

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/253340301>

Curso: Mejora Genética Forestal Operativa

Book · November 1998

DOI: 10.13140/RG.2.1.3815.0884

CITATION

1

READS

1,979

3 authors:



Roberto Ipinza

Instituto Forestal, Valdivia, Chile

132 PUBLICATIONS 229 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



Braulio Gutierrez Caro

Instituto Forestal

80 PUBLICATIONS 67 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)



Veronica Emhart

Forestal Mininco

26 PUBLICATIONS 82 CITATIONS

[SEE PROFILE](#)

Some of the authors of this publication are also working on these related projects:



EVALUACIÓN DE MÉTODOS DE PLANTACIÓN SUPLEMENTARIA EN BOSQUE SIEMPREVERDE

ESTRUCTURALMENTE ALTERADO: PROMOVRIENDO SU VARIABILIDAD Y SUSTENTABILIDAD [View project](#)



Eucahydro [View project](#)

All content following this page was uploaded by [Roberto Ipinza](#) on 04 September 2017.

The user has requested enhancement of the downloaded file.

CURSO

Mejora Genética

Forestal Operativa

14 - 23 noviembre de 1990 Valdivia - Chile

Editores:
Roberto Jorjica
Ismael Gutiérrez
Vivianica Echeverri



CURSO

Mejora Genética Forestal Operativa

Valdivia. 16 - 21 Noviembre de 1998
CHILE

Editores:
Roberto Ipinza
Braulio Gutiérrez
Verónica Emhart

Editores:

Dr. Roberto Ipinza C.
Instituto de Silvicultura
Facultad de Ciencias Forestales
Universidad Austral
Casilla # 567
Valdivia, Chile

Sr. Braulio Gutiérrez C.
Instituto Forestal - Sede Concepción
Casilla # 109C - Concepción, Chile

Srta. Verónica Emhart S.
Proyecto FONDEF D96I1052.
Centro Experimental Forestal.
Universidad Austral de Chile.
Avda. Pedro Aguirre Cerda # 2.150,
Valdivia, Chile

Fotografía portada
Roberto Ipinza

Tiraje
250 ejemplares

Fecha de Impresión
Noviembre de 1998

Impreso en
Artes Gráficas y Centenario LTDA
Yerbas Buenas 488 - F:211016 - F/FAX:210465
Valdivia - Chile.

Número Inscripción Derecho Autor
Registro de Propiedad Intelectual N° 106140, Mes 10, Año 1998

Número ISBN: 956-288-072-9

**"La naturaleza se escribe en lenguaje matemático" (Galileo Galilei).
Sin embargo, si esto no funciona, pruebe:**

$$A_0 = A_0 = A_0 \quad p(M|y) = \frac{p(y|M) * p(M)}{p(y)}$$

Daniel Gianola

Agradecimientos

Se agradece el valioso y desinteresado aporte de cada uno de los autores de los capítulos que conforman la presente obra sobre Mejora Genética Forestal Operativa, y así como el patrocinio otorgado al curso por el Instituto de Silvicultura de la Universidad Austral, el Instituto Forestal y de la Corporación Nacional Forestal. Hacemos nuestra gratitud extensiva a Forestal y Agrícola Monteágüila por haber permitido que su especialista en biología reproductiva señor Jaime Espejo continúe participando en la docencia de postítulo de la Universidad Austral. De la misma forma al Dr. Lafayette Eaton de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile, por su excelente predisposición para entregar sus siempre valiosas contribuciones. También nuestro reconocimiento a las señoras María Paz Molina, directora del Proyecto Genética y Biometría de Eucalyptus del Instituto Forestal, y a Ana María Sabja, biotecnóloga Forestal del Centro Experimental Forestal de la Universidad Austral. A nuestro colega señor Rodrigo Vergara, investigador y docente del Instituto de Silvicultura de la Universidad Austral por su entusiasmo y dedicación. Un reconocimiento especial a los señores Salvador Gezan y Julio Torres por el tiempo invertido en la revisión de los manuscritos.

También nuestro más profunda admiración al Dr. Nuno Borralho de la empresa RAIZ de Portugal, que con sus valiosos aportes contribuye a que el Mejoramiento Genético Forestal pueda avanzar en forma más rápida y segura.

Agradecemos a la empresa Forestal Valdivia y al Centro Experimental Forestal de la Universidad Austral de Chile por habernos dado el soporte de campo para el presente curso. Testimoniamos también el importante apoyo que hemos recibido del proyecto de "Mejoramiento Genético para Especies de **Nothofagus** de Interés Económico" (D96I1052) y del proyecto "Mejoramiento Genético y Establecimiento de Lenga en las Regiones Australes XI y XII" (D98I2003), ambos financiados por el Fondo de Fomento al Desarrollo Científico y Tecnológico (FONDEF) y empresas forestales.

Por último, nuestro reconocimiento al equipo del Centro Experimental Forestal de la Universidad Austral de Chile, por habernos brindado el apoyo administrativo, en especial a su Director señor Jorge Urrutia y su secretaria señorita Mirta Valdivia.

Los editores

Prólogo

Los bosques tienen una importante influencia en la biosfera, desempeñan una variedad de funciones en la estabilización de los suelos, controlan los flujos de agua, regulan o modelan el clima local, son la más importante reserva de biodiversidad, aportan fibras y alimentos para el consumo humano, así como también madera y otra variedad de productos y servicios de utilidad para el hombre y la sociedad.

Desde tiempos remotos el hombre ha hecho uso de los bosques naturales en su beneficio, para posteriormente replicarlos en forma simplificada a través de las plantaciones. Estas últimas son muy recientes en la historia de la humanidad, y surgen como respuesta a las demandas por los productos del bosque, sus procesos de industrialización y los requerimientos del mercado. Estos requerimientos hacen deseable homogeneizar y simplificar la estructura de los bosques, así como aumentar su rendimiento y calidad por unidad de superficie, al menor costo posible.

Los bosques naturales han sido explotados en distintos grados de intensidad durante siglos, lo cual ha producido mermas y empobrecimiento de su variabilidad genética. Existen razonables dudas sobre la actual capacidad de éstos para responder en forma eficiente a los cambios ambientales, incluyendo posibles cambios climáticos globales. La recuperación del potencial productivo es sólo posible a través de la aplicación de intensas técnicas silviculturales y de las herramientas de la mejora genética clásica para manejar la variabilidad genética, ya que sólo a través de dicho manejo es posible asegurar la sustentabilidad de las especies de los bosques naturales.

En tal contexto, la mejora genética, junto con la silvicultura intensiva, ofrecen una tecnología para cumplir con tales demandas, permitiendo que las empresas forestales puedan prosperar dentro del mercado e integrarse favorablemente en los esquemas de comercialización globalizado.

El mejoramiento genético no tiene más de 70 años de vida formal, no obstante sus herramientas se vienen utilizando desde la antigüedad. En el país, desde 1976, la Universidad Austral de Chile, la Corporación Nacional Forestal, el Instituto Forestal y las empresas forestales le han dado un fuerte impulso a la aplicación del mejoramiento genético a especies de rápido crecimiento, lo que se ha traducido después de 20 años, en un significativo aumento de la productividad, fundamentalmente de las plantaciones de **Pinus radiata**.

En forma más reciente, la Universidad Austral de Chile, el Instituto Forestal, la Corporación Nacional Forestal y empresas forestales, más el apoyo del

FONDEF, han vuelto a tomar la iniciativa para iniciar la aplicación formal de la tecnología del mejoramiento genético a los bosques nativos de **Nothofagus**.

La presente obra reúne el conocimiento básico acumulado por las instituciones participantes, lo que junto a los principios fundamentales del mejoramiento genético, permite refundir en estos apuntes una visión práctica y completa de la genética forestal moderna, la que sin duda se constituirá en un texto de consulta obligada para la formación de estudiantes de pre y postgrado de la Universidad Austral y un importante aporte a la ingeniería forestal chilena.

José Antonio Prado Donoso
Director Ejecutivo
Corporación Nacional Forestal

Santiago, Noviembre de 1998

ÍNDICE GENERAL

EPÍGRAFE	iii
AGRADECIMIENTOS	v
PRÓLOGO	vi
ÍNDICE GENERAL	viii
Importancia del mejoramiento genético a nivel mundial Roberto Ipinza Carmona	1
Principios básicos de genética para mejoradores Lafayette Eaton Henderson	27
La variabilidad poblacional Rodrigo Vergara Lagos	39
Ciclo de mejoramiento genético Roberto Ipinza Carmona	49
Uso de las áreas productoras de semillas en el mejoramiento genético forestal Braulio Gutiérrez Caro	69
Bases matemáticas para selección de árboles plus Roberto Ipinza Carmona	91
Métodos de selección de árboles plus Roberto Ipinza Carmona	105
Diseños de huertos semilleros Roberto Ipinza Carmona Rodrigo Vergara Lagos	129
Propagación vegetativa mediante injertos Verónica Emhart Schmidt	153

Establecimiento y manejo de huertos semilleros clonales de polinización abierta Verónica Emhart Schmidt	167
Polinización controlada en Eucalyptus spp.: Una herramienta de ganancia genética Jaime Espejo - Cardemil	179
Cruzamientos controlados en Pinus radiata D. Don. Rodrigo Vergara Lagos	187
La multiplicación clonal en el mejoramiento genético forestal Braulio Gutiérrez Caro Roberto Ipinza Carmona	201
Macro y micropropagación en especies forestales Ana María Sabja Giacaman	219
Diseños de cruzamientos Roberto Ipinza Carmona	233
Diseño de ensayos genéticos Roberto Ipinza Carmona	249
Establecimiento de ensayos María Paz Molina Brand Roberto Ipinza Carmona	281
Genetics parameters estimation Nuno MG. Borralho	301
Metodologías para la determinación del valor de mejora Salvador Gezan Pacheco Julio Torres Cuadros	311
Índice de selección Julio Torres Cuadros Salvador Gezan Pacheco	341
Predicción de valores de mejora a través de un modelo BLUP de árboles individuales Nuno MG. Borralho	359

Defining breeding objectives	387
Nuno MG. Borralho	
Designing a breeding strategy	391
Nuno MG. Borralho	
Criterio de decisión para el desarrollo de una estrategia de mejoramiento genético forestal	393
Jorge Urrutia Reyes	
Glosario de mejora genética forestal	401

IMPORTANCIA DEL MEJORAMIENTO GENÉTICO A NIVEL MUNDIAL

Roberto Ipinza Carmona¹

INTRODUCCIÓN

En la década del 20, se realizaron en silvicultura los primeros esfuerzos tendientes a la selección y mejoramiento de genotipos superiores. El mejoramiento genético en la forma general como lo conocemos en la actualidad sólo se inició en la década del 50 (Namkoong, et al., 1988), con los trabajos Syrach Larsen (1956). Actualmente el mejoramiento genético constituye una parte operacional de todos los programas de manejo intensivo en el mundo y es una extensión, con algunos ajustes, de las técnicas de mejora genética de los cultivos agrícolas. El mejoramiento genético continuará siendo importante en la industria forestal del siglo XXI y los nuevos avances en biotecnología no harán más que complementar las actividades de selección y de mejora genética futura.

El mejoramiento genético será parte fundamental del manejo forestal intensivo en las próximas décadas y, por lo tanto, de la industria de productos forestales. El estado futuro de la industria forestal dependerá a su vez de la situación de la economía y la política global. Por lo tanto el estado futuro del mundo es crítico para saber el impacto de los programas de mejoramiento genético.

POBLACIÓN MUNDIAL

La población mundial aumenta a una tasa de 250.000 personas por día, lo que significa 100 millones de personas cada año. De acuerdo a esto se estima que para el año 2050 la población mundial alcanzará los 10.000 millones de personas. Desde un punto de vista Maltusiano significa que la demanda por productos forestales aumentará en las próximas décadas.

RECURSOS FORESTALES MUNDIALES

Con base en las estadísticas de 1994 del "World Resources Institute" (cuadro 1), la superficie total de bosques naturales es de 3.300 millones de hectáreas, en comparación a la superficie de las plantaciones que alcanza 130 millones de hectáreas, es decir, una fracción muy pequeña (3%). La producción para uso industrial es de 1500 millones de metros cúbicos y la de leña para combustible de 1800 millones de metros cúbicos; esta última equivale aproximadamente al 54% de total producido.

Estas tendencias arrojan dos conclusiones relevantes para los programas de mejora genética. Primero, existe una tasa de natalidad positiva y una tendencia creciente por preferir productos naturales, por lo que se puede afirmar con bastante certeza que existirá demanda futura por maderas; y segundo, que dado que la oferta chilena de madera no llegaría a más de 50 millones de m³ en el

¹ Ingeniero Forestal. Dr. Ingeniero de Montes. Instituto de Silvicultura. Universidad Austral de Chile. Casilla # 567. Valdivia, Chile.
e-mail: ripinza@valdivia.uca.uach.cl

2015 - actualmente es de 30 millones de m³ (INFOR, 1991, 1995) - esta magnitud es marginal respecto al total de madera que se transa en el mundo.

Las tendencias de la oferta y demanda futuras, también son favorables en cuanto a mayores necesidades de madera, la oferta mundial de madera se caracteriza por un estado de declinación. Es así como la producción de trozas a nivel mundial ha disminuido entre los años 1989 - 1993 a una tasa del 0,4% anual (Fao, 1995), debido a un proceso de deforestación en países subdesarrollados para habilitar terrenos para la agricultura y por los incendios (Jaakko Pöyry Group, 1994), pero principalmente en estos últimos años, debido a las regulaciones ambientales que aplican los gobiernos para restringir la corta en bosques nativos (Sedjo y Lyon, 1996). Respecto a la demanda, ésta es creciente en forma natural, pero tiende a crecer más, debido a la creación de nuevos productos (toallas higiénicas, pañales, otros tableros, etc.), a la apertura de nuevos mercados como por ejemplo los países socialistas, y al ingreso al mercado de otros segmentos socioeconómicos postergados.

Los continentes que aportan la mayor producción, a nivel mundial son; Asia con 44,9 %, Europa con 19,4%, Estados Unidos con 18,9%, Sudamérica con 16,3 %, África con 16,24%. y Oceanía con 0,2 %.

Chile aporta 32,4 millones de m³, lo cual representa aproximadamente el 10% de la producción de Latinoamérica.

Según especies, las latifoliadas representan el 60,5 % de la producción de trozas a nivel mundial. Las latifoliadas han aumentado su producción a una tasa anual de 1% entre 1989 - 1993, no así las coníferas que han disminuido a una tasa de 3,8% anual en el mismo período.

Según el uso que se les da a estas trozas, el 55,1% corresponde a leña, participando las latifoliadas en un 81,6% y las coníferas en 10,63%, y el 44,9% restante corresponde a trozas industriales de las cuales el 34,6% corresponde a latifoliadas y el 60,8% a coníferas.

La tendencia de trozas industriales de latifoliadas aumenta a una tasa de crecimiento de 0,2% y para coníferas disminuye a una tasa de 4,2% en los últimos cinco años.

Considerando que las regulaciones ambientales se han concentrado en los bosques nativos, que constituyen la fuente de aprovisionamiento de las maderas valiosas, y la existencia de países que han emprendido importantes programas de forestación (como Brasil), cabe esperar condiciones de demandas insatisfechas en el rubro de las maderas de alto valor que se emplean en chapas decorativas y muebles.

Todo lo anterior es pertinente para inferir la viabilidad comercial de nuevos recursos forestales. Chile y muchos países de América del Sur cuentan con una gran disponibilidad de suelos y bosques aptos para someterlos a mejoramiento vía manejo.

CUADRO 1
RECURSOS FORESTALES MUNDIALES, PRODUCCIÓN MADERERA Y COMERCIO 1990-1993

Región	Area de bosques (x 1000 ha)			Producción de Trozas (x 1000 m ³ .)			Promedio anual de trozas exportadas (x 1000 m ³ .)	Promedio anual de productos forestales comercializados (91 US\$ mil)
	Natural	Plantación	Total	Industrial	Combustible	Total		
Africa	540.669	4.416	545.085	58.931	480.752	539.683	4.216	(2.771)
Japón	13.958	10.200	24.158	33.738	372	34.110	(46.485)	(10.314)
China	101.968	31.831	133.799	94.897	196.149	291.046	(6449)	(3.075)
Asia insular	135.425	6.409	141.834	86.822	190.808	277.630	17.109	5.539
Otros países de Asia	171.864	17.811	189.675	57.863	462.329	520.192	(11.557)	(6.708)
Oceanía	85.720	2.534	88.254	35.392	8.748	44.140	13.521	76
Canadá	245.664	1.500	247.164	165.869	6.834	172.703	(601)	15.091
EUA	194.573	15.000	209.573	397.700	93.300	491.000	26.191	(989)
Centroamérica	115.235	501	115.736	11.068	55.669	66.737	178	(1.385)
Brasil	561.107	4.900	566.007	77.713	191.166	268.879	443	1.225
Otros países de Sudamérica	283.362	2.364	285.726	41.102	47.138	88.240	7.135	298
Países escandinavos	43.846	9.400	53.246	99.408	8.678	108.086	(10.159)	17.240
Otros países de Europa	71.601	15.350	86.951	175.838	42.883	218.721	(2.113)	(25.638)
USSR	746.708	8.250	754.958	197.645	57.557	255.202	11.098	1.846
Total mundial	3.311.903	130.466	3.442.369	1.555.838	1.855.709	3.411.547		

Fuentes: Instituto de Recursos Mundiales (WRI) 1996; Tablas 9.2 & 9.3
 Plantaciones de Europa, Japón y Canadá tomadas de Brooks (1993)
 Plantaciones de EUA estimadas del Servicio Forestal USDA
 El promedio anual de productos comercializados fue tomado de FAO (1995)

Notas al CUADRO 1

El área de bosques es de 1990; Producción de trozas y Comercio, 1991-1993, Valor del Comercio, 1991. Los paréntesis indican que una región es importadora neta por volumen o valor
Asia insular es Indonesia, Malasia, Filipinas y Singapur
Oceanía es Australia, Fiji, Nueva Zelanda, Papúa Nueva Guinea y Las Islas Salomón
La plantación total de Europa estimada en 33 millones de hectáreas se dividió como:
Rusia = 25%; países escandinavos y resto de Europa son proporcionales al área
Otros totales de producción de trozas en Europa sumando por países individuales no son iguales al total de Europa cuando se suman Rusia y los países escandinavos. Estos totales son 268.428.000 m³ de producción industrial y 50.672.000 m³ de combustible.
El total mundial para la producción de trozas no es igual a la suma de las cifras dadas arriba.

MERCADO MUNDIAL

Muchos estudios han examinado la situación de la oferta de madera a nivel mundial y a nivel local en los últimos años. De acuerdo a la intensidad del análisis de la situación maderera, sólo se puede sugerir que ésta será mucho más escasa que lo que ha sido en el pasado (McNutt, 1996). No obstante se debe también considerar las inversiones de las empresas y organizaciones gubernamentales, las que pueden alterar las proyecciones de los modelos utilizados (Cubbage, et al. 1996). Para algunos inversionistas de la industria de productos forestales, esta escasez de madera constituye una oportunidad de mercado.

Japón es el más grande importador de madera industrial no procesada y EE.UU es el mayor exportador. Rusia tiene más de la mitad de todas las especies de fibra larga del mundo, no obstante, su economía, el clima político y la ausencia de infraestructura para la silvicultura y la industria de productos forestales, hacen que se requiera como mínimo 20 años para que Rusia se transforme en uno de los mayores productores de este producto (Kellison, 1997). Esto tendrá un gran impacto en los productores de fibra larga, por lo tanto la diversidad productiva se deberá transformar en algo más que buenas intenciones.

Cubbage et al., (1996) establece que las proyecciones mundiales del eucalipto han sido demasiado optimistas, ya que China que tenía proyectado plantar 4 millones de hectáreas al año 2000, sólo ha concretado un millón de hectáreas, con una calidad muy baja. Tailandia, que también inició un activo programa de eucalipto, exhibe una calidad muy variable. Indonesia tiene más dificultades en obtener plantaciones de eucalipto de calidad debido a que no tiene suelos apropiados. La calidad es crucial para determinar qué países tienen ventajas comparativas en eucalipto y otras especies. A la fecha, sólo América Latina tiene un futuro más promisorio en las plantaciones a gran escala de eucalipto, particularmente por su buena calidad y mejores precios en los mercados mundiales.

Uno de los principales déficit en el abastecimiento de madera está en la producción de latifoliadas de alta calidad. Esto debido a las restricciones impuestas a la cosecha de madera en el Amazonas y a la disminución del abastecimiento en el sudeste asiático y en África Central. Los eucaliptos, que son principalmente usados en la industria de la pulpa, son los actuales candidatos para reemplazar a las latifoliadas de alta calidad y están creciendo en gran escala para la producción de madera sólida. Las especies más productivas de eucalipto tienen una moderada densidad y pueden ser barnizadas para asemejarse a varias especies tropicales. Las rotaciones de eucalipto para madera sólida son actualmente de 12 años en Argentina y Brasil y de 18 años en Chile; mucho menos que los 40 a 80 años necesarios para las especies nativas en los bosques del Amazonas, sudeste asiático o África. La principal desventaja de usar eucalipto para madera sólida es su propensión a las rajaduras y a las manchas después de ser cosechado. Posibles soluciones a este dilema son el mejoramiento genético mediante la intensa selección y la propagación clonal, y tecnologías más sofisticadas de cosecha.

Hagler (1996) establece que a pesar del aumento de las plantaciones se producirá una escasez relativa de madera en algunas regiones del mundo, por lo que dichas regiones tendrán que realizar esfuerzos de autoabastecimiento para poder sobrevivir en los mercados.

La tendencia actual es tener mercados más abiertos con menos restricciones y es probable que esa tendencia continúe. Existen ejemplos, tales como la Unión Europea, el MERCOSUR, el NAFTA entre otros. A medida que se produzca la apertura de los mercados, puede también aumentar la demanda por productos forestales, tanto como pueda subir el estándar de vida, especialmente en los países desarrollados.

