,62	Abcde	F54	10,4	bcde
F17	12,57	Abcde	F38	10,37	bcde
F42	12,53	Abcde	F59	10,28	bcde
F16	12,44	Abcde	F22	10,23	bcde
F41	12,41	Abcde	F60	10,16	bcde
F66	12,2	Abcde	F13	10,16	bcde
F40	12,19	Abcde	F63	10	bcde
F46	12,01	Abcde	F55	9,97	bcde
F29	11,97	Abcde	F35	9,97	bcde
F43	11,87	Abcde	F65	9,96	bcde
F12	11,81	Abcde	F30	9,76	bcde
F31	11,75	Abcde	F8	9,63	bcde
F62	11,73	Abcde	F11	9,54	bcde
F36	11,71	Abcde	F34	9,41	bcde
F5	11,7	Abcde	F21	9,21	bcde
F25	11,7	Abcde	F6	9,15	bcde
F9	11,66	Abcde	F33	9,14	bcde
F24	11,57	Abcde	F32	8,75	bcde
F53	11,35	Abcde	F7	8,67	cde
F23	11,27	Abcde	F49	8,33	de
F39	11,19	Abcde	F37	8,33	de
F15	10,94	Abcde	F61	7,94	e

Nota: Medias con una letra en común no son estadísticamente diferentes ($p > 0,05$).