AMERICA del SUR

Para muchos países en los trópicos y subtrópicos, las industrias agrícolas, incluyendo las forestales, pueden competir exitosamente con Estados Unidos en los mercados mundiales. Tierras disponibles y productivas, a menudo con mano de obra barata, pueden desarrollar una importante industria forestal que expanda el Producto Geográfico Bruto de un país. El crecimiento demográfico y económico en estas regiones incrementará la demanda interna de madera, y de este modo el incremento en la producción de las nuevas fábricas o la expansión de las ya existentes encontrará la forma de dirigirse a los rentables mercados de exportación. Como un ejemplo, la expansión de las industrias argentinas y brasileñas, y la construcción de varias nuevas industrias en Indonesia han demostrado la importancia así como la fortaleza del sector forestal en el desarrollo de los países.

Las empresas forestales en Argentina, Chile, Brasil, China, Indonesia, Nueva Zelanda, Sudáfrica y Venezuela tiene programas intensivos de plantación, los que se extenderán en el futuro adquiriendo más terrenos locales o desarrollándose en países vecinos. Además, existe un creciente interés por plantaciones forestales en muchos países que históricamente no han realizado inversiones significativas en este campo. Por ejemplo, las agencias gubernamentales en Chile, Colombia, México y Uruguay están ofreciendo incentivos financieros al sector privado para alentar el desarrollo de plantaciones forestales en sus países.

Las empresas y organizaciones involucradas en las plantaciones forestales en el trópico y subtrópico poseen una ventaja significativa, ya que muchas de las especies exóticas que crecen en sus tierras lo hacen 2 ó 3 veces más rápido que las plantaciones en Estados Unidos (cuadro 2). Altas tasas de crecimiento combinadas con programas silviculturales y de mejora intensiva, han conducido a que estas organizaciones sean líderes en plantaciones forestales.

CUADRO 2
RESUMEN DE LAS PLANTACIONES INDUSTRIALES EN ALGUNOS PAÍSES (Fuente: Dvorak y Hodge, 1998)

País	Tipo de plantación ¹	Superficie plantada (millones de ha)	Tasa de crecimiento (m ³ /ha/año)	Edad de rotación ²
Argentina	pino	0.34	20	20-25
	Latifoliadas	0.40	17	10-14
Australia	Pino	0.96	16	25-30
	Latifoliadas	0.14	18	10
Brasil	Pino	1.10	25	20-25
	Latifoliadas	3.20	30	6-8
Chile	Pino	1.40	22	18-25
	Latifoliadas	0.25	25	7-9
Colombia	Pino	0.10	15-30	12-14
	Latifoliadas	0.04	10-30	6-15
Indonesia	Pino	1.00	12	20-25
	Latifoliadas	1.50	10-30	8-40
Nueva Zelandia	Pino	1.33	22	25-35
	Latifoliadas			
Sudáfrica	Pino	0.67	16	25-30
	Latifoliadas	0.64	21	7-20
Estados Unidos	Pino	11.20	8-10	20-30
	Latifoliadas	0.20	12	12-20
Venezuela	Pino	0.50	9	15
	Latifoliadas			

¹ Los valores de latifoliadas pueden incluir promedios para varios géneros. Por ejemplo en Indonesia, **Acacia mangium** crece aproximadamente 30 m³/ha/año y es cosechada a los 8 años. **Tectona grandis** crece aproximadamente 5 a 8 m³/ha/año y puede ser cosechada a los 40 años.

² Las edades de rotación con grandes diferencias en los años como las latifoliadas de Sudáfrica (7-20) sugieren que Eucalyptus para pulpa puede ser cortado a los 7 años y Eucalyptus para madera sólida puede ser cosechado a los 20 años.

Aunque la adquisición internacional de tierras o empresas es común en países desarrollados, en la última década se han producido varias adquisiciones internacionales por industrias forestales en países en vías de desarrollo en varias regiones del mundo. Por ejemplo, la industria forestal de Sudáfrica compró empresas o participaciones en empresas de Brasil, Estados Unidos y Europa y planea desarrollar plantaciones en Mozambique. Empresas chilenas han adquirido recientemente dos compañías forestales en Argentina en áreas subtropicales y planean expandirse en la región. Esencialmente, estas adquisiciones son intentos de tener un mejor control local de los abastecimientos de madera y además mejorar la competitividad.

ASPECTOS AMBIENTALES

Existe a nivel mundial la tendencia hacia la protección ambiental y es probable que continúe y se transforme en un importante factor económico y político. Los efectos serán positivos ya que se tenderá hacia un compromiso con la industria forestal para alcanzar el desarrollo sustentable. Como ejemplo de compromiso entre los ambientalistas y la industria forestal cabe mencionar a Australia y Nueva Zelanda. Más recientemente los esfuerzos en la Eco-Certificación emprendida como una estrategia ambiental europea (Kiekens, 1997). Los bosques de latifoliadas de América Latina y los de coníferas de Siberia cubren áreas que son muy sensibles desde el punto de vista ambiental, ellas se pueden degradar rápidamente mediante cosechas destructivas, lo que pondría en peligro su contribución al almacenamiento de carbono y al balance del oxígeno (Cubbage et al., 1996). Los grupos ambientalistas en el mundo están ejerciendo una gran presión para proteger esos bosques

naturales, y es probable que tengan éxito o al menos limiten la cosecha de los bosques en el hemisferio sur, tal como sucede hoy (1998) con el proyecto Trillium de manufactura de madera de **Nothofagus pumilio** (lenga) en Chile.

La industria del papel y la celulosa puede ser forzada a desembolsar una gran cantidad de dinero para reducir las emisiones tóxicas de sus industrias. La industria de productos forestales del sudeste de EE.UU. desembolsa más de mil millones de dólares lo que significa aproximadamente el 20% de todos el capital que esta disponible para la inversión. Esto implica que están aumentando los costos de esos productos forestales y disminuyendo las utilidades, por lo que los inversionistas buscarán nuevas áreas para colocar su dinero. Es interesante hacer notar las inversiones que está haciendo la empresa estadounidense Boise Cascade para darle mayor valor agregado a la industria del bosque nativo en Chile.

El uso de fibra reciclada y fibra de otras plantas aumentará en algunas situaciones específicas. Sin embargo, la fibra de los árboles continuará siendo la principal materia prima para la fabricación de pulpa. No se debe olvidar que la industria del reciclado es muy contaminante.

En el futuro se continuará reconociendo la importancia de los bosques como un recurso natural renovable. Estos requieren para su crecimiento un bajo aporte de productos químicos, mucho menos comparado con la agricultura. Las plantaciones continuarán siendo usadas para restaurar suelos degradados, aportando hábitat para la vida silvestre, mejorando la calidad del agua y reduciendo el CO₂ atmosférico.

Existen presiones hacia los países tropicales y subtropicales, ya que la rapidez de crecimiento y la calidad de sus maderas hacen que estos países continúen creciendo como abastecedoras de fibra y productos forestales. Las presiones ambientales en los países desarrollados, están favoreciendo a los países en vías de desarrollo, con especies de altas tasas de crecimiento y un bajo costo de la mano de obra. Esta tendencia probablemente aumentará en el futuro.

Existen presiones medioambientales para evitar la sustitución de bosques nativos, de forma tal que las plantaciones comerciales de especie de rápido crecimiento se realicen en terrenos de antiguos fundos o fincas, terrenos degradados por la agricultura, terrenos con desechos y quemados por la agricultura o terrenos utilizados previamente por plantaciones. También existe una presión para desarrollar el bosque nativo en forma de plantación, es probable que esto suceda con especies muy específicas y de alto valor económico. Incluso a una pequeña escala se podría reemplazar a los pinos y eucaliptos. Las plantaciones de latifoliadas que son manejadas para obtener madera sólida como la teca (**Tectonia grandis**), paulonia (**Paulownia tomentosa**), nogal negro (**Juglans nigra**) y ceiba (**Bombacopsis quinata**) son especies de gran valor económico cuando son manejadas a crecimiento lento, vale decir formado cuatro anillos anuales por pulgada radial (Kellison, 1997). A ellas se debe sumar el raulí (**Nothofagus alpina**), roble (**Nothofagus obliqua**), lenga (**Nothofagus pumilio**) y el coigüe (**Nothofagus dombeyi**) en el hemisferio sur, especies que además están adquiriendo importancia en Escocia y Gales. También es destacable el potencial del **Cordia alliodora** y **Tabebuia rosea** en Colombia.

Cubbage, et al., (1996), sugiere un nuevo escenario para la industria de la madera, en el cual ésta se trasladará desde la extracción en bosques naturales hacia una oferta de madera proveniente de plantaciones manejadas intensivamente.

OPTIMIZACIÓN ECONÓMICA

Las empresas forestales siempre han sido productoras de bajo costo, lo que se acentuará en el futuro si quieren competir con éxito en el mercado. Las empresas que logren producir productos forestales con precios competitivos de mercado serán empresas exitosas. Las empresas forestales propietarias de tierras requerirán cada vez optimizar la productividad por hectárea, ya que el número de hectáreas disponibles para plantación se verá limitado, como también la madera disponible de bosques nativos. Esto conllevará a que las empresas propietarias de tierras apliquen un manejo cada vez más intensivo de tal forma de maximizar los productos de alta calidad en muy pocas hectáreas.

La calidad de la madera será un factor crucial, por esto se requiere un mejoramiento de la tecnología forestal, que incluya la genética, el manejo, y la selección de sitios. La tecnología de plantación que se está implementando hoy, considera: mejoramiento de las fuentes de semillas, programas de mejora genética, selección de sitios, calidad de la plantación, control de la competencia, técnicas de manejo. Incluso el trabajar con dos especies, una especie intolerante y otra tolerante a la sombra, implica que se pueden combinar ambas para obtener una mayor productividad por hectárea con material mejorado genéticamente.

La tecnologías silviculturales deben ser implementadas para asegurar la viabilidad de las empresas individuales y su competitividad en los mercados globales.

La disponibilidad de latifoliadas en el sur de Estados Unidos está mucho más restringida de lo que se creía hace pocos años atrás. La escasez, especialmente durante períodos de inclemencia climática, ha producido incrementos en los precios de entre dos y tres veces su valor inicial a mediados de la década pasada. Entre las causas de esta escasez están el aumento en su uso y las preocupaciones ambientales. Una solución parcial a la escasez incluye una combinación de varios factores: 1) manejar las tierras con latifoliadas para una producción maderera óptima, 2) transportar el recurso desde áreas con buen abastecimiento y limitados mercados hasta las plantas industriales, 3) establecer plantaciones de latifoliadas sobre los mejores sitios que se encuentren dentro del área de trabajo de las plantas de celulosa, 4) sustituir la fibra de pino por fibra de latifoliadas en una pequeña escala y 5) importar madera o pulpa desde el extranjero.

CRISIS ASIÁTICA EN EL MERCADO FORESTAL

Como se señaló con anterioridad, en el año 1997 el mercado asiático participaba en un 44,9% en el valor total de las exportaciones sectoriales. Debido a esto la caída de los mercados asiáticos ha sido de importancia en Chile traduciéndose en la pérdida de numerosas fuentes laborales en el ámbito profesional y obrero. De acuerdo al economista Robert E. Scott (<http://www.epinet.org/asiapr.html>) la crisis asiática destruirá 1,1 millones de puestos de trabajo, en EE.UU.

Los resultados de los últimos dos años, indican que las empresas chilenas han perdido en forma importante sus ventajas comparativas y es necesario entrar en una fase de reajuste productivo para enfrentar las nuevas condiciones del mercado internacional. Especialmente importantes son las pequeñas y medianas empresas las que deberán focalizarse en nichos de alto valor agregado para competir. El aumento de la productividad a todo nivel es una de las recomendaciones que para Chile se ve más factible (International Monetary Fund, 1998).

La influencia de los mercados asiáticos ha afectado no tan sólo a Chile, sino que también a otros exportadores de productos forestales. Por esto, será necesario generar estrategias competitivas que entreguen al mercado nuevos productos de mayor valor agregado. De ahí la importancia de fomentar la producción de maderas de mejor calidad, naturales y de mayores precios. Al respecto el Ministro

Forestal de Nueva Zelanda, John Fallon, en una conferencia en el Instituto Forestal de Nueva Zelanda (FRI) dijo:

"...the Asian economic crisis may be the best thing to happen to the local industry" (<http://www.nzforestry.co.nz/generated/news/24451.html>), ya que permitiría diversificar la producción basado en la inversión de un mayor valor agregado.

EL MEJORAMIENTO FORESTAL EN EL SIGLO XXI

Aspectos generales

La mejora genética clásica que incluye selección, cruzamientos y pruebas genéticas continuará siendo en el futuro una parte integral de los programas de manejo forestal intensivo. A medida que se maximice el rendimiento por hectárea, el valor del mejoramiento genético en el futuro se tornará cada vez más importante. Esto se debe a que el costo de desarrollar genotipos mejorados puede ser prorrateado a toda la plantación; en cambio los costos de otras prácticas silviculturales tales como la fertilización, son divididos en cada hectárea tratada. Entonces la mejora genética continuará siendo una inversión atractiva cuando es realizada en forma apropiada. El mejoramiento genético clásico se enriquecerá con las nuevas tecnologías, nuevas especies e híbridos.

Aspectos específicos

Las Cooperativas de Mejoramiento genético han jugado un importante papel en los esfuerzos de mejoramiento en muchos países, y continuará siendo así en las próximas décadas. Las Cooperativas pueden mantener una gran población base y alcanzar ganancias sustanciales. De esta forma los costos fijos se prorratean entre los miembros. Para muchas organizaciones esta opción puede ser la única factible si se pretende trabajar en mejora genética forestal, no obstante, muchas de ellas deberán optimizar sus estructuras y objetivos, y abrirse a nuevas ideas para sobrevivir en un mundo cada vez más competitivo.

En EE.UU., el costo marginal de desarrollar un programa de mejoramiento genético para aquellas organizaciones que plantan al menos 5.000 hectáreas por año, es de aproximadamente US\$ 16 por hectárea de plantación establecida. Esto es cierto para semilla producida en un huerto semillero de polinización abierta y plantas plantadas en un sistemas de bloques familiares. El beneficio en dólares actuales por hectárea es más de \$600, dependiendo del nivel del mejoramiento genético utilizado. Para los propietarios de tierras que reforestan una limitada superficie, no se justifica el desarrollo de su propio programa de mejora. Sin embargo, todos los estados sureños y muchas industrias producen plantas genéticamente mejoradas para la venta al público. Cuando se compran plantas que han crecido a partir de semillas de huertos semilleros desarrollados con el mejor material disponible, los US\$16 por hectárea son parte del costo de las semillas.

Los componentes básicos de todos los programas de mejora genética son los mismos, pero no existe una estrategia genérica que se aplique a todas las especies. La variación entre especies, los vectores de polen, el tamaño de la semilla y su biología, edad de reproducción, aptitud para la propagación vegetativa, susceptibilidad a plagas y enfermedades, edad de rotación, hacen que estos componentes combinados produzcan muchas opciones que el mejorador deberá considerar. Estas distintas alternativas conducen a diferentes programas alrededor del mundo, a diversas estrategias de mejora y también a distintas técnicas de masificación operacional de la mejora genética.

Las estrategias pueden diferir en organizaciones y/o empresas de un mismo país que incluso trabajen con la misma especie. Estas pueden tener diferentes restricciones financieras y logísticas, y pueden tener distintos tamaños y estar localizadas en tipos de sitios diferentes. En suma los productos objetivos y la tecnología de aserrío puede diferir. Estas diferencias tienen para una

organización un gran impacto en la elección de la estrategia óptima, en el diseño de las pruebas genéticas y en la forma de propagar el material mejorado.

A medida que el mercado forestal mundial se torne más competitivo, las ventajas económicas marginales de una estrategia específica serán cada vez más importantes para una organización específica. A medida que un programa de mejoramiento se mueve hacia generaciones avanzadas, aumenta la cantidad de datos de los genotipos individuales, aumentan los parientes y se van produciendo diferentes clases de datos: de ensayos de campo tradicionales, datos de estudios en invernaderos, de resistencia a plagas y enfermedades, de resistencia al frío, de calidad de la madera: densidad, longitud de fibra, rendimiento pulpable, y posiblemente información sobre marcadores moleculares asociados a característica de importancia económica.

La colecta de esos datos es y continuará siendo uno de los componentes más caros de un programa de mejora genética, por lo tanto es extremadamente importante un análisis apropiado para maximizar las ganancias genéticas. Las técnicas de índices de selección, BLP (el mejor predictor lineal), BLUP (el mejor predictor lineal insesgado) se tornarán en herramientas de uso común en los próximos años. A esto hay que agregar una tecnología emergente como lo es el Gibbs Sampling, que ha sido utilizada con éxito en el mejoramiento genético forestal. La fortaleza de estas técnicas es poder combinar distintos datos, de muchas pruebas genéticas y muchos parientes en una simple predicción del valor genético y económico de un genotipo. La utilidad de las técnicas de los índices de selección, BLP, BLUP y Gibbs Sampling depende de la buena estimación de los parámetros genéticos, que describen qué rasgos están controlados genéticamente. La gran fortaleza del Gibbs Sampling es que permite obtener la distribución de frecuencia del parámetro estimado, la heredabilidad por ejemplo. Cuando se analizan varios rasgos, es bueno tener estimaciones de los ponderadores económicos, es decir como crece el valor medido en pesos de las ganancias genéticas de un rasgo en relación a las ganancias genéticas de otro. Ambos parámetros, genéticos y económicos, son difíciles de estimar, pero tradicionalmente se ha realizado una mayor investigación en los parámetros genéticos que en los ponderadores económicos, siendo este un tema para los próximos años.

La población de producción es un grupo de árboles que genera propágulos para plantaciones comerciales. Tradicionalmente, las poblaciones de producción han sido huertos semilleros que producen semilla de polinización abierta. A medida que la tecnología de la polinización y de la propagación vegetativa avanza, se hacen más atractivas desde el punto de vista económico otras alternativas de poblaciones de producción, tales como plántulas de hermanos completos, es decir de padre y madre conocida, estacas enraizadas y cultivo de tejidos. El uso de algunos propágulos de hermanos completos puede originar varias ventajas respecto a semilla de polinización abierta o de medios hermanos:

- Eliminación del polen contaminante: Una importante fracción de semilla de polinización abierta en Chile se origina por polen de árboles no mejorados, localizados fuera del huerto, esto reduce las ganancias genéticas.
- Mayor intensidad de selección: Los huertos semilleros de polinización abierta requieren un número relativamente grande de progenitores para asegurar la exogamia. Al utilizar propágulos de hermanos completos, se requieren muy pocos progenitores, por lo tanto la intensidad de selección aumenta y por ende las ganancias genéticas.
- Flexibilidad en la utilización: Si existe interacción genotipo ambiente, se pueden desarrollar grupos específicos haciendo cruzamientos de hermanos completos en lugar de diseñar huertos completamente separados.
- La varianza de la aptitud combinatoria específica: Los huertos semilleros de polinización abierta no utilizan la varianza de la aptitud combinatoria específica, por lo que a través de cruzamientos controlados se puede capturar una ganancia adicional, sin embargo, su

captura requiere algunas pruebas de progenie adicionales para probar el potencial de las cruzas de hermanos completos.

El siguiente modelo de aprovechamiento de ***Pinus radiata*** es aplicable a otras coníferas no sólo en Chile, sino también en ***Pinus taeda*** en Argentina. En un principio las empresas forestales realizaban plantaciones comerciales a partir de semilla de ***Pinus radiata*** sin mejoramiento genético, luego con la creación de un programa cooperativo en Chile, se comenzó a utilizar semilla de áreas productoras de semilla o rodales semilleros y de árboles semilleros, ambas con un mejor nivel de ganancias genéticas de alrededor de 5%. El progreso continuo de los programas pronto permitió la cosecha de semilla de los huertos semilleros clonales de polinización abierta, aumentando en promedio las ganancias genéticas en volumen en un 12%, sin depuración. En la actualidad las empresas plantan bloques de las mejores familias de polinización abierta de esos huertos depurados, con niveles de ganancia en volumen que fluctúa entre un 20% a 35%. Si bien es cierto que la variabilidad dentro de los bloques se ha reducido un poco, sigue existiendo una tremenda variabilidad dentro de estas familias de medios hermanos, conteniendo 3/4 de la varianza aditiva y toda la variación de dominancia. Últimamente las empresas están haciendo un enorme esfuerzo para plantar bloques de familias de hermanos completos, es decir semilla originada de cruzamientos controlados de padre y madre conocida. Por ende las ganancias genéticas continuarán incrementándose (>30% en promedio en volumen) y si bien es cierto que la variabilidad dentro de los bloques se reducirá otro poco, la variabilidad entre los bloques aumentará ligeramente. En promedio, dentro de las familias de hermanos completos permanecerá 1/2 de la varianza aditiva y 3/4 de la varianza por dominancia. Tanto en las plantaciones familiares de medios hermanos o de hermanos completos se está utilizando la propagación vegetativa a través de "cutting" o estacas para replicar el mejor material genético disponible. Pero el proceso de optimización de las ganancias genéticas no termina ahí, nuevos modelos conceptuales están surgiendo. Entre ellos destaca el "Modelo Propiedades de la Madera y el Valor del Producto Final" y el de "Silvicultura Clonal". Ambos modelos complementarios requieren de herramientas biotecnológicas para su desarrollo y restricciones de diversidad genética.

En la misma especie también existen las tecnologías que permiten generar gran cantidad de semillas de hermanos completos a través de polinización líquida. Esto se logra mediante el manejo intensivo de huertos de baja altura. Es probable que esta tecnología se desarrolle en otras especies en el futuro. La propagación vegetativa a partir de un pequeño número de semillas de hermanos completos será cada vez más común. El cultivo de tejidos probablemente ofrecerá las mismas ventajas que las estaquillas enraizadas, pero quizás será difícil hacerla económica y operacionalmente factible, salvo en los genotipos de mayor valor. En las próximas décadas la propagación vegetativa se hará accesible a muchas otras especies, aunque también aumentarán los riesgos. La silvicultura clonal de un genotipo ofrece un gran potencial de ganancias genéticas ya que permite capturar toda la varianza genética no aditiva, y además se incrementan los beneficios económicos al aumentar la homogeneidad. Aunque la silvicultura clonal ofrece el potencial de obtener ganancias genéticas adicionales, también aumentan los riesgos. A medida que la silvicultura clonal se torne una realidad, las plantaciones de un genotipo se plantarán en un gran bloque, y quizás 10-15 clones específicos serán plantados en pequeños bloques en mosaico, donde cada clon ocupará algunas hectáreas. La probabilidad de que se produzcan ataques de enfermedades y plagas forestales será mayor que en una plantación con mayor diversidad genética. La interacción genotipo ambiente también será mayor en clones específicos de lo que es con material de semilla de medios hermanos o hermanos completos.

Las estrategias de mejoramiento genético tenderán a cambiar cuando se identifiquen genotipos específicos dentro de las mejores familias para la producción masal. Se requerirá una mayor cantidad y calidad de las pruebas de campo para medir la interacción genotipo ambiente, y asegurar niveles aceptables de adaptabilidad de clones específicos. Las pruebas clonales deberán tener un gran número de clones candidatos para la producción comercial. Los programas de mejoramiento genéticos se volverán cada vez más importantes para la industria de productos forestales. La ventaja económica marginal y las ganancias genéticas promoverán programas de mejoramiento más

sofisticados. En grandes programas de plantaciones con ganancias pequeñas se puede justificar con facilidad un aumento en los costos por propágulos. El mejorador tenderá a incluir mejoras en las pruebas de campo, en la utilización de genotipos específicos en sitios también específicos y el uso de poblaciones de producción clonales o de hermanos completos.

Aplicaciones de la biotecnología forestal

Una considerable inversión en biotecnología ha sido realizada por la comunidad científica forestal, además de la puesta en marcha de investigaciones tendientes a evaluar el incremento en la eficiencia de los programas de mejora forestal tradicionales, de la propagación masiva de las cruza sobresalientes y de la propagación vegetativa. La investigación en biotecnología implica investigación a nivel de ciencias básicas y genética molecular y podría revolucionar el mejoramiento genético en los próximos años.

La biotecnología ha tenido un gran impacto en los cultivos agronómicos, tales como la inserción de genes de resistencia al frío en el tomate y recientemente en el eucalipto. La dificultad de la biotecnología forestal radica en que los árboles son organismos de gran tamaño y su genoma es muy heterocigótico. Por otro lado no resulta fácil aplicar las técnicas moleculares a las plantas leñosas. Existen varias técnicas biotecnológicas que pueden ser útiles a los programas de mejora genética forestal, tales como: mapeo de genes, selección asistida por marcadores moleculares e ingeniería genética. Estas técnicas biotecnológicas permiten aumentar nuestro conocimiento básico de la genética forestal, permitiendo lograr algunas mejoras genéticas adicionales que pueden ser difíciles de alcanzar con las técnicas tradicionales. Las técnicas biotecnológicas no reemplazarán a los programas clásicos de mejora genética, más bien serán complementarios. La investigación biotecnológica es cara y tiene más riesgos que el mejoramiento genético clásico. La biotecnología forestal es considerada investigación básica versus la investigación aplicada de la mejora genética, por lo que es probable que se promueva el cofinanciamiento privado y estatal, cuando realmente se justifique para un país.

Desarrollo de híbridos para mejorar la productividad

Debido a las limitaciones territoriales, las plantaciones forestales en el trópico y subtrópico están siendo extendidas a áreas más secas y algunas veces áreas más frías. Estas condiciones climáticas han creado la necesidad de híbridos para llenar ese nicho. Por ejemplo, **Eucalyptus grandis** es una excelente especie para pulpa, que ha sido cruzada con **E. camaldulensis** y **E. dunii**, esta última tiene resistencia al frío y **E. urophylla**, un eucalipto tropical con mayor resistencia que **E. grandis** a enfermedades. El resultado es una progenie híbrida que crece bien y mejor adaptada a los climas secos o fríos, además de ser más resistente a las enfermedades que sus padres. El híbrido entre **E. globulus** y **E. nitens** tiene características intermedias, la pulpa es de mejor calidad que la de **E. nitens** y más resistente al frío que **E. globulus**. Una vez producidos y probados, estos híbridos, pueden ser propagados vegetativamente y multiplicados en extensas áreas. El desarrollo de híbridos con rasgos de adaptabilidad puede hacer a las plantaciones comerciales económicamente atractivas en suelos que alguna vez no fueron aptos para la silvicultura.

También los híbridos de pino en el trópico y subtrópico serán importantes en la próxima década. Ya ha sido logrado una exitoso híbrido en Australia entre **P. elliotti** y **P. caribaea** var **hondurensis**, que crece más rápido y mejor en suelos pantanosos que sus padres. Esta cruza puede tener gran utilidad en las áreas subtropicales de Argentina, Brasil, China y Sudáfrica. Otra cruza que puede ser interesante es **P. radiata** y **P. greggii**, tal como ha sido indicado por autores australianos. Las barreras para los cruzamientos son menores en los pinos mexicanos en comparación con los pinos de climas templados, y por lo tanto aumenta la oportunidad de producir híbridos.

Propagación vegetativa

Los mayores avances en el incremento del abastecimiento de madera en una superficie dada de terreno han sido la utilización de adecuados tratamientos silvícolas y programas de mejora genética en el trópico y subtrópico. Los rendimientos se han incrementado tres veces por unidad de área. En el pasado, mucha de la tecnología usada provenía de Estados Unidos, sin embargo, en la última década, más y más técnicas se han desarrollado localmente. En el caso específico del **Pinus radiata**, el proveedor tecnológico por excelencia es Nueva Zelanda, en especial en la difusión de numerosas tecnologías para propagar vegetativamente a esta importante conífera.

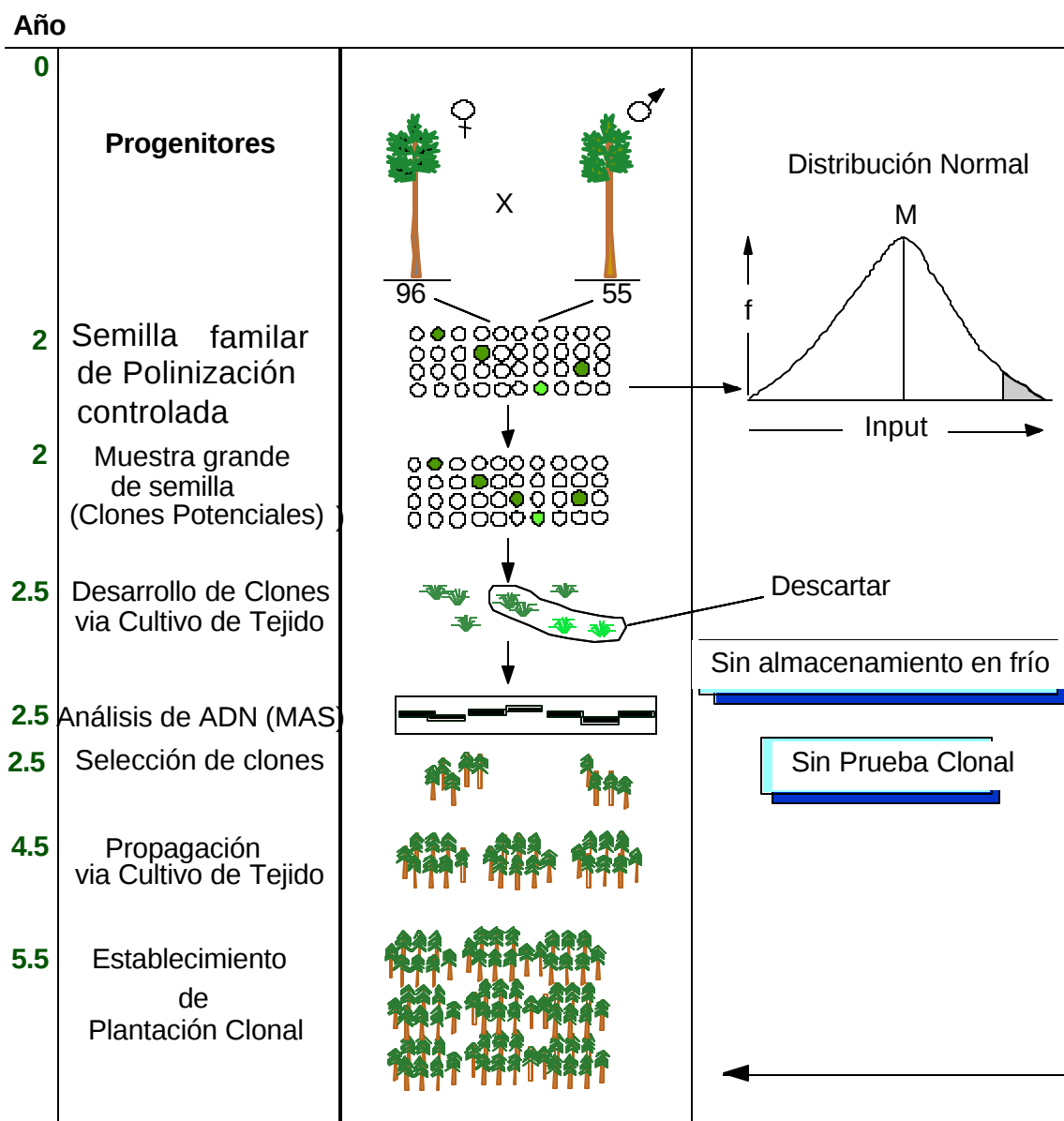
Las organizaciones más avanzadas utilizan herbicidas para el control de la maleza, seguidos de un régimen de fertilización detallado; utilizan sofisticados Sistemas de Información Geográfica y prueban intensivamente cada clon antes de plantarlo operacionalmente, evalúan las diferencias en la calidad de la madera por clon, tienen huertos semilleros de generación avanzada, etcétera. Los programas de propagación vegetativa (por ejemplo, estacas enraizadas, micropropagación o embriogénesis somática) están incrementándose en forma importante, favoreciendo una rápida y eficiente multiplicación de los mejores genotipos (familias o clones) para establecerlos en plantaciones comerciales.

Aquellas organizaciones que experimentan con programas clonales de eucalipto parecen ser las más preparadas para intentar desarrollar programas de propagación vegetativa para pino. Las organizaciones chilenas han recientemente adquirido programas forestales en Argentina de **Pinus taeda** y probablemente uno de sus primeros pasos será aplicar en Argentina la tecnología desarrollada para propagar **Pinus radiata** en Chile.

La propagación vegetativa de tejido fisiológicamente maduro y, en algunas especies el tejido de un año de edad, tiende a ser difícil y cuando se obtiene éxito la planta resultante puede exhibir importantes cambios. Se han explorado tres métodos para la masificación de las ganancias genéticas: estacas enraizadas, organogénesis y embriogénesis somática.

El enraizamiento de estacas es un método muy común, se presume que se va popularizar cada día más, no obstante los procedimientos de enraizamiento han avanzado a un ritmo lento en las últimas décadas. La organogénesis involucra la inducción separada de raíces y brotes a partir de callos no organizados o de yemas preformadas o inducidas. Aunque se ha desarrollado para muchas especies, en términos de masificación operacional a gran escala no se utiliza en más de 5 especies forestales. La embriogénesis somática es un proceso de formación de embriones somáticos a partir de yemas y ápices radiculares, esos embriones germinan y dan origen a una planta. A diferencia de la organogénesis, la embriogénesis somática produce plantas que se desarrollan en forma bipolar, como los embriones cigóticos naturales. El uso de la embriogénesis somática se encontraba en una escala preoperativa en 1996 en **Pinus radiata** en Nueva Zelanda.

A continuación se indica el procedimiento alternativo para la silvicultura clonal de **Pinus radiata**, asistida mediante marcadores moleculares, observe que no considera pruebas clonales.



Tiempo ganado 4 - 5 años

FIGURA 1
SILVICULTURA CLONAL ASISTIDA MEDIANTE MARCADORES MOLECULARES.

Mapeo de genes

El mapeo de genes es la localización física de los genes o los marcadores asociados con genes que afectan a rasgos importantes. El mapeo de genes puede ayudar a entender los mecanismos fisiológicos básicos de los árboles forestales. Además, la identificación del número de genes que controlan características importantes aportará el conocimiento básico necesario para hacer selección asistida mediante marcadores moleculares e ingeniería genética.

Un sustancial progreso ya ha sido realizado en la descripción de los procesos de control genético de los rasgos de importancia económica. Ya han sido cartografiada algunas regiones del ADN del **Pinus taeda** y ha sido identificado un gen que controla la resistencia a la roya fusiforme (Wilcox, 1995). Se han realizado trabajos tendientes a encontrar otros genes resistentes y a determinar la frecuencia de estos genes en las poblaciones de mejora.

Selección asistida

Muchos rasgos de interés forestal son controlados por varios genes o loci. La selección asistida por marcadores involucra el uso de la tecnología de mapeo genético para asociar genes marcados a QTLs (Quantitative Trait Loci), es decir, a genes que afectan a características importantes. El potencial de la selección asistida por marcadores moleculares radica en el aumento de la eficiencia en la selección dentro de las familias. Probablemente la selección asistida no será útil en la selección entre familias superiores genéticamente, por lo que los ensayos de progenie replicados continuarán siendo requeridos para los programas de mejora de las próximas décadas. Seguramente la selección asistida por marcadores moleculares permitirá la selección de genotipos sobresalientes dentro de familias específicas a través del análisis del ADN en laboratorio. Sin embargo hay diferentes relaciones entre los marcadores y los QTLs para cada familia, por lo que el mejorador necesitará nuevamente establecer ensayos para cada familia para hacer la selección.

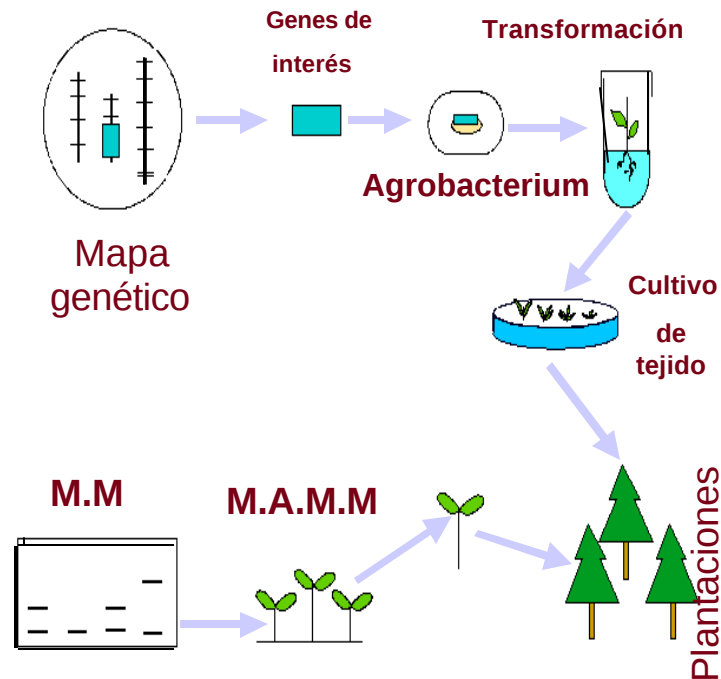
Es probable que se requieran grandes muestras, alrededor de 1000 progenies, para determinar en forma precisa la relación entre los marcadores y los QTLs. Esto hace que hasta ahora su viabilidad económica sea cuestionable.

En estudios realizados con cruzamientos de hermanos completos de **E. grandis x E. urophylla** se han encontrados locus que contribuyen a la caracterización cuantitativa del fenotipo, QTLs (quantitative trait loci). Se han encontrado relaciones de rasgos de propagación vegetativa y rasgos comerciales a la edad de rotación. Los rasgos son habilidad de retoñación, habilidad de enraizamiento y respuesta a la micropropagación. Usando una familia de medios hermanos de **E. grandis** (de un progenitor maternal de cruzamiento de hermanos completos entre **E. grandis x E. urophylla**) se identificaron QTL que controlan los rasgos de crecimiento y de la calidad de la madera, específicamente volumen de madera, densidad de madera, peso seco de la corteza y rendimiento pulpa y de celulosa. Los resultados sugieren la existencia de genes mayores involucrados en la expresión cuantitativa de los rasgos relacionados con la productividad en **Eucalyptus**. La identificación de marcadores estrechamente enlazados a QTL para rasgos de importancia forestal es de un interés obvio para el uso de marcadores para mejoramientos acelerados. No obstante en algunas especies forestales como el **Pinus radiata** las pruebas clonales continúan siendo inevitables, ya que tal como lo indica Kerr y Goddard (1997), la prueba clonal permite una estimación más precisa tanto del componente aditivo y no aditivo que la selección asistida por marcadores, y esta última tiene más limitaciones cuando existe una significativa varianza de dominancia.

Ingeniería genética

La ingeniería genética tiene que ver con la identificación del ADN que codifica para una característica determinada, luego el ADN se copia e inserta dentro del genoma de un árbol individual que no contenía este gen. En algunos países hay una resistencia del público a utilizar plantas transgénicas. En relación a la aceptación del público, la biotecnología forestal tiene una importante ventaja sobre los productos agrícolas, y es que los productos forestales no son alimentos de consumo humano. La desventaja radica en que los árboles forestales normalmente ocupan grandes extensiones de terreno y los árboles son más longevos que los cultivos agrícolas, por lo que aumenta la probabilidad de escape de los organismos transgénicos. La presencia de plantaciones con árboles transgénicos puede ser menos problemática en países donde la silvicultura está basada en especies exóticas y

donde no existe posibilidad de cruzamientos con las especies nativas. Los organismos gubernamentales de distintos países están aumentando las restricciones de las plantas transgénicas para que estas sean estériles antes de permitir su uso comercial.



ESQUEMA DE APLICACIONES DE INGENIERÍA GENÉTICA

Las áreas promisorias para la ingeniería genética son la inserción de pesticidas o genes resistentes a herbicidas en el genoma de los árboles. Un ejemplo de esto es la inserción en eucalipto de un gen resistente al "Roundup". También el plasmidio Ti de **Agrobacterium tumefaciens** ha sido utilizado intensamente para transferir genes a las plantas. En Sudáfrica se ha utilizado **A. tumefaciens** como sistema de transferencia para desarrollar resistencia a insectos en **Eucalyptus** mediante la inserción de genes de quitinasa. También se están iniciando algunos esfuerzos para controlar la polilla del brote en pino. Mediante **A. rhizogenes** se han transferido genes para mejorar el enraizamiento de clones de **Eucalyptus** difíciles de enraizar propagados in vitro. El enraizamiento de varias especies y clones de **Eucalyptus** ha aumentado en un 80% con ciertas cepas de **A. rhizogenes**. Esto es un buen ejemplo de como la biotecnología puede ser usada para mejorar árboles. Por último, la Nippon Paper ha estado trabajando con éxito en cambiar la configuración de la lignina para disminuir los costos de extracción de este componente de la madera en el proceso pulper.

La ingeniería genética es ciertamente una poderosa herramienta que algún día podrá ser usada para realizar importantes cambios en los pinos, aunque existan importantes barreras para su actual implementación. El potencial para los cambios es grande, aunque puede pasar un largo tiempo antes de que esta tecnología haga la diferencia.

REFERENCIAS

- Ahuja, M. y Libby, W. 1993. Clonal Forestry. Genetics and Biotechnology. Springer-Verlag. 277 p.
- Cubbage, F., Abt, R., Dvorak, W. y Pacheco, G. 1996. World Timber Supply and Prospects: Models, Projections, Plantations, and Implications. Central America and Mexico Coniferous Resource /CAMCORE) Annual Meeting. Discussion Working Paper Version. Draft #2. 15 September 1996. 43 p.
- Dvorak, W. y Hodge, G. 1998. Wood supply strategies in countries with fast growing plantations. (for submission). 7 p.
- FAO. 1993. Plan de Acción Forestal para Chile. Santiago, Chile. 82 p.
- FAO. 1994. Anuario de Productos Forestales 1993. Roma.
- FAO, 1995. Forest Resources Assessment 1990: Global synthesis. Forestry Paper 124. Food and Agriculture Organization of United Nations Rome.
- International Monetary Fund, 1998. Chile: Selected Issues. IMF Staff Country report No. 98/26. 158 p.
- Grosse, H. 1988. Renovales de Raulí, Roble, Coigue y Tepa. Espectativas y rendimientos. Revista Ciencia e Investigación Forestal. Volumen 3 N°6. pp. 37-72
- Grosse H. y Cubillos, V. 1991. Antecedentes generales para el manejo de renovales de Raulí, Roble, Coigue y Tepa. Boletín Técnico 127. INFOR- CORFO.
- Hagler, R. 1996. The global wood fiber equation - a new world order? Tappi Journal 79(1):51-54.
- INFOR; CORFO. 1988. Costos Operacionales y de Capital de las Actividades Forestales en Chile 1987. Santiago. Chile. 82 p.
- INFOR. 1990. Disponibilidad de madera de Pino Radiata en Chile, 1990 a 2019. Informe Técnico N 125. Santiago, Chile. 33 p.
- INFOR; CORFO. 1992. El Sector Forestal en Chile, logros y desafíos. Santiago, Chile. 166 p.
- INFOR. 1995. Estadísticas Forestales 1994. Boletín estadístico N 40. Santiago, Chile. 113 p
- INFOR; CORMA; CONAF. 1995. Estadísticas Forestales X Región. Santiago, Chile. 131 p.
- INFOR. 1996. La Industria del Aserrío 1994. Boletín estadístico N 42. Santiago, Chile. 145 p
- INFOR; CONAF. 1998. Exportaciones Forestales Chilenas, Diciembre 1997. Boletín estadístico N 57. Santiago, Chile. 154 p
- INFOR. 1997. Boletín de precios forestales Octubre 1997. Boletín N 50. Santiago, Chile. 33 p.
- Infante, P., Ipinza, R. y Prado, J. 1991. Bases para la mejora genética de las especies del género **Eucalyptus** en Chile. Ciencia e Investigación. Vol. 5, N°1, pp. 71-95.
- Instituto Forestal-Universidad Austral de Chile. 1996. Mejoramiento genético para especies de **Nothofagus** de interés económico. Documento de formulación de proyecto. 91 págs + anexos

Instituto Forestal. 1997. Mejoramiento genético y establecimiento de lenga en las regiones australes XI y XII. Documento de formulación de proyecto. Concepción, 118 p.

Ipinza, R. y Gil, L. 1989. Mejora genética del olmo frente a la grafiosis en España. En: Mejora Genética de Especies Arbóreas Forestales. De. J. A. Pardos. Fundación Conde del valle de Salazar. Madrid, pp. 394-410.

Ipinza, R. 1991. Mejora genética y la resistencia a enfermedades y plagas. Ciencia e Investigación Forestal. 5(2):301-317.

Ipinza, R. y Gutiérrez, B. 1992. Resultados preliminares del enraizamiento de estaquillas de **Eucalyptus globulus** tratadas con altas dosis de ácido indolbutírico. Ciencia e Investigación Forestal. 6(1):61-79.

Ipinza, R., Parra, P., Canala-Echeverría, J., Molina, M., Gutiérrez, B., Salinas, A. y Chung, P. 1992. Programa Nacional de Mejora Genética de las Especies de Eucalipto para Chile. Documento Técnico N°64. Chile Forestal. 8 p.

Ipinza, R., Eaton, L. y Apiolaza, L. 1993. Curso de actualización de cruzamientos controlados con énfasis en eucalipto. Cooperativa de Mejoramiento Genético. UACH, CONAF y EMPRESAS FORESTALES, 111 p.

Ipinza, R., Pérez, E., Apiolaza, L. y Crespell, P. 1993. Décimo Informe Anual. Cooperativa de Mejoramiento Genético. UACH/CONAF y Empresas Forestales. Serie Técnica, Valdivia. Chile. 78 p.

Ipinza, R., García, X., Apiolaza, L., Molina, M., Chung, P. y Parra, P. 1994. Variación juvenil de un ensayo de procedencia y familias de **Eucalyptus globulus** subsp. *globulus* Labill, en la séptima región, Chile. Ecología, N°8, pp. 259-270.

Ipinza, R., White, T. y Apiolaza, L. 1994. Revisión de la estrategia de **Eucalyptus globulus**. Cooperativa de Mejoramiento Genético. UACH, CONAF y Empresas Forestales, Valdivia, Octubre de 1994. 40 p. + anexos.

Ipinza, R., Apiolaza, L., Pérez, E., Crespell, P. y Morales, E. 1994. Informe Anual Undécimo. Cooperativa de Mejoramiento Genético. UACH/CONAF y Empresas Forestales. Serie Técnica, Valdivia. Chile. 82 p.

Ipinza, R., Apiolaza, L., Pérez, E., Morales, E. y Vergara, R. 1995. Duodécimo Informe Anual. Cooperativa de Mejoramiento Genético. UACH/CONAF/Empresas Forestales. Serie Técnica, Valdivia. Chile. 58 p.

Ipinza, R., Apiolaza, L., Morales, E., Pérez, E., Vergara, R. y Alvear, C. 1995. Curso: Aspectos Cuantitativos para el Mejoramiento Genético. Concepción, 24 al 26 de abril de 1995. Cooperativa de Mejoramiento Genético. UACH/CONAF/ EMPRESAS FORESTALES. 188 p.

Ipinza, R. y Apiolaza, L. 1996. Propuesta preliminar para el programa de mejoramiento de **Eucalyptus nitens** en Forestal Angol. Cooperativa de Mejoramiento Genético. UACH, CONAF y EMPRESAS FORESTALES, 14 p.

Ipinza, R., Morales, E., Pérez, E., Vergara, R. y Dungey, H. 1996. Décimo Tercer Informe Anual. Cooperativa de Mejoramiento Genético. UACH/CONAF/EMPRESAS FORESTALES. Serie Técnica, Valdivia. Chile. 49 p.

Ipinza, R. 1997. Uso de la Biotecnología en la Producción Silvícola. En: Conferencia de Planificación. Programa Nacional para el Desarrollo de la Biotecnología Agropecuaria y Forestal en Chile. Chillan, Chile 16-19 de Octubre de 1995. Serie Quilamapu n°77. pp. 149-153.

Ipinza, R. y Emhart, V. 1997. Mejoramiento Genético de Especies de **Nothofagus**. Rentable opción productiva. Chile Forestal. Junio. pp.18-21.

Ipinza, R., Gutiérrez, B. y Emhart, V. 1997. Ganancias Genéticas en el Corto Plazo. Chile Forestal. Agosto. pp. 36-38.

Ipinza, R., Gutiérrez, B. y Molina, M. 1997. Análisis genético univariado de siete ensayos de progenie y procedencia de **Eucalyptus nitens** (Deane & Maiden) Maiden, en Chile. Potencial Genético y Silvícola. En: IUFRO Conference. Modelling Growth of Fast-Grown Tree Species. Proceeding, September 5-7, 1997. Valdivia, Chile. pp. 202-219.

Ipinza, R. 1998. Mejoramiento Genético Forestal. Serie Técnica No. 42. Santafé de Bogotá, Agosto de 1998. Programa CONIF - Miniagricultura. 162 p.

Ipinza, R. Emhart, V., Gutiérrez, B. y Molina, M. 1998. Mejoramiento Genético para Especie de **Nothofagus**: Una Pauta Sencilla. Chile Forestal. pp. 34-37.

Ipinza, R. y Molina, M. 1998. Análisis genético multivariado y catálogos de valores genético de ensayos de progenie y procedencia de **Eucalyptus nitens** (Deane & Maiden) Maiden, en Chile. Ciencia e Investigación Forestal. (en prensa).

Ipinza, R. Y Gutiérrez, B. y Molina, M. 1998. Análisis genético univariado de cuatro ensayos de progenie y procedencia de **Eucalyptus globulus** Labill., en Chile. Potencial Genético y Silvícola. Ciencia e Investigación Forestal. (en prensa).

Jaakko Pöyry Group, 1994. Global fiber resources situations: "The challenges for the 1990's". An overview presentation. Selected slides distributed for the Jaakko Pöyry Group by James McNutt, 560 White Plains Road, Tarrytown, NY, 10591. Mimeo.

Kiekens, J. 1997. Eco-Certificación. Tendencias internacionales e implicaciones forestales y comerciales. Estudio realizado por Environmental Strategies Europe. Noviembre de 1997. 46 p.

Kellison, R. 1997. Production Forestry into the 21st Century. A Word View. En: 24th Biennial Southern Forest Tree Improvement Conference. Orlando, Florida, USA, June 9-12, 1997. Proceeding. pp. 3-10.

Kerr, R. y Goddard, M. 1997. Comparison between the use of MAS and clonal tests in tree breeding programmes. En: IUFRO '97 Genetics of Radiata Pine. Edited by R. D. Burdon and J. M. Moore. NZFRI, Rotorua, New Zealand. pp. 297-303.

Namkoong, G., Kang, H. y Brouard, J. 1988. Tree Breeding: Principles and Strategies. Springer - Verlag. 180 p.

McNutt, J. 1996. The global fiber resource situation: Challenges for the 1990's. En: Proceedings, 1995 Southern Forest Economics Workers Annual Meeting. New Orleans, LA. Published by Wachovia Timberland Management, Atlanta, GA. pp. 1-32.

National Academy of Sciences, 1991. Managing Global Genetic Resources. Forest Trees. National Academy Press. 228 p

Sedjo, R. y Lyon, K. 1996. Timber Supply Model 96: A Global timber supply model with a pulpwood component. Discussion Paper 96-15. Resources for the Future. Washington, D. C.

Syrach Larsen, C. 1956. Genetics in Silviculture. Oliver and Boyd. 224 p.

Weir, R. 1996. The Impact of Genetics on Forest Productivity.
<http://www.forestry.auburn.edu/coops/sfnmc/class/genetic.html>

Wilcox. P. 1995. Use of DNA markers for the genetic dissection of breeding of fusiform rust resistance in loblolly pine. Ph.D. Thesis, North Carolina State University, Raleigh, N.C. 125 p.

World Resources Institute. 1994. World Resources, 1994-1995. Oxford University Press. New York.

PRINCIPIOS BÁSICOS DE GENÉTICA PARA MEJORADORES

Lafayette Eaton Henderson¹

INTRODUCCIÓN

Para realizar una mejora forestal eficaz, es necesario entender como se hereden los genes y las características de los árboles. Por lo tanto, comenzaremos el curso con un repaso de las bases de la herencia, tanto al nivel molecular como en el efecto sobre el organismo mismo. Después de ver un mínimo sobre la genética de las poblaciones, examinaremos en más detalle la genética cuantitativa, puesto que ésta es fundamental para el mejorador.

Para simplificar el proceso, consideraremos solamente los organismos que tienen reproducción sexuada y que son **diploides**, es decir que tienen dos lotes de genes, uno heredado de su padre y el otro de su madre.

BASES MOLECULARES DE LA HERENCIA

El ADN es el material hereditario de todos los organismos superiores, los genes son porciones de una molécula de ADN. Las moléculas de ADN son increíblemente largas, en forma de doble hélice. Cada cadena de la hélice está compuesta por una "columna vertebral" de un tipo de azúcar (desoxiribosa) y fosfato. Conectados a cada azúcar se encuentran cuatro "bases orgánicas", llamadas **adenina, citosina, guanina y timina**, simbolizados con su primera letra: **A, C, G** y **T**. Estas bases son **complementarias** en el ADN, donde se encuentra **T** en una cadena se encuentra **A** en la otra en la misma posición y vice versa, lo mismo para **C** y **G**. Así que, si la secuencia de una cadena comienza con **TAGGC**, seguro que la otra cadena comienza con **ATCCG**, y las dos cadenas de la molécula son complementarias. Cuando el ADN se replica, se abre la hélice, y cada cadena sirve como molde para formar su complemento. El resultado es dos hélices, cada una igual a la "madre" de ambos.

¹ Ph.D en Biología de Poblaciones. Depto. de Ciencias Ecológicas. Universidad de Chile. Casilla # 653, Santiago, Chile
e-mail leaton@codon.ciencias.uchile.cl

El **código genético** es la secuencia de las bases en las cadenas del ADN. El código está organizado en grupos de tres bases, llamados **tripletes**, lo que permite 64 posibles combinaciones o "palabras", ya que cada una de las cuatro bases puede ir en cualquiera de las tres posiciones del triplete. Es interesante notar que los genes componen solamente una parte del ADN, hay muchas secuencias de bases "sin sentido" en las cadenas.

El código es leído y así utilizado, mediante dos procesos llamados **transcripción** y **traducción**. La transcripción consiste en una "cuasi" copia de parte de una de las cadenas de una molécula del ADN. Un triplete específico determina el punto de comienzo de la copia, y hay dos otros que señalizan el término. Esta "cuasi" copia es una molécula llamada **ARN mensajero**, o m-ARN, que estructuralmente se parece a una cadena de ADN. El azúcar es ribosa, la "columna vertebral" está compuesta por ribosa y fosfato, y tiene cuatro "bases orgánicas", **A, G, C, y U** (uracilo), que hace el papel del **T** del ADN. Si la cadena del ADN comienza con **ATCGA**, la del m-RNA será **UAGCU**.

El m-RNA, después de ser **procesado** (ver más abajo), es **traducido** a una secuencia de aminoácidos. Los restantes 61 tripletes (ya hemos hablado de tres), codifican para los 20 aminoácidos que componen las proteínas. Así, el código es **redundante** en la mayoría de los casos, más de un triplete "significa" un mismo aminoácido.

Hace pocos años, se descubrió que no es exactamente un gen que se transcribe. Usualmente, el trozo de ADN contiene **intrones**, que corresponden a la secuencia del gen propiamente tal, y **exones**, secuencias "extras" metidas entremedio. El procesamiento del m-ARN consiste principalmente en remover los exones e unir los intrones, es decir construir el gen que será traducido.

En resumen, el ADN es como una biblioteca de libros con instrucciones para construir proteínas. El mecanismo celular ocupa esta biblioteca, en efecto copiando un libro, editándolo, y utilizando la información codificada en los tripletes, para producir una proteína con una secuencia precisa de aminoácidos. De esta forma, los productos de los genes son las proteínas, tanto las estructurales como las enzimas.

La suma de todos los genes que tiene un organismo es su **genotipo**. El genotipo determina un organismo potencial, no obstante, el organismo se produce debido a todo el proceso de desarrollo y crecimiento, es decir la **expresión** de los efectos de los genes. El resultado final es el **fenotipo**, el organismo observado. Es importante destacar que es la interacción del genotipo con el ambiente en que el organismo se desarrolla, que produce el fenotipo. Dos árboles idénticos genéticamente (dos rametos de un clon), que crecen en diferentes ambientes, pueden producir fenotipos diferentes.

Aunque el código para un gen ocupa un cierto espacio en una molécula de ADN, este espacio es tan pequeño comparado con el largo de la molécula que, para los propósitos de estudiar la herencia, podemos tratar un gen como si fuese un punto o **locus** en el ADN.

LA HERENCIA DE LOS GENES

Gregorio Mendel dedujo las leyes básicas de la herencia hace más de 130 años, sin tener idea de lo que es el código genético ni menos del ADN. Mendel identificó sus "factores" por los efectos visibles que producían en sus guisantes, es decir por sus fenotipos. Lo que Mendel ocupó eran dos diferentes fenotipos o estados de un mismo carácter, como son plantas altas o enanas, semillas rugosas o lisas, etc. Mendel efectuó cruzamientos controlados entre plantas con diferentes estados de caracteres, y analizó la **segregación** de los diferentes estados en los hijos producidos.

Como ejemplo, cuando cruzó una planta alta con una enana (P_1), todos los hijos (F_1) resultaron altas. Al dejar los hijos autofertilizarse, los hijos de ellos (F_2) resultaron ser tanto altas como enanas, en una proporción de tres altas: una enana (cuadro 1). Por lo tanto, concluyó que alta es **dominante** sobre enana, que es **recesivo**.

CUADRO 1
CRUZAMIENTOS MENDELIANOS

P_1	Alta	TT	X	tt	enana
F_1	todos	Tt		altas	(alta es dominante sobre enana)
F_2	$\frac{1}{4}$ TT	$\frac{1}{2}$ Tt		(altas)	tt (enana)

Mendel obtuvo este mismo patrón de segregación 3:1 para los siete caracteres que estudió. Con estos resultados, Mendel dedujo: que las diferencias observadas en cada carácter se debía a un sólo "factor" en cada caso; y que individuo debe tener dos copias de cada "factor"; y que pasaba una de estas copias a cada hijo. La primera ley de Mendel afirma que los "factores" segregan (en los padres) y se **recombinan** en los hijos.

También Mendel realizó cruzamientos entre líneas que presentaban diferentes estados en dos caracteres, y demostró que segregaban en forma independiente. La segunda ley de Mendel afirma que diferentes caracteres o factores segregan o recombinan en forma independiente. Hoy en día, sabemos que esto no es siempre cierto. Dos genes que se encuentran físicamente cercanos en una misma molécula de ADN o **cromosoma**, se encuentran **ligados** y tienden a heredarse juntos los de una misma cadena.

LA ACCIÓN DE LOS GENES

Para entender fenómenos como la dominancia, tenemos que comprender la forma en que actúan los genes. Recordando que los organismos diploides tienen dos copias de cada gen, estos pueden ser idénticos o no. Estas dos copias son llamados **alelos**. Si un individuo tiene sus dos alelos iguales, es **homocigoto** para este gen, mientras si son diferentes, es **heterocigoto**. Los homocigotos producen un sólo producto, mientras los heterocigotos producen dos proteínas diferentes. Dependiendo del efecto que tienen estas proteínas en el desarrollo del organismo, pueden producir fenotipos diferentes.

La gran mayoría de los genes codifican para **enzimas**. Una enzima es una catalista orgánica, es decir que facilita reacciones químicas sin perder su identidad. Generalmente una enzima cataliza un cambio específico, por ejemplo, la glucosa-6-fosfatasa agrega un fosfato en el carbón número 6 de la glucosa. Todo el metabolismo celular funciona en base a enzimas, que "dirigen" la síntesis de todos los otros componentes orgánicos, la fotosíntesis, la replicación del ADN y los ARN, la multiplicación celular, etc. También hay genes **reguladores** que determinan cuales genes serán transcritas en esta célula. Esto es lo que permite la **diferenciación** de diferentes tejidos y el crecimiento ordenado.

Volviendo a los caracteres de Mendel, ¿Cómo podemos entender la dominancia de plantas altas sobre plantas enanas? La enzima que produce el alelo T (cuadro 1) resulta en el desarrollo normal, mientras la que produce el alelo t tiene otra secuencia de aminoácidos, su estructura no es adecuada para catalizar el cambio que produce el alelo T, y por lo tanto no permite el crecimiento normal. Un heterocigoto tiene un alelo T, y la enzima que éste produce es suficiente para que la planta crezca normalmente. Por ende, solamente los individuos tt, homocigotos para el alelo t, no crecen normalmente y los reconocemos como enanas.

No siempre se da el fenómeno de dominancia, en muchos casos el heterocigoto produce un fenotipo intermedio. Un ejemplo clásico es un gen que determina el color de flores en las rosas. Los homocigotos para un alelo son rojas, los homocigotos para el otro alelo son blancas, pero el heterocigoto es rosada, con un fenotipo intermedio entre los de los homocigotos. Los efectos de estos genes son **aditivos**.

El asunto puede complicarse todavía más, porque generalmente más de un gen controla la expresión de un carácter. ¿Qué pasa cuando dos o más de estos genes tienen dos alelos? Existen varias posibilidades para la **interacción** de los genes. El fenómeno más importante del punto de vista del mejorador es la **epistasia**, la interacción de dos o más genes en conjunto que produce un fenotipo que no puede predecirse por los efectos de los genes por separado.

LOS GENES EN LAS POBLACIONES

Necesitamos algunos términos y conceptos para poder hablar de los genes en las poblaciones. Una **población mendeliana** es un conjunto de individuos, cuya reproducción es por cruzamientos entre sus miembros. El **acervo genético** (gene pool) es el conjunto de genes de una población mendeliana. En una población natural los individuos nacen y mueren, pero el acervo genético permanece relativamente constante en el tiempo.

Los genes "interesantes" para genetistas y mejoradores son aquellos que tienen más de un alelo en un acervo genético, porque tienen la potencial de producir diferentes fenotipos. Estos son los genes **polimórficos**. La **frecuencia** de un alelo es la proporción de este alelo en un acervo genético. Y la **Genética de Poblaciones** es la disciplina que estudia las propiedades de los genes polimórficos en las poblaciones (mendelianas).

LA LEY DE HARDY-WEINBERG

Esta "ley" es semejante a las leyes de física, en el sentido que predice lo que debe ocurrir en condiciones irreales, pero sirve para comparar con condiciones reales. Requerimos dos conceptos adicionales. La **panmixia**, significa que cada individuo de una población tiene igual probabilidad de cruzarse con cualquier miembro de la población. Una población **idealizada** es una población mendeliana de tamaño infinito, con panmixia, supervivencia aleatoria de los cigotos, y sin influencias "externas" como la migración o la mutación.

Con estas definiciones, la ley de Hardy-Weinberg dice que, en una población idealizada (de organismos diploides con generaciones discretas, para genes autosómicas con dos alelos), las frecuencias de los alelos determinan las frecuencias de los genotipos, por la "ley del binomio".

El **equilibrio** de Hardy-Weinberg afirma que, en las mismas condiciones de la ley, las frecuencias de los genotipos a su vez determinan las frecuencias de los alelos y, por lo tanto, las frecuencias no cambian de una generación a otra. Además, si una población tiene frecuencias genotípicas que no están equilibrio, con la panmixia el equilibrio de las frecuencias de genotipos se establece en una generación, determinado únicamente por las frecuencias de los alelos.

Obviamente ninguna población natural se acerca a las condiciones de una población idealizada, ¿así que no deberíamos esperar nunca que la ley de Hardy-Weinberg se cumpla? Como la ley dice "determina", no se cumple. No obstante, en muchas circunstancias podemos esperar que las proporciones observadas de genotipos se aproximen a lo que la ley predice. Las diferencias entre las proporciones de genotipos observados y esperados permiten deducir en parte, los

fenómenos que afectan la reproducción de individuos en las poblaciones naturales. Una de las razones que los genetistas ocupan marcadores moleculares (enzimas o ADN) es que para estos **marcadores** genéticos, usualmente se puede suponer que no están sujetos a la selección natural, lo que permite enfocarse en los otros factores.

No vamos a considerar la selección natural, el flujo genético entre las poblaciones, ni muchos otros fenómenos interesantes de la genética de poblaciones, para poder enfocarnos en los áreas de más importancia para el mejorador. El mejoramiento genético ocupa poblaciones artificiales, creados al juntar los individuos seleccionados de diferentes poblaciones naturales. Las poblaciones artificiales obedecen diferentes reglas que las naturales, debido tanto a su origen como al control de cruzamientos y la selección de hijos que pueda realizar el mejorador. No obstante, hay un fenómeno que afecta tanto poblaciones naturales como artificiales, que es consecuencia del cruzamiento entre parientes.

LA ENDOGAMIA

Las poblaciones reales son finitas, y las artificiales son usualmente pequeñas. Esto trae como consecuencia, que por lo menos una parte de los hijos que produce serán resultado de cruzamientos entre parientes. Esto puede traer importantes consecuencias para la especie, y también para aquellos que intentan mejorarla.

Dos individuos son **emparentados** si tienen uno o más antepasados en común. Un individuo es **consanguíneo** si sus padres son emparentados. La consanguinidad es prácticamente sinónimo de la **endogamia**. La importancia que tiene la endogamia o la consanguinidad radica, en que produce individuos homocigotos cuyos alelos son **idénticos por descendencia (IPD)**. Si un alelo es poco frecuente en una población, serán aún menos frecuentes los homocigotos para este alelo, al menos que existe la endogamia. Por ejemplo, un estudio en Dinamarca estimó que 15% de los albinos en el país eran individuos consanguíneos.

Del punto de vista del mejorador, un homocigoto puede ser deseado o no deseado, dependiendo del efecto que tiene sobre el fenotipo. El problema con la endogamia es que hace IPD a una proporción de todos los genes del individuo, y mientras mas emparentados sus padres, mayor será la proporción de genes IPD en el individuo. Está proporción recibe el símbolo F , y es el grado de endogamia del individuo. Si los individuos de una población tienen un promedio de endogamia de F , entonces las proporciones de los genotipos (esperados) para un gen con dos alelos se encuentran en el cuadro 2.

CUADRO 2

FRECUENCIAS DE GENOTIPOS EN UNA POBLACIÓN CON ENDOGAMIA

Genotipo	Frecuencia
A_1A_1	$p^2 + pqF$
A_1A_2	$2pq(1-F)$
A_2A_2	$q^2 + pqF$

Así se aprecia que el efecto de la endogamia es de aumentar las proporciones de homocigotos en desmedro de los heterocigotos. Y esto ocurre para todos los genes polimórficos. Es interesante anotar que la endogamia en sí no cambia la frecuencia de los alelos, sino las proporciones de los genotipos.

La **depresión por endogamia** es un fenómeno observado tanto por genetistas como por mejoradores, en muchas especies los individuos con demasiado endogamia no son vigorosos para crecer, mueren más, tienen menos fertilidad, y otras dificultades. Este fenómeno no suele ocurrir en especies que se autofertilizan, pero si en las de fertilización cruzada como son la mayoría de las especies forestales.

El mejorador debe tener presente siempre que, a partir de la segunda generación en un huerto semillero se puede producir la endogamia. Debe tomar medidas para minimizar su ocurrencia, como el diseño de las huertos de polinización abierta. La excepción será los programas de selección familiar, donde la endogamia es utilizada en forma controlada.

LA GENÉTICA Y EL MEJORAMIENTO GENÉTICO

¿En qué consiste el mejoramiento genético? En breves palabras, en modificar especies para nuestros fines. Nuestros antepasados comenzaron a practicar el mejoramiento hace muchos siglos, **domesticando** animales, cereales, árboles frutales y otros, que eran diferentes de sus parientes silvestres, y cuyas diferencias eran útiles para los seres humanos.

Lo hicieron de una forma muy sencilla, seleccionaron aquellos individuos que más les gustaba para criar juntos. Y muchas veces criarse juntos significaba cruzarse entre sí. Al repetir este proceso durante algunas generaciones, terminaron con una línea o cepa "mejorada". No era necesario entender la base genética de los caracteres para modificarlas, bastaba juntar aquellos individuos que le gustaba. Pero cabe notar que no siempre lograron sus objetivos, y que les tomaba bastante tiempo.

Para lograr un mejoramiento eficiente, fue necesario establecer una base científica que permitiera predecir los resultados de un programa de selección. Puesto que

la variación en los caracteres generalmente tiene un componente heredado, esta base tenía que ser genético.

¿QUE ES LO QUE SE MEJORA?: LOS CARACTERES

Lo primero que hay que hacer para mejorar una especie, es decidir cuales cambios se quiere producir. En el caso de árboles forestales, los cambios incluyen mayor volumen, mejor rectitud, menor copa, ramas más pequeñas, resistencia a plagas y otros. Como generalmente no es posible mejorar muchas características simultáneamente, es necesario elegir las más importantes. La decisión probablemente favorecerá aquellos caracteres que significan mayor aumento en los ingresos.

Los caracteres elegidos para mejorar deben ser posibles de cuantificar. Tanto para seleccionar los individuos deseados, como para determinar la herencia de los caracteres, es necesario poder **medir** los caracteres en cada individuo.

También es necesario que la variación entre los individuos tenga un componente genético. Si la variación se debe solamente a efectos del medio ambiente, ¡lo único que se podría mejorar sería el lugar de la plantación! Por suerte, prácticamente todos los caracteres utilizados por mejoradores han resultado tener un componente genético que permitió tener éxito en sus programas.

LA HERENCIA DE LOS CARACTERES

Con muy pocas excepciones, los caracteres de interés para los mejoradores son controlados por muchos genes, cada uno contribuyendo un pequeño efecto al valor que tiene un individuo. No se pueden estudiar estos genes individualmente, pues sus efectos son demasiado pequeños para detectar. Además, los fenotipos son afectados por el ambiente en que crecen los genotipos. Por ende, fue necesario desarrollar una teoría que explica y predice sus efectos en conjunto. El resultado es lo que llamamos la genética cuantitativa.

LA GENÉTICA CUANTITATIVA

La genética cuantitativa es el estudio de caracteres controlados por muchos genes. La única información que se puede obtener de un individuo para un carácter "cuantitativo" o "métrico", es su valor, un número. Este valor es el **fenotipo** del individuo, resultado de la interacción de su genotipo con el ambiente en que creció.

El carácter que se estudia puede ser cualquier rasgo de un individuo, con la condición que se puede cuantificar el valor de cada árbol. No obstante, para los

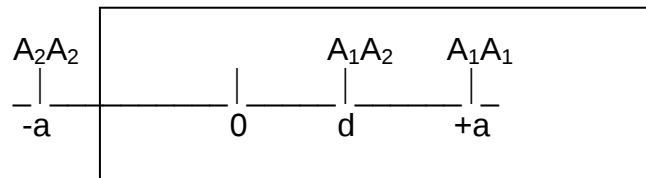
propósitos del mejoramiento se requiere medir numerosos individuos, lo que limita los caracteres a aquellos que sean fáciles (o por lo menos rápidos) para medir.

El objetivo práctico de la genética cuantitativa es de predecir el resultado de un método de mejoramiento. Para lograr este objetivo, se requiere un modelo genético de la herencia de los caracteres cuantitativos. A continuación veremos el modelo formal de la genética cuantitativa, que toma en cuenta principalmente efectos **aditivos** y de **dominancia**. El desarrollo es abstracto y denso, pero es la base teórica con que funciona el mejoramiento genético.

Cabe destacar que todos los efectos que se van a deducir dependen de las frecuencias de los alelos en la población. Por lo tanto, los valores que se pueden estimar **corresponden solamente a esta población**, ya que cualquiera otra población tendrá diferentes frecuencias de los genes que controlan el carácter de interés.

Consideramos dos alelos para cada gen variable, y que cada genotipo contribuye una cantidad determinada al valor del carácter. La magnitud del efecto aditivo es **a**, y del efecto de dominancia, **d**. Ocuparemos una escala arbitraria, centrada en 0, para deducir los efectos de los genotipos (cuadro 3).

CUADRO 3
ESCALA ARBITRARIA DE EFECTOS DE GENOTIPOS



Suponiendo que el gen se encuentra en equilibrio de Hardy-Weinberg en esta población, podemos calcular el promedio de sus efectos (cuadro 4).

CUADRO 4
PROMEDIO DE VALORES EN LA POBLACION

Genotipo	frecuencia	valor	frecuencia * valor
A_1A_1	p^2	$+a$	p^2a
A_1A_2	$2pq$	d	$2pqd$
A_2A_2	q^2	$-a$	$-q^2a$
Promedio = $M = a(p^2 - q^2) + 2pqd = a(p - q) + 2pqd$			

Si no hay epistasia entre los loci que controlan el gen, se puede promediar los efectos de todos los genes que afectan el valor del carácter:

$$\bar{M} = \sum a_i (p_i - q_i) + 2 \sum d_i p_i q_i$$

$\bar{M}$ es el promedio de la población para el carácter.

Ahora vienen dos conceptos extraños. El primero es el efecto promedio de un alelo, si el otro alelo del genotipo "viene al azar" (cuadro 5).

**CUADRO 5
EFECTO PROMEDIO DE UN ALELO**

Tipo de gameto	Frecuencia de genotipos producidos y sus valores A1A1 A1A2 A2A2 a d -a			Valor promedio de los genotipos producidos	Efecto promedio
A1	p	q		pa + qd	$q(a + d(q-p)) = \alpha_1$
A2		p	q	-qa + pd	$-p(a + d(q-p)) = \alpha_2$

El otro concepto es el efecto promedio de **substituir** alelo A₂ por A₁ en un individuo, imaginando que fuese posible de hacer (cuadro 6).

**CUADRO 6
EFECTO PROMEDIO DE SUBSTITUIR UN ALELO POR OTRO**

Genotipo original	Nuevo Genotipo	Valor Original	Nuevo valor	Frecuencia
A1A2	A1A2	d	a	p
A2A2	A1A2	-a	d	q

$$\text{Cambio promedio} = p(a-d) + q(d+a) = a(p+q) + d(q-p) = a + d(q-p) = \alpha$$

$$\text{Tenemos que } \alpha = \alpha_1 - \alpha_2, \quad \alpha_1 = q\alpha, \quad \alpha_2 = -p\alpha$$

Valor del Cruzamiento = VC. ¡Por fin, un concepto que parece tener algún significado real! El VC es el "valor" de un individuo, juzgado por el valor promedio de su progenie. Si se cruza un individuo con un número de otros elegidos al azar de la población, el VC es dos veces la diferencia entre el promedio de estos hijos y el promedio de la población.

$$VC = 2 (\bar{M}_1 - \bar{M})$$

Definido en términos de efectos promedios, el valor de cruzamiento de un individuo es igual a la suma de los efectos promedios de los genes que lleva,

sumando por los dos alelos en cada locus y por los loci que afectan el carácter. Los valores correspondientes para un locus se encuentran en el cuadro 7.

CUADRO 7
VALOR DEL CRUZAMIENTO

Genotipo	Valor de cruzamiento
$2\alpha_1 = 2\alpha q$	A1A1
$\alpha_1 + \alpha_2 = (q-p)\alpha$	A1A2
$2\alpha_2 = -2p\alpha$	A2A2

La desviación de dominancia es la diferencia entre el valor genotípico (VG) y el valor del cruzamiento (VC). Un individuo A₁A₁ tiene valor genotípico $\underline{a}$. Expresado como desviación del promedio de la población,

$$VG = a - M = a - [a(p-q) + 2dpq] = 2q(a - pd)$$

$$\text{pero, puesto que } a = \alpha - d(q-p), \quad VG = 2q(\alpha - qd)$$

$$\text{y finalmente, } D = VG - VC = 2q(\alpha - qd) - 2q\alpha = -2q^2d$$

Interacciones

Contando con los valores genotípicos para las 6 combinaciones con dos loci, y con sus frecuencias en una población, se puede deducir, por metodología similar a lo anterior, las desviaciones debidas a los varios tipos de interacción o epistasis. Como esto generalmente no es el caso, se espera que las interacciones no sean importantes. Cabe notar, sin embargo, que a la medida que un programa de selección reduzca la variación aditiva, la epistasis cobrará más importancia en los valores del carácter.

Ambiente

Para estimar el efecto del ambiente, es necesario contar con clones, que crecen en diferentes condiciones. Se ha efectuado esta estimación para algunas especies (para ciertos caracteres), pero cabe notar que los valores dependen de los ambientes utilizados. Los programas de mejora de cereales, pollos, y algunos otros tratan de que los ambientes sean lo más homogéneos posibles, para reducir esta fuente de variación. En el caso de los árboles forestales los ambientes son heterogéneos por naturaleza, lo mejor que se puede hacer es probar los árboles mejorados en varios ambientes.

Otra limitante del modelo cuantitativo es que es válido solamente para el ambiente en que crece la población de estudio. Para proyectar sus resultados a otros

ambientes, es necesario suponer que no existe una interacción genotipo X ambiente, y esto no es necesariamente así.

Varianza y covarianza.

Recordemos que se observan los valores fenotípicos de los individuos. Como no se puede medir las magnitudes de los diferentes factores que producen estos fenotipos, hay que trabajar con las **variabilidades** observadas, las varianzas de grupos y las covarianzas entre parientes.

Si se conoce el grado de parentesco de grupos de individuos, es posible estimar algunos de los componentes genéticos de la variabilidad.

Covarianza entre parientes

Considera dos individuos emparentados. Llamamos P la probabilidad que el alelo paterno en uno de ellos sea idéntico (IPD) a un alelo en el otro, y Q la probabilidad que el alelo materno en uno sea IPD a un alelo en el otro. Aquí P y Q no suman a uno. Entonces, se pueden expresar los efectos genéticos aditivos AD como:

$$AD = \frac{P + Q}{2}$$

y los efectos de dominancia DOM como: $DOM = P \times Q$

Esto permite calcular directamente los coeficientes de covarianza esperados para diferentes grados de parentesco. Por ejemplo, para medios hermanos,

$$AD = \frac{\frac{1}{2} + 0}{2} = \frac{1}{4} \quad DOM = \frac{1}{2} \times 0 = 0$$

$$\text{Para hermanos completos, } AD = \frac{\frac{1}{2} + \frac{1}{2}}{2} = \frac{1}{2}, \quad DOM = \frac{1}{2} \times \frac{1}{2} = \frac{1}{4}$$

$$\text{Para padre y madre, y un hijo, } AD = \frac{1 + 0}{2} = \frac{1}{2}, \quad DOM = 1 \times 0 = 0$$

Heredabilidad

La varianza aditiva es la que responde a la selección artificial en masa, por lo que es importante que el carácter a seleccionar tenga variabilidad aditiva. La **heredabilidad** es la proporción de la varianza fenotípica que se debe a la varianza genética aditiva. Es muy importante estimar la heredabilidad de los caracteres a seleccionar, para proyectar sus posibilidades de mejoramiento.

La manera más sencilla de estimar la heredabilidad es a través de una regresión madre-hija. Como se indicó anteriormente, la covarianza esperada estima la mitad de la varianza aditiva.

CONCLUSIONES

Si el carácter que nos interesa mejorar tiene bastante variación genética en la población que se construye y buena heredabilidad, responderá a la selección artificial y será mejorado. Al seleccionar los "mejores" individuos, se estará cambiando las frecuencias alélicas de los genes que afectan el carácter, eventualmente haciendo monomórficos a varios de ellos. El resultado será individuos menos variables, es decir un producto más homogéneo. Si esto no trae consecuencias indeseadas (como, por ejemplo, susceptibilidad a plagas o heladas), los árboles mejorados tendrán bastante más rendimiento que sus progenitores originales.

El éxito en el mejoramiento depende de conocer por lo menos parcialmente herencia de los caracteres, y en el uso adecuado de esta información.

LA VARIABILIDAD POBLACIONAL

Rodrigo Vergara Lagos¹

INTRODUCCIÓN

En cualquier población de individuos en las que se incluyen los bosques, es posible reconocer la existencia de variabilidad. Hay una variación muy evidente de las características fenotípicas entre distintas especies, y variaciones más sutiles dentro de una misma especie (Balocchi y Delmastro, 1993), aún creciendo en un mismo sitio.

Así es posible ver a distintos grupos de especies ocupando un mismo sitio, tan disímiles entre sí como helechos, coníferas y latifoliadas, o bien especies con ancestros comunes más cercanos como los representantes de un orden o familia botánica o especies del mismo género con diferencias fenotípicas absolutamente evidentes, como las existentes entre **Nothofagus dombeyi** y **Nothofagus obliqua**.

Dentro de la misma especie, también es posible identificar niveles de variación importantes, como en el caso de **Nothofagus antartica** en el que se describen tres morfotipos definidos por distintos hábitats (Ramírez et al., 1985), o las variaciones identificadas para **Drimys winteri** también asociadas a hábitats distintos (Hernández et al., 1996; Millanao, 1984).

Pero dentro de una misma población, pequeña o grande, asociada a factores edafoclimáticos homogéneos, aún es posible encontrar variación, incluso dentro de familias de medios hermanos, de hermanos completos e incluso entre individuos con la misma constitución genética (clones).

Esta variación es causada por las diferencias medioambientales en un mismo sitio, y por la constitución genética individual. A ambientes exactamente iguales, pequeñas diferencias genéticas pueden producir cambios observables entre individuos, y a una constitución genética idéntica, pequeñas diferencias de micrositio producen variación.

La variación observable tiene gran importancia para la silvicultura, ya que cualquiera que sean sus causas, éstas pueden ser manejadas modificando el ambiente en que se desarrollan los individuos, la constitución genética de éstos, o una combinación de ambas (Balocchi y Delmastro, 1993).

De aquí radica la importancia de determinar la cantidad, distribución, causas y naturaleza de la variación existente en una especie de interés forestal al momento de iniciar su domesticación o promover su conservación (Zobel y Talbert, 1988; Delmastro, 1977; Donoso, 1993).

LAS CAUSAS DE LA VARIACIÓN

Como es posible observar en el capítulo introductorio, existen básicamente dos causas por las que individuos, tales como los árboles forestales, presentan variaciones entre ellos y dentro de ellos mismos. Una de las causas de la variabilidad, son las distintas condiciones medioambientales a las que estos individuos están expuestos, y la otra gran causa, es la constitución genética individual (Balocchi y Delmastro, 1993)

¹ Ingeniero Forestal. Instituto de Silvicultura, Universidad Austral de Chile, Casilla # 567, Valdivia, Chile.
e-mail: rvergara@valdivia.uca.uach.cl

Tanto Zobel y Talbert (1988) como Donoso (1993), incluyen expresamente un tercer factor causal de variabilidad dentro de las especies, el cual es la interacción que se produce entre el genotipo o constitución genética de los árboles y los ambientes en los cuales ellos crecen.

Por último Ipinza (1997) agrega a lo anterior la variable tiempo como fuente de variación importante, representada por la edad de los árboles al momento de ser estudiados.

A simple vista no se puede separar entre los factores medioambiental y genético, pero se sabe que en términos generales, el fenotipo (lo que se observa en un individuo) es la suma de las influencias del genotipo, del ambiente, de la interacción entre el genotipo y el ambiente y de la edad:

FENOTIPO = GENOTIPO + AMBIENTE + INTERACCIÓN GENOTIPO X AMBIENTE + EDAD

Plasticidad y Variación genética

Cuando se habla de caracteres adaptativos en grupos de individuos, las causas de la variación en definitiva, dependen casi exclusivamente del medioambiente, el cual puede tener una acción directa que implica cambios en una sola generación, o bien una influencia en los procesos de selección natural, modificando las frecuencias de genes mediante la competencia entre los individuos, lo que implica cambios heredables.

La acción directa del medioambiente puede inducir a que un fenotipo no logre crecer en un sitio determinado, o bien que dicho fenotipo tenga la capacidad de cambiar su forma o fisiología para sobrevivir, aumentando la variabilidad observable en la especie, sin que esto implique cambio genético. En este caso se habla de plasticidad fenotípica (Donoso, 1993).

Por el contrario, si el mismo efecto ambiental produce una presión de selección dentro de los individuos de una especie menos plástica en una población, esta presión va a inducir a que dicha población sufra un cambio direccional y se diferencie genéticamente de otras poblaciones de la misma especie creciendo en ambientes diferentes, generando distintos ecotipos o razas geográficas.

Habitualmente, especies que se distribuyen en áreas bajo distintos ambientes, evidencian diferencias fenotípicas causadas directamente por dicho ambiente y además diferencias genéticas generadas a partir de una adaptación a esos mismos cambios ambientales mediante la selección natural (Balocchi y Delmastro, 1993)

Mediante estudios en distintas especies, se ha podido establecer que hay características que son menos influenciadas por el medioambiente directo, y por lo tanto tienen un mayor control genético y poca plasticidad. Dentro de éstas, las que en general tienen una menor vulnerabilidad, son las características relacionadas con el sistema reproductivo (morfología de frutos, flores y polen, capacidad germinativa y mecanismos de polinización), y otras relacionadas con las características físicas de la madera (densidad y largo de fibra).

Categorías de Variación

Según Zobel y Talbert (1988) es posible diferenciar la variación que presenta una especie forestal determinada, en distintas categorías, ellas son:

- Variación geográfica o de procedencias
- Variación entre sitios dentro de procedencias
- Entre rodales dentro de sitios

- Entre árboles individuales dentro de rodales, y
- Dentro de un mismo árbol

Las diferencias entre procedencias normalmente son grandes, están relacionadas con caracteres adaptativos y en general poseen bastante control genético. En adaptabilidad, esta categoría de variación es la más importante.

Dentro de una procedencia, existen distintos sitios, y en algunos casos, las diferencias fenotípicas de los árboles relacionadas con los sitios, son bastante marcadas, sin embargo en general son expresiones de plasticidad.

Aún puede existir dentro de un sitio determinado, variación entre distintos rodales, pero por lo general esas variaciones son pequeñas y tienen muy poca importancia.

El caso de la variación entre árboles creciendo dentro de un mismo rodal, es mucho más notorio. La alta variabilidad entre individuos se relaciona principalmente con características que los genetistas aprecian, tales como rectitud, densidad de la madera, largo de fibras, crecimiento, forma de las ramas y resistencia a enfermedades, y su control genético es relativamente alto.

Por ejemplo, la estructura de la variación de la densidad de la madera en las plantaciones de **Pinus radiata** a lo largo de Chile (entre los 33° y 40,5° de latitud sur) muestra una clara preponderancia de la variabilidad entre individuos, sobre la variabilidad entre rodales o procedencias (Balocchi y Delmastro, 1993)

También existen variaciones dentro de un mismo árbol, entre las que se destacan la densidad de la madera y el tamaño de las hojas. Estas variaciones son causadas generalmente por el ambiente, pero son muy importantes de tener en cuenta al momento de establecer muestreos de variabilidad.

En resumen, alrededor del 90% de la variación en bosques naturales, se debe a variación entre distintas procedencias (nivel geográfico) y entre individuos de un mismo rodal. (Zobel y Talbert, 1988)

FUERZAS QUE AFECTAN LA VARIACIÓN GENÉTICA

Toda la variabilidad que es posible observar en rodales naturales e incluso en plantaciones, proviene de alguna de estas fuerzas, algunas de las cuales actúan para aumentar la variabilidad y otras para disminuirla, generando un equilibrio dinámico que hace posible el mantenimiento y funcionamiento de los ecosistemas.

La variabilidad se debe a cuatro grandes fuerzas, la mutación y el flujo de genes que aumentan la variabilidad, y la deriva genética y selección natural que la disminuyen.

Mutación

Las mutaciones son cambios heredables a nivel de gen y son la fuente última y el origen de toda la variación existente (Zobel y Talbert, 1988). Las mutaciones ocurren mediante cambios estructurales bruscos de las moléculas de ADN, los cuales son al azar y pueden ser producto de una acción física o química del medio.

De hecho, todo polimorfismo observado en especies animales y vegetales tiene su origen en las mutaciones.

La menor mutación posible es el reemplazo de un nucleótido por otro en la cadena de ADN, pero otras mutaciones pueden involucrar varios nucleótidos, o ser aberraciones mayores tales como las translocaciones, inversiones, deficiencias y duplicaciones de segmentos de ADN.

Las mutaciones ocurren con bastante frecuencia en células de cualquier punto de un organismo, y aunque se sabe que a medida que los organismos tienen mayor cantidad de genes y sus poblaciones son más grandes, la probabilidad de mutación es mayor, estimar una tasa de mutación para una población dada es muy difícil.

La mayoría de las mutaciones son deletéreas, es decir producen una afuncionalidad que impide al organismo desarrollarse, sobre todo cuando son grandes mutaciones. Otro gran porcentaje son recesivas (sólo pueden expresarse en homocigosis) o neutrales (aunque aparezcan en forma homocigota no influyen en el fenotipo) y en un porcentaje muy pequeño pueden llegar a producir alteraciones funcionales positivas que se fijen y prosperen en la población.

Aún así, muchas mutaciones pequeñas y neutrales se van acumulando, y es posible que posteriormente, la suma de ellas genere un cambio adaptativo importante.

Flujo de Genes

El flujo de genes se puede producir mediante la migración de alelos entre poblaciones relacionadas, debido al movimiento de polen o semillas, o bien a través de transferencia de genes por medio de la introgresión. Siempre el flujo es positivo, es decir enriquece la variabilidad de la población.

Migración

La inclusión de nuevos genes mediante la llegada de individuos o genes foráneos (inmigración) depende principalmente del sistema de cruzamiento existente dentro de una especie. El tipo de diseminación de la semilla y de polinización son la clave de un nivel de migración alto. Es así como por ejemplo, en el complejo de variación de **Nothofagus obliqua**, donde existe una variación marcadamente clinal (Donoso, 1979a), es muy probable que la polinización anemófila de la especie favorezca la migración e impida posibles diferenciaciones más bruscas entre las poblaciones. También es posible que la diseminación anemócora ayude a la colonización acelerada de superficies, en especies que han sufrido reducciones importantes de sus poblaciones, permitiendo una rápida recuperación de los niveles de variación, como al parecer ha sucedido con **Fitzroya cupressoides** luego de las glaciaciones (Allnutt et al., 1998).

Introgresión

Es la incorporación de nuevo material genético de una especie o población a otra a través de sucesivas hibridaciones, donde los híbridos resultantes de cruzamientos interespecíficos se vuelven a cruzar con una de las poblaciones parentales (retrocruzamiento). De esta forma parte de los genes de una especie se transfieren a la otra, en una proporción que termina siendo tan pequeña que no se puede hablar ya de híbridos, pero que puede ser adaptativamente muy importante.

El caso de introgresión mejor documentado en especies chilenas, corresponde al complejo de hibridación entre **N. obliqua** y **N. glauca**, donde los híbridos tienden a cruzarse con la primera especie, generándose una transferencia de genes desde **N. glauca** a **N. obliqua** (Donoso, 1979b).

Deriva Genética

Involucra fluctuaciones al azar en la frecuencia de alelos de una población. Es un fenómeno de muestreo en el cual las frecuencias génicas de la progenie se desvían aleatoriamente respecto a la población parental. Se puede hablar de un "error de muestreo de la naturaleza" que ocurre cuando el N poblacional es demasiado pequeño. Con la deriva genética existe la tendencia a la fijación o pérdida aleatoria de algunos alelos, actuando como una fuerza natural que hace disminuir la variabilidad.

Tanto en el caso citado de **F. cupressoides** (Allnutt et al., 1998), como en muchas especies que han evolucionado bajo la influencia de sucesivas glaciaciones, en cada período glacial las poblaciones se han refugiado en pequeños relictos aislados entre sí y propensos cada vez a la deriva genética, produciendo el llamado embotellamiento genético.

Otra causa de deriva genética es producida por la acción antrópica. Por ejemplo, en campos de cultivo que antes estaban cubiertos de bosques, luego de la limpia del lugar, normalmente permanecieron pequeños bosquetes a la orilla de los potreros. Posteriormente, al ser abandonados ciertos campos, la regeneración posible de establecerse va a estar conformada por frecuencias génicas distintas a las del bosque original (Zobel y Talbert, 1988).

Selección natural

La selección natural es la fuerza guía de la evolución. Produce un cambio dirigido en la frecuencia de genes. Aumenta la adaptabilidad de la población al medio, pero tiende a disminuir la variación genética original. Existen tres formas de selección, selección estabilizadora, direccional y disruptiva (Donoso, 1993).

En algunos casos, la selección natural puede mantener e incluso aumentar la variabilidad, siempre y cuando sean favorecidos por la selección aquellos genotipos heterocigotos.

En la selección disgénica ocurre lo contrario. Prácticas de extracción maderera como el "floreo" inducen a seleccionar involuntariamente los peores individuos de una población, ya que al extraer del bosque los mejores árboles, la cama de semillas empieza a perder proporción de buenas progenies, producto de que los mejores árboles ya no están. En muchos casos coincide que los peores árboles del rodal presentan mayores grados de endogamia, por lo cual los árboles remanentes, al ser individuos altamente homocigotos, reducen la variabilidad y bajan la calidad del bosque (Delmastro, 1977).

VARIACIÓN GENÉTICA CLINAL Y ECOTÍPICA

La variación genética es un conjunto de diferencias heredables que se presentan dentro de una especie o población, causadas por adaptaciones particulares de los individuos, producto de la variabilidad medioambiental.

Si se asume que la variación geográfica o de procedencias siempre presenta un grado de control genético importante, es posible afirmar que las diferencias observadas entre poblaciones dentro de un rango geográfico amplio, siempre corresponderán a una adaptación producto de la selección natural.

La forma cómo se ordena esta variación en el territorio, puede encasillarse en uno de dos tipos de variación genética, la variación clinal, que implica cambios continuos en un gradiente medioambiental, y la variación ecotípica que implica cambios abruptos (Balocchi y Delmastro, 1993).

Variación Clinal o Cline

La variación clinal es un cambio en algún grado genético, de algún carácter en un gradiente medioambiental. Es un cambio que sigue en forma proporcional el cambio del medio ambiente.

En gradientes medioambientales estables, cada población local tiende a separarse por el efecto de la selección estabilizadora, pero por el efecto de las migraciones, o flujo de genes por polen y semillas, existe un permanente intercambio de genes con las poblaciones vecinas, lo que tiende a mantener el gradiente genético.

Este es el caso de las evidencias genecológicas encontradas en **N. obliqua** (Donoso, 1979a), **N. alpina** (Werner, 1987) y **N. dombeyi** (Ordoñez, 1986), todas con polinización anemófila y diseminación anemócora.

Variación Ecotípica Racial o de Procedencias

La variación ecotípica es un cambio brusco de las características fenotípicas de distintas poblaciones, que también tiene un grado de control genético.

Los ecotipos se caracterizan por estar reproductivamente aislados, por lo cual no presentan entre sí un significativo intercambio de material genético. Dicha aislación puede ser propia de un cambio ambiental brusco o barreras ambientales abruptas, o también puede provenir de las dificultades de mantener un flujo de genes con poblaciones aledañas en un gradiente medioambiental.

Ejemplos de barreras abruptas se tienen en **Araucaria araucana**, donde existen poblaciones totalmente aisladas (Cordillera de los Andes y Cordillera de Nahuelbuta) y en la especie **Austrocedrus chilensis** de la zona mediterránea de Chile, desarrollada en pequeñas poblaciones aisladas en las partes altas de la Cordillera de los Andes (Donoso, 1993).

El trabajo en la especie entomófila, **Drimys winteri** de Hernández *et al.* (1996) muestra una variación ecotípica entre dos poblaciones aledañas, lo que puede provenir de una dificultad en el flujo de genes, producto del sistema de cruzamiento (barreras pre o post cigóticas) y el tipo de diseminación por gravedad de sus frutos.

EVALUACIÓN DE LA VARIACIÓN

Existe una serie de técnicas para la evaluación de los patrones de variación de las especies forestales. Algunas se basan en la observación del fenotipo de las distintas poblaciones naturales,

otros utilizan análisis bioquímicos y moleculares, y otros se basan en la observación de la respuesta de la progenie de distintos fenotipos, creciendo en un ambiente homogéneo.

Evaluación Usando Características Fenotípicas

Para determinar la cantidad, distribución y tipo de variabilidad en bosques naturales, Zobel y Talbert (1988) indican que un muy buen procedimiento es el muestreo anidado, que consiste en establecer patrones de variación en distintos niveles, tales como "entre procedencias", luego "entre sitios dentro de procedencias", etc. (ver acápite "Categorías de Variación"). El objetivo es determinar en qué niveles existe mayor o menor variabilidad.

Debido a que este tipo de estudio se realiza en poblaciones sin pedigrí, no nos entrega luces acerca del control genético de las características en cuestión. Las condiciones de campo mantienen ocultas las proporciones de los componentes genéticos y ambientales, por lo cual, es mejor utilizar variables que se sepa tienen algún grado de control genético.

Múltiples ejemplos de este tipo de estudios se pueden dar, entre los cuales figura la mayoría de los estudios ya aludidos en este capítulo.

Uso de Marcadores Genéticos

Los marcadores genéticos son una herramienta "importantísima" en la evaluación de la estructura genética de poblaciones forestales. En general tienen la ventaja de representar bastante fielmente la variación genética que existe en las especies, incluso identificando tipos de variación genética que no tienen una influencia en el fenotipo (alelos neutrales), y que por lo tanto no están bajo presiones de selección natural. Esta característica hace que dichos alelos sean una muy buena medida del flujo de genes entre poblaciones relacionadas (Ennos, R. 1996).

Ejemplo de este tipo de estudios se tienen en **F. cupressoides** usando terpenos (Cool et al., 1991) y usando RAPDs (Allnutt et al., 1998), o en **N. alpina** usando isoenzimas (Premoli, 1996).

Ensayos de Progenie y Procedencia

La forma más adecuada para determinar el monto y distribución de la variación genética en una población, consiste en establecer ensayos con las progenies de distintos árboles que crecen naturalmente en dos o más procedencias distintas (Vergara et al., 1998).

Estos ensayos pasan a constituir rodales de medios hermanos que entregan valiosa información respecto al nivel de heredabilidad de las características estudiadas, a los efectos de plasticidad, el monto de las interacciones del genotipo con el ambiente, cuando se establecen réplicas en distintos sitios, y mucha otra información.

Una buena batería de ensayos, estableciendo un muestreo adecuado, genera una gran cantidad de información, pero tiene las desventajas de ser una actividad muy cara y de requerir mucho tiempo para obtener los resultados esperados.

REFERENCIAS

Allnutt, T.; Newton, A.; Lara, A.; Armesto, J.; Premoli, A.; Vergara, R. y Gardner, M. 1998. Genetic variation in **Fitzroya cupressoides** (alerce), a threatened South American conifer. Artículo enviado a Molecular Ecology

Balocchi, C. y Delmastro, R. 1993. Principios de Genética Forestal. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile, Valdivia. 180 p.

Cool, L.; Powel, A. y Zavarin, E. 1991. Variability of foliage terpenes of **Fitzroya cupressoides**. Biochemical Systematics and Ecology. 19(5):421-432.

Delmastro, R. 1977. Informe de genética forestal. Proyecto CONAF PNUD FAO. Facultad de Ingeniería Forestal, Universidad Austral de Chile, Valdivia. 54 p.

Donoso, C. 1979a. Variación y tipos de diferenciación en poblaciones de roble (**Nothofagus obliqua** (Mirb.) Oerst.). Bosque 3(1):1-14.

Donoso, C. 1979b. **Nothofagus leonii** Espinosa, a natural hybrid between **Nothofagus obliqua** (Mirb.) Oerst.) and **Nothofagus glauca** (Phil.) Krasser. New Zealand Journal of Botany 17:353-360.

Donoso, C. 1993. Bosques Templados de Chile y Argentina. Variación, Estructura y Dinámica. Segunda Edición. Editorial Universitaria. Santiago, Chile. 484 p.

Ennos, R. 1996. Utilising genetic information in plant conservation programmes. In: Aspects of the Genesis and Maintenance of Biological Diversity. Edited by Hochberg, M.; Clobert, J. and Barbault, R. Oxford University Press.

Hernández, M.; Donoso, C. y Romero, M. 1996. Variación genecológica de dos poblaciones contiguas de **Drimys winteri** (Forst.). Bosque 17(2):65-76.

Ipinza, R. 1997. "Bases teóricas para la selección de árboles plus". En: Primer Taller de Trabajo, proyecto FONDEF D96/1052. Valdivia, Julio 3, 1997.

Millanao, D. 1984. Diferenciación genecológica de dos poblaciones de **Drimys winteri** Forst. (IX y X Región, Chile). Tesis Ingeniero Forestal, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile, Valdivia. 74 p.

Ordoñez, A. 1986. Germinación de las tres especies de **Nothofagus** siempreverdes y variabilidad en la germinación de procedencias de **Nothofagus dombeyi** (Mirb.) Oerst. Tesis Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile. Valdivia.

Premoli, A. 1996. Allozyme polymorphisms, outcrossing rates, and hybridization of South American **Nothofagus**. Genetica 97:55-64.

Ramirez, C.; Correa, M.; Figueroa, H. y San Martín, J. 1985. Variación del hábito y hábitat de **Nothofagus antartica** en el centro sur de Chile. Bosque 6(2):55-73.

Vergara, R.; Ipinza, R.; Donoso, C. y Grosse, H. 1998. Definición de zonas de procedencias de roble (**Nothofagus obliqua** (mirb.) oerst.) y raulí (**Nothofagus alpina** (Poep. et endl.) Oerst.). Estado de avance. Trabajo aceptado en el Primer Congreso Latinoamericano IUFRO. Valdivia, Chile, 1998.

Werner, J. 1987. Determinación de períodos óptimos de estratificación para semillas de diferentes procedencias de raulí. Tesis Facultad de Ciencias Forestales. Universidad Austral de Chile. 123 p.

Zobel, B y Talbert, J. 1988. Técnicas de mejoramiento genético de árboles forestales. Trad. por Manuel Guzmán Ortiz. Editorial Limusa, México. 545 p.

CICLO DE MEJORAMIENTO GENÉTICO

Roberto Ipinza Carmona¹

INTRODUCCIÓN

La mantención de la varianza genética es la clave del mejoramiento y de la conservación tanto animal como vegetal. Los mejoradores han explorado algunos métodos que incrementan la productividad a través de la selección de los mejores genotipos. El éxito de un programa de mejoramiento depende de la disponibilidad de suficiente variabilidad genética en la población para seleccionar objetivos específicos y de cómo la población es ordenada y estructurada. La variabilidad es a menudo tratada como un recurso y se teme que una continua selección lo haga desaparecer, creando una situación en donde la población esté al borde de no alcanzar un progreso genético debido a la falta de variabilidad. Por esta razón, basado en un paradigma en donde la varianza genética es un valioso recurso, el mejoramiento sería contrario a la conservación. Sin embargo, puede ser posible considerar el mejoramiento y la conservación dentro del mismo objetivo, manteniendo una alta varianza genética.

Esta varianza genética está sujeta a fuerzas dinámicas y a la manipulación del mejorador. Si existe un potencial para una varianza mayor, existirá una respuesta continua a la selección, y se mantendrá la capacidad para una buena adaptación. Esta dinámica de la varianza genética considerará una continua generación de mayor varianza debido a la recombinación, mutación y mejora. El mejorador actuará no sólo a través de la selección direccional, sino también estructurando las poblaciones para identificar y manejar la variabilidad.

Este capítulo revisa los elementos teóricos para manejar la varianza genética y cómo es posible estructurando la población sujeta a mejora o conservación, poder llegar a definir los elementos estructurales del ciclo de mejora genética.

RECURSOS GENÉTICOS

El mayor punto de desacuerdo acerca de los métodos de conservación son los supuestos hechos acerca de la naturaleza de los recursos genéticos y su dinámica. Uno de los supuestos es el número de genes que afecta a una característica. Si cada rasgo fuera controlado por un solo locus, como puede creerse popularmente, entonces sin duda, cada alelo en cada locus sería significativo y su pérdida podría disminuir la capacidad de la población para responder a cambios ambientales. Esto favorecería las grandes colecciones y reservas para la conservación de alelos y, entre menos frecuente el alelo, más grande debe ser la colección. Se presume, de acuerdo a estudios teóricos, que para propósitos de conservación el tamaño efectivo de la población debería ser cercano a los 1000 individuos. Sin embargo, la mayoría de los rasgos de importancia son controlados por muchos loci y cada locus tiene efectos que controlan la expresión de muchos rasgos. Por lo tanto, el efecto de un alelo en un locus a menudo puede ser sustituido por otro de los varios alelos o por otro loci, el que actúa en la misma o de distinta manera. Un ejemplo simplificado será usado para ilustrar este tipo de control genético. Se supondrá que todos los alelos con un índice común contribuyen idénticamente a la aptitud reproductiva. Entonces el genotipo $A_1A_1B_1B_1C_1C_1$ tendrá la misma aptitud reproductiva que $A_2A_2B_1B_1C_1C_1$, y así para todos los otros genotipos que tengan cuatro alelos

¹ Ingeniero Forestal, Dr. Ingeniero de Montes, Instituto de Silvicultura. Universidad Austral de Chile. Casilla # 567. Valdivia, Chile.
e-mail: ripinza@valdivia.uca.uach.cl

indexados por 1. Para la evolución de un producto final dado existen muchas opciones y la evolución no depende de genes únicos.

El rasgo promedio puede ser sustituido cambiando los alelos que tienen efectos aditivos y la mayor sustitución será causada por alelos que son más comunes y no más raros. Por ejemplo si los alelos en una frecuencia bajo 0.01 o sobre 0.09 tienen poco efecto sobre la varianza genética aditiva y por lo tanto un pequeño efecto sobre la adaptabilidad, no es necesario salvarlos en todos los loci, y de hecho, la evolución en las siguientes generaciones no dependerán de alelos raros, y guardarlo no es una preocupación inmediata. Existe un legítimo interés por el papel que juegan los alelos raros en la evolución a largo plazo, pero no se pueden manejar los recursos teniendo en cuenta esas preocupaciones sin tener que crear grandes colecciones y reservas para almacenar estos alelos únicos. Para un programa de mejora con propósitos comerciales se considera suficiente 300 a 400 individuos.

Otra fuente de desacuerdo es el supuesto de que la evolución por regeneración natural siempre maximiza la aptitud reproductiva y que la menor intervención hecha por el hombre es la mejor estrategia de conservación. Sin embargo, el resultado de la selección refleja los efectos de las condiciones previas y por lo tanto no es sólo la fuerza de la evolución la que da forma al recurso genético. Debido a que los principales efectos de la selección operan al nivel del organismo individual, los efectos de la selección sobre rasgos específicos serán dependientes de cómo un rasgo está relacionado con otros rasgos que constituyen la aptitud reproductiva total. De este modo, los rasgos algunas veces están negativamente correlacionados, lo que significa que el progreso en un rasgo conducirá al deterioro en otro. La plasticidad fenotípica también permite que algunos individuos sobrevivan, incluso si ellos no maximizan su aptitud reproductiva en un ambiente específico. Además, algunos genes y rasgos de poca importancia para la aptitud reproductiva son cambiados simplemente por una acción accidental. Aun más, los genes individuales usualmente afectan varios rasgos pleiotrópicamente, y por lo tanto, no es cierto que cualquier rasgo puede estar en un nivel óptimo. El continuo cambio ambiental, con o sin grandes eventos, fuerza a la selección natural a actuar en una infinidad de direcciones, por lo tanto la máxima aptitud reproductiva nunca será obtenida.

Entre las otras fuerzas de la evolución que afectan la estructura del recurso genético está la deriva genética y su contraparte, la migración. Poblaciones de pequeño tamaño permiten procesos aleatorios que afectan fuertemente la distribución genética y reducen la variación dentro de las poblaciones, esto implica de acuerdo a estudios de simulación que sólo un poco más del 50 % de la varianza aditiva permanece después de 10 generaciones en una población con un tamaño efectivo (N_e) = 8, y más del 25 % de la varianza se pierde en $N_e = 16$. La pérdida genética es una fuerza evolutiva de importancia que puede cancelar el efecto de la selección natural en pequeñas poblaciones. En resumen, las fuerzas evolutivas como la selección, la deriva y migración actúan de formas complejas y no conducen a que la naturaleza produzca perfección. El actual estado del recurso genético puede ser considerado la condición inicial que se tiene para el futuro, pero no puede ser considerado en forma sagrada, y su mantención sin cambios no debe ser el objetivo de la conservación. Actualmente, resulta claro que lo que sea que haya producido la evolución, las especies que han sobrevivido son exitosas, la pregunta, sin embargo, es si mantendrán sus óptimas condiciones en el futuro, especialmente al enfrentar cambios ambientales (incluyendo posibles cambios climáticos globales).

Por esta razón el hombre esta obligado a intervenir, en especial si este ha jugado un papel en el deterioro de los recursos genéticos a través de la selección disgénica. Si el recurso genético es entendido como un sistema dinámico, entonces la estructura de cualquier especie debería ser considerada como una de las muchas posibles estructuras, y su estructura actual, por su naturaleza, debe ser considerada como un estado temporal.

MANEJO DE LA VARIANZA GENÉTICA

Con la existencia de complejas dinámicas afectando a la estructura y a los niveles de la varianza genética, parece ser que existen varias formas en que los genetistas pueden influenciar los niveles y disponibilidad de esta varianza. Debido a que el mejoramiento forestal está en su infancia, los mejoradores a menudo poseen poblaciones naturales que han desarrollado estructuras con una diversidad factible de ser utilizada.

Para manejar la varianza dentro de una población, se debe manejar el tamaño de ésta, la intensidad de selección y las tasas de mutación. Durante décadas han sido llevados a cabo intentos por incrementar la variación en forma artificial a través de mutaciones inducidas, aunque la mayoría de ellas son indeseables. Incluso en la ausencia de mutaciones inducidas, y basados en los niveles de mutación espontánea, es posible mantener niveles aceptables de varianza genética en las poblaciones. El efectivo manejo de la varianza genética dentro de las poblaciones depende de los métodos usados para capturar estas nuevas mutaciones e incrementar sus frecuencias a niveles en que contribuyan sustancialmente a la varianza genética efectiva.

Una interesante forma de manejar la varianza genética es reduciéndola entre poblaciones divergentes y luego incrementándola a través de híbridos de generación avanzada entre poblaciones. Slatkin y Lande (1994) han mostrado significativos avances en cruzamientos de poblaciones a las que se les permite derivar por un período. La varianza dentro de la población de padres puede permanecer sin cambios pero la magnitud de la varianza en F_2 se incrementa con el tiempo de separación. La magnitud de la varianza dependerá del tipo de varianza genética del rasgo. Cuando la variación racial es mantenida por varios alelos de moderado o poco efecto, la varianza se incrementará linealmente con el tiempo de separación. Cuando la variación racial es mantenida por alelos de baja frecuencia, el incremento en la varianza racial será menor. Aunque la utilidad de la varianza racial es incierta en un programa de selección dirigido, puede ser beneficiosa desde un punto de vista adaptativo.

Cuando las poblaciones son seleccionadas divergentemente y cruzadas para producir una generación F_2 , la varianza genética se incrementa a medida que la divergencia entre las poblaciones iniciales aumenta. Basados en un modelo mutación-selección de adelante hacia atrás, los cálculos numéricos mostraron mayores varianzas respecto a aquellas en las que se utilizaron poblaciones no seleccionadas. La magnitud de la varianza genética aditiva de F_2 expresada cuando las poblaciones divergentes hibridizan, varía dependiendo de la distribución de frecuencias iniciales en las poblaciones de progenitores. Distribuciones uniformes y en forma de "U" muestran incrementos en la varianza genética de F_2 con incrementos en el tamaño de la población. Una vez que la mutación ha ocurrido, los nuevos alelos contribuyen a la varianza genética más pronto, cuando el tamaño de la población es pequeño. Comparado con poblaciones de gran tamaño, la frecuencia genética inicial de los nuevos alelos será mayor en poblaciones más pequeñas, produciendo una varianza genética más alta en F_2 . Estos resultados indican que el éxito en el manejo de la varianza genética dependerá de la selección histórica de los rasgos bajo consideración.

Para propósitos prácticos, sin embargo, el interés está puesto en cualquier mejoramiento de la variación. En un programa de mejora operacional, puede no ser económicamente rentable mantener poblaciones divergentes. Además, los estudios de simulación muestran que si la acción de los genes es enteramente aditiva con respecto a la aptitud reproductiva total, entonces las poblaciones sin subdivisiones tienen ventajas sobre las poblaciones divididas.

Por otra parte, es bien sabido que varias poblaciones pequeñas pueden buscar en forma más completa una línea de adaptación para varias cimas de adaptación, que una sola plantación de cualquier tamaño. Wright (1952) concluyó que es posible un mejoramiento más rápido, si una población es subdividida en pequeñas líneas con cruza regulares y selección entre líneas. Un método utilizado en la mejora forestal para el control de la endogamia es el llamado sistema de

sublíneas. Las poblaciones dentro de unas especies que están adaptadas a condiciones climáticas divergentes por muchos años pueden ser utilizadas para estas cruces. Estos híbridos de procedencia pueden ser considerados como una opción para "preacondicionar" la población a futuros cambios climáticos.

En algunos estudios de simulación se ha concluido que un programa de mejora que combine las subdivisiones, puede ser más efectivo cuando la epistasis de cimas múltiples es el tipo de acción genética dominante, incluso si la acción genética es independiente y aditiva en locus individuales. Una función con valores de múltiples rasgos puede crear valores reproductivos alélicos de forma que existan muchas cimas epistáticas. Para explorar este complejo aspecto en la mejora, deben utilizarse distintos genes y combinaciones de rasgos para finalmente lograr los más altos valores posibles con una sola población. En árboles forestales, donde el mejoramiento implica un complejo de varias características, un valor epistático total puede ser esperado aun si la acción genética en los rasgos individuales son notoriamente aditivos entre loci. Al igual que la no aditividad entre los rasgos puede causar una interacción en una función de valor compuesta (Namkoong, 1985), la no aditividad del crecimiento, la resistencia y la calidad de la madera puede crear un complejo valor externo. Aunque por otro lado, ayudará a obtener los valores más altos que sea posible para una sola población, además permitirá generar altas varianzas para las generaciones F_2 de las poblaciones progenitoras que están en distintas cimas. De esta manera, es posible el mejoramiento simultáneo de la población en la dirección de interés del mejorador y la mantención de altos niveles potenciales de varianza genética.

La idea básica del mejoramiento genético es acumular combinaciones de genes que favorezcan las características o rasgos de interés a través de la selección recurrente. Para llevar a cabo dicho proceso es necesario definir una serie de actuaciones sobre los recursos forestales a mejorar. Dichos recursos deben ordenarse y estructurarse de forma tal de poder manejar en forma óptima la varianza genética.

ESTRUCTURA DEL CICLO DE MEJORAMIENTO

El mejoramiento genético forestal es la aplicación de los principios genéticos al desarrollo de descendencia de árboles que pudieran tener un mayor valor para los hombres. Es principalmente un proceso de domesticación que supone la selección y propagación de árboles que poseen características deseables. Los detalles específicos del proceso varían dependiendo de si el objetivo primario es una mayor producción de madera, resistencia a las plagas y enfermedades o simplemente conservación.

El proceso de domesticación se inicia definiendo los objetivos y realizando la selección. En todo este proceso es posible distinguir varias poblaciones. Namkoong et al., (1966) fue el primero en reconocer las diferentes funciones de una población. Van Buijtenen (1975, 1976) clasificó las poblaciones en cuatro tipos: poblaciones de mejoramiento, poblaciones de pruebas de progenie, poblaciones productoras de semilla y población base. Lindgren y Gregorius (1976) consideran seis grupos. Ellos agregaron a los cuatro anteriores los conceptos de población fundadora y población de conservación de genes.

La clasificación anterior está basada en las funciones y no en su subdivisión física. Por ejemplo, una única población puede desempeñar diferentes funciones, y una población de mejora puede subdividirse en muchas subpoblaciones.

La clasificación de las poblaciones sugiere que el nivel de inferencia en las actividades de mejoramiento gradualmente se desplaza de las especies a las poblaciones dentro de cada especie. En el nivel de especies la inferencia es más extensa, aunque la mayoría es trivial. A medida que la

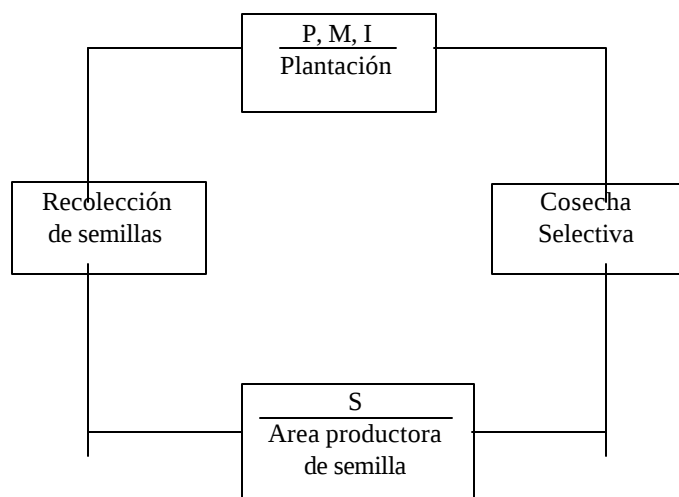
proporción de inferencia se reduce de la especie al nivel de la población, la información llega a ser más aplicable. Identificar los niveles de inferencia es más importante en generaciones avanzadas, en donde las diferencias entre población sin mejoramiento y población mejorada es más grande.

Kang (1982), analizó siete casos de poblaciones de producción o productoras de semilla, de menor a mayor complejidad y ganancias genéticas. Las poblaciones están representadas por rectángulos. Sus clases funcionales se muestran sobre la línea horizontal y los nombres estructurales se muestran bajo la línea. Los ejemplos más simples son escogidos para demostrar que una población física puede desempeñar más de una función.

Clasificación funcional de las poblaciones:

- M: Población de mejora
- I: Población de investigación
- S: Población de producción o productora de semillas
- P: Población productora de madera

Caso 1: Área productora de semillas,
 Número de poblaciones físicas = 1
 $P = M = I$
 P es transformada a S

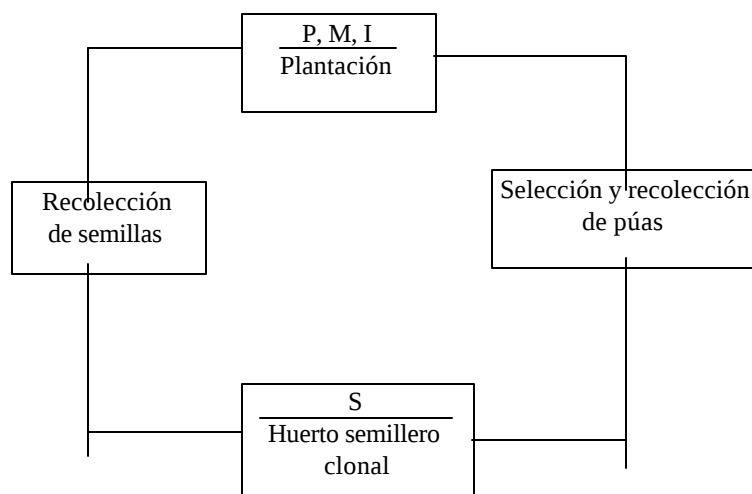


Caso 2: Huerto semillero clonal, sin prueba de progenie

Número de poblaciones físicas = 2

$P = M = I$

S es derivada de P por medio de clones



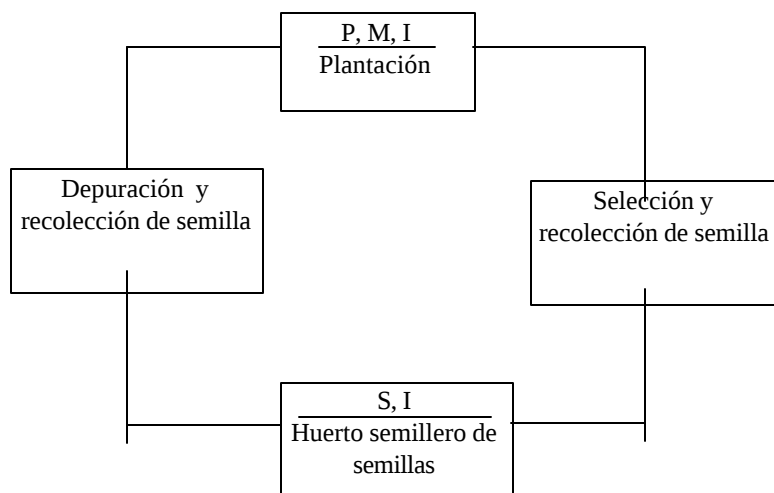
Caso 3: Huerto semillero de plántulas o semillas,

Número de poblaciones físicas = 2

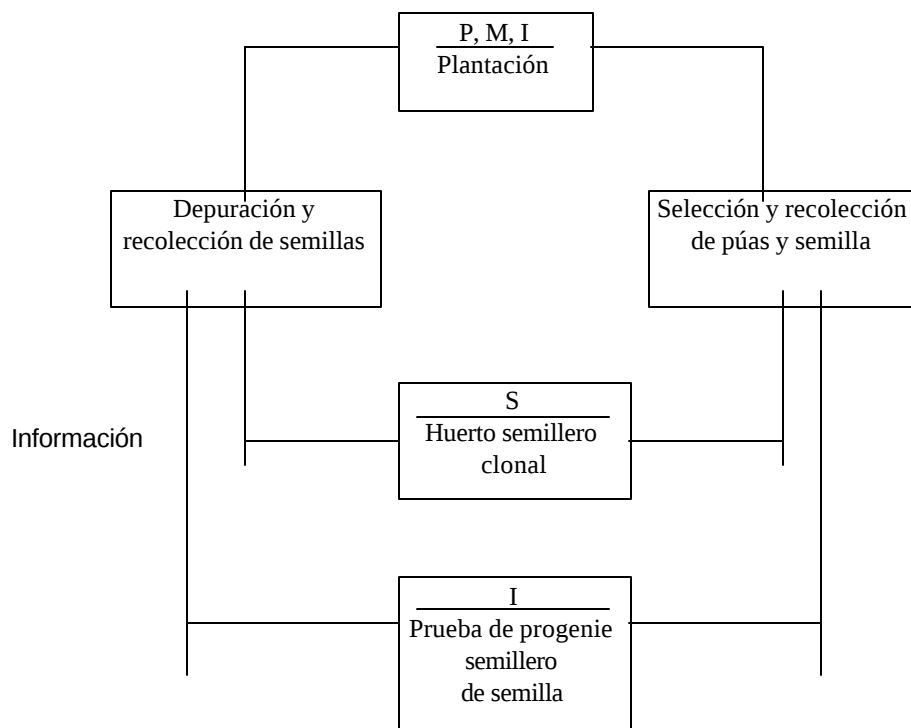
$P = M = I$

S es derivada de P por medio de semillas.

La función I también es incluida en S



Caso 4: Huerto semillero clonal con prueba de progenie,
 Número de poblaciones físicas = 3
 $P = M = I$
 S es derivada de P por medio de clones
 I es derivada de P por medio de semillas



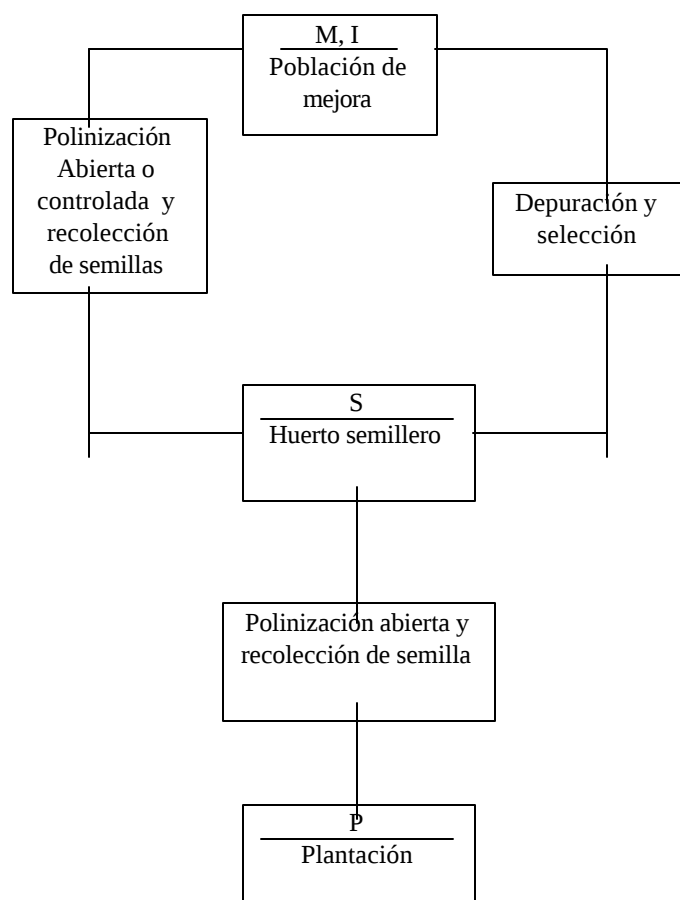
Caso 5: Huerto semillero de plántulas o semilla a partir de una prueba

Genética en un ciclo recurrente

Número de poblaciones físicas = 2

$P \neq M, I$

M es convertida a S

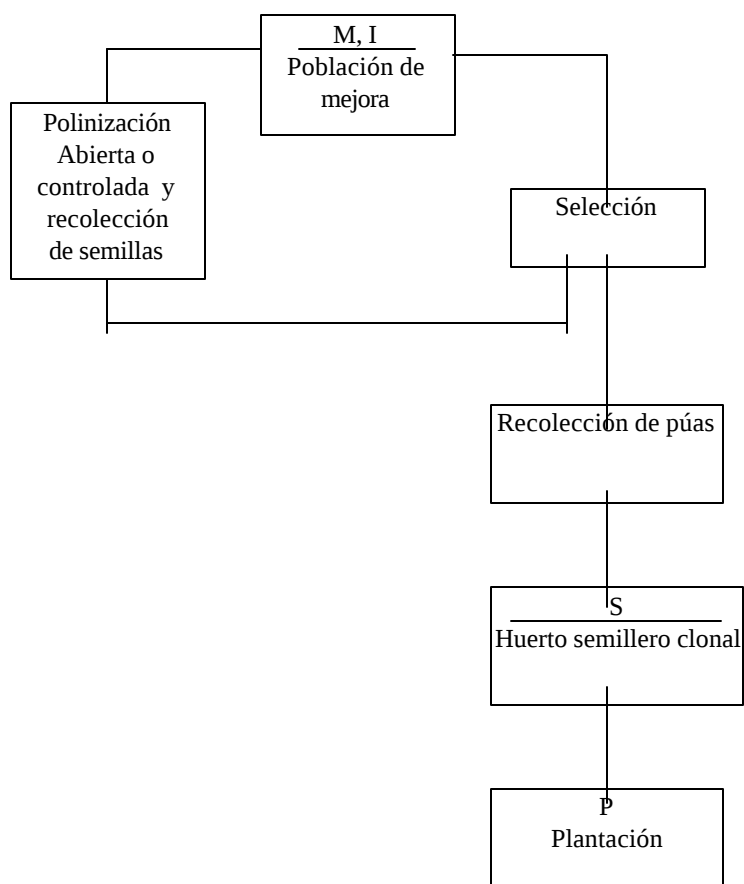


Caso 6: Huerto semillero clonal a partir de una prueba genética, pero sin prueba de progenie. Considera un ciclo recurrente.

Número de poblaciones físicas = 3

$P \neq M, I$

Después de la selección, recolección de púas para el huerto semillero clonal y recolección de semilla para la población de mejora de la siguiente generación, la población M actual es destruida.

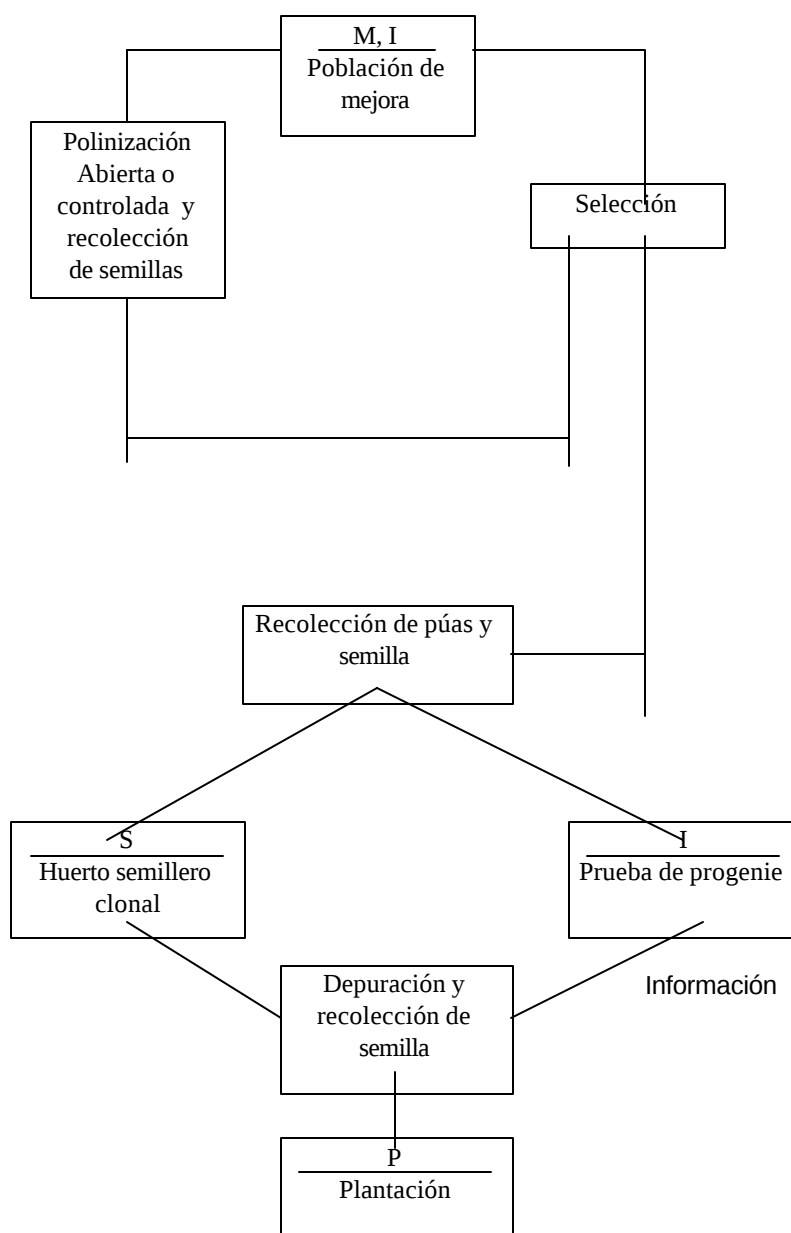


Caso 7: Huerto semillero clonal con prueba de progenie. Considera un ciclo recurrente.

Número de poblaciones físicas = 4

$P \neq M, I$

Esquema general similar al caso 5, excepto que se realizan prueba de progenie.



Todos los programas modernos de mejoramiento genético presentan una estructura en común denominada "Ciclo de Mejoramiento" (White, 1987). Aunque debe reconocerse que el Ciclo de Mejoramiento es una simplificación de un programa de mejoramiento genético. El caso 7 se presenta

en la figura 1, y corresponde a la selección recurrente recíproca para la aptitud combinatoria general, El método de mejoramiento más factible de utilizar en árboles forestales.

COMPONENTES DEL CICLO DE MEJORA

En la Figura 1 se muestran los componentes y actividades principales del "ciclo de mejoramiento".

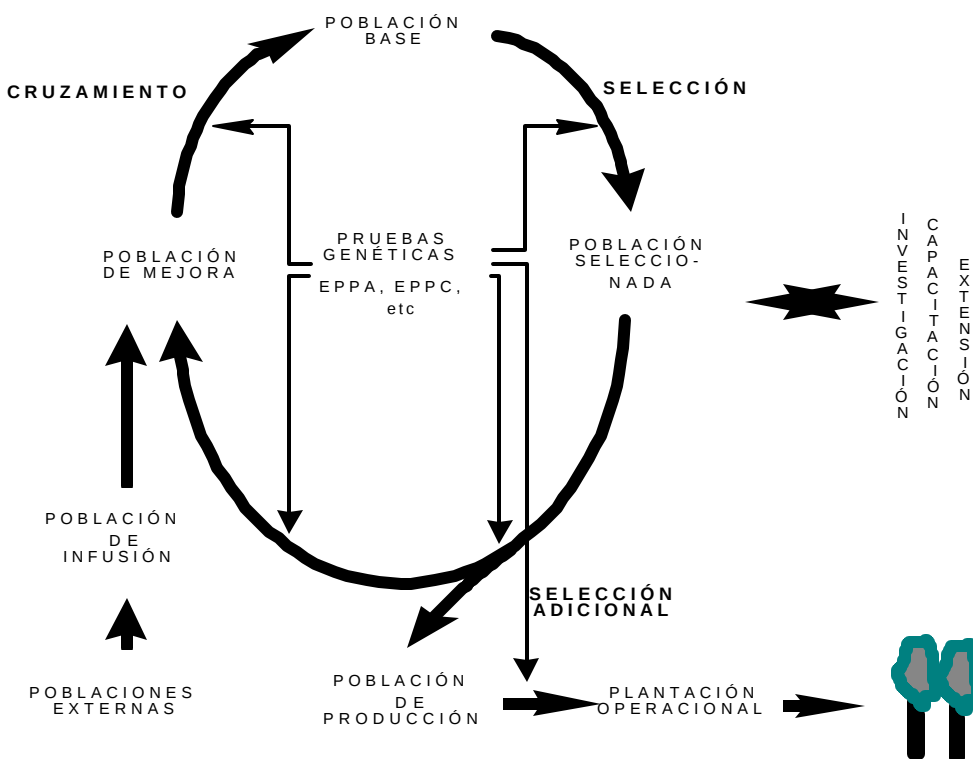


FIGURA 1.
CICLO DE MEJORA GENÉTICA

Un ciclo de mejoramiento se completa en una generación de mejoramiento. Las poblaciones tipo en el ciclo de mejoramiento son las siguientes:

- población base
- población seleccionada
- población de producción
- población de mejora

- población de infusión
- pruebas genéticas

Estas poblaciones se forman en cada generación desde las poblaciones tipos precedentes. Por ejemplo, la población "seleccionada" es formada desde la población "base", a través de la actividad de selección. Las poblaciones periféricas al "ciclo de mejora", tales como la población de producción y de infusión no necesariamente tiene que ser creadas en cada generación. En agricultura, para alcanzar una población de producción en algunas ocasiones transcurren varios ciclos de mejora, es decir, varias generaciones.

Por otro lado, la separación de la población de producción del cuerpo principal del ciclo de mejoramiento obedece a razones conceptuales. El ciclo de mejoramiento (población base, seleccionada y de mejora), tiene como función verificar las ganancias genéticas y mantener la varianza genética para las actuales y futuras generaciones de mejora.

Las pruebas genéticas son una parte importante del ciclo de mejoramiento, aunque costosas, proveen de información necesaria para una efectiva toma de decisiones.

Población Base

Es la población fundacional, por definición, corresponde a un grupo de individuos al que se le aplica mejoramiento genético. A partir de todos los individuos disponibles para la selección se desarrollará una población mejorada.

La unidad o área geográfica para la cual se desarrolla una variedad mejorada, se denomina unidad de mejora. Cada unidad de mejora tiene un programa de mejora distinto, con su propia población base, población seleccionada, población de mejora y de producción. A este respecto, existen dos decisiones críticas; definir la población base y los límites de la unidad de mejora.

Una población base de primera generación se encuentra conformada por millones de individuos y una inmensa variabilidad genética. Una población base de generación avanzada consiste de árboles mejorados genéticamente que crecen en los ensayos genéticos, además, a estos árboles se les conocerá el pedigrí, es decir, sus progenitores, ancestros, historia y origen geográfico.

Población seleccionada

El ciclo de mejora comienza en cada generación con la selección desde la población base de árboles superiores. En un programa de primera generación, la selección normalmente es masal. En programas de generación avanzada los árboles superiores se seleccionan de acuerdo al desempeño individual y de sus progenitores y parientes.

Si la selección se realiza en forma rigurosa, se espera obtener importantes ganancias genéticas. La descendencia de los árboles seleccionados se distribuirá normalmente para el rasgo en cuestión, pero la media será genéticamente superior a la progenie de los árboles de la población base.

Los criterios de selección son fundamentales y, por esta razón, en los programas se establecen rigurosas metodologías de selección, que asegura la superioridad de los árboles seleccionados. Se considera apropiado en la primera generación de **Pinus radiata** una intensidad de selección de 1 cada 100.000 árboles visitados.

La edad de selección también es otro factor que cambia de acuerdo a la generación y al objetivo de mejora. Se considera que la selección debe realizarse, al menos, cuando los individuos pasen el 50% de la edad de la rotación. En generaciones posteriores, cuando se conoce el pedigrí de los árboles, la edad de selección puede disminuir, ya que la selección se realiza sobre el valor genético del árbol individual y de sus parientes.

La población seleccionada es un subconjunto de la población base, conceptualmente, es una porción de la población base que es elegida para llevar a cabo el "ciclo de mejoramiento". Los individuos seleccionados se transportan, normalmente, a través de injertos o estacas enraizadas y se almacenan en bancos clonales. En este lugar se realiza un manejo intensivo de la floración para obtener semilla y acortar el ciclo de mejoramiento.

Población de producción

Para una generación dada, la población está compuesta por algunos o toda la población seleccionada. La función de la población de producción es producir descendencia genéticamente mejorada para plantaciones operacionales.

Los huertos semilleros clonales y las áreas de multiplicación clonal (setos) constituyen los tipos más usados de poblaciones de producción, aunque existen otras alternativas para obtener material para plantaciones operativas.

- semilla de polinización abierta colectada de individuos procedentes de la población base.
- semilla de huertos semilleros de plántulas o semilla establecidas con la descendencia de la población seleccionada.
- plántulas originadas de explantes de cultivo de tejido.
- estaquillas de individuos de la población seleccionada.

La población de producción se puede mejorar con la información de las pruebas de progenie, evitando que llegue a las plantaciones operacionales descendencia de individuos genéticamente inferiores. Esto se alcanza a través de dos vías:

- depuración de los huertos semilleros
- creación de huertos semilleros de generación 1,5 o de generación avanzada

Población de Mejora

Para una generación determinada, algunos o todos los individuos de la población seleccionada se incluyen en la población de mejora. El objetivo de la población de mejora es crear la población base de la siguiente generación. Esto se alcanza al inducir la recombinación de genes entre genotipos superiores; la progenie resultante se establece en pruebas genéticas y una vez que la nueva población base se ha creado, comienza un nuevo ciclo de mejora.

Es importante destacar el papel que cumplen las pruebas genéticas para ordenar (efectuar el "ranking") los individuos seleccionados e incluirlos en la población de mejora. En programas de generación avanzada, los cruzamientos se inician después de la selección desde la población base y no hay tiempo suficiente para acopiar información acerca de la población seleccionada. En este caso, todos los individuos de la población seleccionada son incluidos en la población de mejoramiento y, por lo tanto, la población seleccionada y la de mejora son idénticas.

Población de Infusión

Los programas de mejoramiento, normalmente y en forma periódica, incluyen árboles desde fuentes externas a la población de mejoramiento, para aumentar la diversidad o incluir nuevos genes. Las fuentes más comunes son las siguientes:

- selección continua
- individuos probados (elite) de poblaciones de mejora de otras áreas fisiográficas
- cruces para mejorar la rapidez de crecimiento en genotipos resistentes a heladas
- híbridos interespecíficos (resistentes a plagas)

Este tipo de infusiones pueden ampliarnos la base genética y permitir así una intensa selección en generaciones futuras para un nivel determinado de endogamia.

Pruebas genéticas

En términos generales, una prueba genética es una plantación diseñada a partir de la descendencia de una de las poblaciones tipos (población base, población seleccionada y población de mejora) del ciclo de mejoramiento. Dependiendo del papel en el ciclo de mejora, puede denominarse ensayo de progenie, prueba clonal, población base, ensayo de producción o investigación experimental y, de acuerdo a su localización, éstas pueden localizarse en el terreno, vivero, invernadero o cámara de frío.

Los objetivos de las pruebas genéticas, de acuerdo a su función en el ciclo de mejora, son las siguientes:

1.- Ensayo de progenie, es definido como una prueba para estimar el valor genético de un genotipo, de acuerdo al desempeño de su progenie. Estas pruebas sirven en varias diferentes etapas del ciclo de mejoramiento, dentro del cual cumplen varias funciones.

- a) eliminar individuos de bajo valor genético. Los ensayos genéticos permiten excluir árboles de bajo valor genético en la población de producción. Esto permite mejorar la calidad genética de los propágulos producidos en la población de producción.
- b) conocer el valor relativo de los individuos de la población de producción, para elegir la mejor semilla para sitios específicos y subir el nivel de los integrantes de la población de mejora. Al excluir los individuos seleccionados de bajo nivel en la población de mejora, se está evitando que estos genes participen en las poblaciones base subsecuentes
- c) mejora la eficiencia del diseño de cruzamientos.
- d) mejora la eficiencia de la selección de futuras poblaciones bases.

2.- Evaluación de la descendencia de cruzamientos. Después de completar el cruzamiento entre los miembros de la población de mejora, la progenie se planta en terreno para evaluar qué árboles específicos parecen ser superiores. Estas pruebas genéticas constituyen la población base, para iniciar un nuevo ciclo de selección y mejoramiento.

- 3.- Definir la arquitectura genética. Para realizar esta tarea, es necesario definir la cantidad relativa o absoluta de la variación genética, debido a: origen geográfico de la semilla, aptitud combinatoria general y específica, interacción genotipo x ambiente y relaciones juvenil-adulto.
- 4.-Evaluar la inclusión de individuos de poblaciones externas.
- 5.- Evaluación de las ganancias obtenidas.

REFERENCIAS

- Cornelius, J. 1994. Heritabilities and additive genetic coefficients of variation in forest trees. *Can. J. For. Res.* 24: 372-379.
- Kang, H. 1982. Component of a tree breeding plan. *Proceedings of the IUFRO joint meeting of working parties on genetics about breeding strategies including multiclonal varieties.* Sensenstein September 6-10. pp. 119-135.
- Koshy, M. y Namkoong, G. 1996. Futuristic breeding - some plausible options. En Dieters, M. J., Matheson, A. C., Nikles, D. G., Harwood, C. E. y Walker, S. M. (eds). 1996. *Tree Improvement for Sustainable Tropical Forestry.* Proc. QFRI-IUFRO Conf., Caloundra, Queensland, Australia 27 October-1 November 1996, pp. 333-337.
- Ipinza, R., Apiolaza, L., Morales, E., Pérez, E., Vergara, R. y Alvear, C. 1995. *Curso: Aspectos Cuantitativos para el Mejoramiento Genético.* Concepción, 24 al 26 de abril de 1995. Cooperativa de Mejoramiento Genético. UACH/CONAF/ EMPRESAS FORESTALES. 188 p.
- Ipinza, R. 1998. *Mejoramiento Genético Forestal.* Serie Técnica No. 42. Santafé de Bogotá, Agosto de 1998. Programa CONIF - Miniagricultura. 162 p.
- Lindgren, D. y Gregorius, H. 1976. Inbreeding and Coancestry. *Proceeding of Joint Meeting on Advanced Generation Breeding.* Bordeaux, France; pp. 49-55.
- Namkoong, G., Snyder, E. y Stonecypher, R. 1966. Heritability and gain concepts for evaluating breeding system such as seedling seed orchards. *Silvae Genetica* 15:76-84.
- Namkoong, G. 1985. The influence of composite traits on genotype environment relations. *Theor. Appl. Genet.* 70:315-317.
- Namkoong, G., Kang, H. y Brouard, J. 1988. *Tree Breeding: Principles and Strategies.* Springer-Verlag. 180 p.
- Slatkin, M. y Lande, R. 1994. Segregation variance after hybridization of isolated populations. *Genetical Research* 64:51-56.
- Van Buijtenen, J. 1975. Advanced generation breeding. *Proceeding of 13th Southern Forest Tree Improvement Conference;* Raleigh, NC. pp. 63-72.
- Van Buijtenen, J. 1976. Mating designs. *Proceeding of Joint Meeting on Advanced Generation Breeding.* Bordeaux, France. pp. 11-27.
- White, T. 1987. A conceptual framework for tree improvement programs. *New Forest* 4: 325 - 342.

Wright, S. 1952. The genetics of quantitative variability in quantitative inheritance. Mather, K (ed.) Her Majesty's Stationary Office, London pp. 4-41.

USO DE LAS ÁREAS PRODUCTORAS DE SEMILLAS EN EL MEJORAMIENTO GENÉTICO FORESTAL.

Braulio Gutiérrez Caro¹

INTRODUCCIÓN

En términos generales el objetivo del mejoramiento genético forestal es aumentar la proporción de árboles deseables, en las sucesivas generaciones de plantaciones comerciales. En este sentido, el mejoramiento busca optimizar las ganancias genéticas en los caracteres de interés por unidad de tiempo. Para esto es fundamental poder propagar masivamente el mejor material disponible en cada etapa del programa de mejora.

Se pueden implementar diversas alternativas para producir en forma inmediata semilla con algún grado de mejoramiento. Entre otros se puede citar la cosecha desde rodales superiores, la cosecha desde árboles individuales seleccionados y la creación de áreas productoras de semillas.

Todos los métodos mencionados son de uso temporal, y normalmente se abandonan cuando se dispone de un huerto semillero permanente.

Generalmente, sobre estos huertos semilleros permanentes se concentran las esperanzas de obtención de ganancias genéticas, subestimándose o pasándose por alto las potencialidades que ofrecen los procedimientos provisorios.

Normalmente se afirma que los procedimientos de producción de semilla mejorada previos a los huertos, no permiten obtener beneficios importantes. Efectivamente las ganancias asociadas a estos procedimientos son menores que las derivadas del uso de semilla de huerto, pero aún así, el sólo hecho de cosechar en fenotipos seleccionados permite obtener ganancias en adaptabilidad que justifican su implementación, permitiendo a su vez cumplir con el objetivo del mejoramiento en las primeras etapas del programa, propagando el mejor material disponible en espera de la habilitación de los huertos semilleros.

En atención a estas consideraciones, en el presente documento se analizarán las características y potencialidades de la implementación de áreas productoras de semillas, como una fuente inicial de semilla mejorada, en espera de la instalación de los huertos semilleros de primera generación.

DEFINICIÓN Y USO DE APS

Un área productora de semillas es un rodal natural o una plantación joven que contiene un grupo de árboles que se han identificado como superiores al resto y que se han conservado y manejado específicamente para la producción de semillas. En ellas se eliminan los fenotipos de poca calidad y se conservan sólo los mejores árboles para que se crucen entre sí y produzcan semilla con algún grado de mejora.

¹ Ingeniero Forestal. Instituto Forestal. Casilla 109-C, Concepción.
e-mail: bgutierr@infor.cl

Estas estructuras de mejoramiento generalmente corresponden a los primeros esfuerzos realizados al iniciarse un programa de mejoramiento genético.

Su uso suele ser temporal, destinándose a satisfacer las necesidades inmediatas de semilla, en espera de la creación o entrada en producción de los huertos semilleros que generarán semilla con un grado mayor de mejoramiento.

En el caso de especies valiosas, de alto interés económico, y que justifican la implementación de un programa de mejoramiento genético, el uso de las APSs se constituye en una alternativa rápida para el abastecimiento de semillas. En estos casos su utilización será de carácter temporal mientras se desarrolla el programa de mejoramiento que garantizará la producción de material genético superior para el mediano y largo plazo.

Para las especies menores o de importancia económica secundaria, para las que no existe el interés por desarrollar un programa de mejoramiento complejo, las áreas productoras de semillas ofrecen una posibilidad práctica y operativa de controlar la calidad de la semilla, asegurando su adaptabilidad y garantizando algún nivel de mejora.

VENTAJAS DEL USO DE APS

Las ventajas asociadas al uso de las áreas productoras de semillas se pueden resumir de la siguiente forma:

- Son de rápido y simple establecimiento.
- La producción de semillas se produce en forma inmediata, no siendo necesario esperar años para que el área entre en producción.
- La semilla generada posee mejores cualidades genéticas que la semilla comercial corriente, especialmente en lo que se refiere a la adaptabilidad, características del fuste y de la copa y resistencia a las plagas.
- Proporcionan semilla de un origen geográfico conocido.
- Son de fácil acceso para la realización de los trabajos de cosecha y manejo.
- Son una fuente confiable de semilla bien adaptada a un costo moderado

GANANCIAS GENÉTICAS ASOCIADAS AL USO DE APS

El grado de mejoramiento genético, o nivel de ganancia, a obtener con un APS dependerá de varios factores, pero fundamentalmente del grado de selección que en ella se representa, y de la heredabilidad de las características que se evalúan o se pretenden mejorar.

A pesar de lo anterior, el grado de mejoramiento genético obtenido al usar semillas de APSs suele ser desconocido, pues los progenitores son seleccionados sólo por sus características fenotípicas y normalmente no se efectúan las pruebas de progenies correspondientes.

Aún así, en ocasiones estas pruebas se realizan y han permitido verificar que en las áreas semilleras de pino, en el sur de Estados Unidos, se conseguía sólo un limitado mejoramiento en el

crecimiento en volumen (Zobel y Talbert, 1988). Este escaso mejoramiento en el crecimiento en volumen es consecuencia de la baja heredabilidad que normalmente exhibe este carácter, sin embargo se observan ganancias en la calidad de los árboles, su resistencia a las plagas y en general en características de adaptabilidad.

Efectivamente, antecedentes derivados de ensayos con plantas provenientes de semillas generadas en áreas productoras de las especies **Pinus elliottii** y **P. taeda** confirman que estas muestran una escasa o nula superioridad sobre plantas producidas con semilla comercial corriente, en lo que se refiere a tasas de crecimiento, pero que si son claramente superiores en forma, uniformidad y resistencia a pestes. En estos tres últimos aspectos, las plantas provenientes del APS se comparan favorablemente con familias obtenidas por polinización controlada (Rudolf et al., 1974)

A pesar de lo anterior, existen situaciones en que el mejoramiento en crecimiento ha sido razonablemente bueno en áreas productoras de semillas de plantaciones de especies exóticas, incluyendo pinos y eucaliptos. En este último caso, se obtiene una raza local introducida (Zobel y Talbert, 1988).

Existen escasos antecedentes específicos relacionados con la ganancia en volumen asociada al uso de APSs. Muniswami (1977) señala que progenies de Teca (**Tectona grandis**) generadas con semillas provenientes de rodales naturales transformados en áreas productoras de semillas, exhiben en promedio un 10% más de volumen que los árboles producidos con semilla comercial sin mejoramiento. Por otra parte, en Finlandia, Oskarsson (1971) menciona ganancias en volumen de un 6% en árboles de **Pinus sylvestris** generados con semilla de APS, respecto a otros de semilla comercial.

Más antecedentes relacionados con las ganancias genéticas obtenidas como consecuencia del uso de APSs se presentan en el cuadro 1.

CUADRO 1
GANANCIAS GENÉTICAS ASOCIADAS AL USO DE SEMILLAS DE APS.

ESPECIE	LUGAR	CARÁCTER	GANANCIA	FUENTE
Pinus radiata	N. Zelanda	DAP	sobre 6%	Shelbourne (1969)
Pinus radiata	N. Zelanda	Rect Fuste	sobre 25%	Shelbourne (1969)
Cupressus lusitanica	Kenya	DAP	sobre 25%	Dyson (1969)
Pinus sylvestris	Finlandia	Volumen	sobre 6%	Oskarsson (1971)
Tectona grandis		Volumen	sobre 10%	Muniswami (1977)

Derivaciones teóricas, de carácter general, realizadas sobre algunos supuestos asociados al proceso de transformación de un rodal natural en un APS, indican que la ganancia genética en volumen, como consecuencia del uso de APSs puede fluctuar entre el 6 y 12% (UACH-INFOR, 1996).

En la práctica, la ganancia aumentará en la medida que la intensidad de selección sea mayor. En este sentido, en la creación de las APSs la selección se verifica en dos niveles; primero la selección de rodales y después la selección de árboles dentro del rodal. La selección de árboles dentro del rodal está limitada por la existencia inicial de árboles y el número mínimo de ellos que se debe conservar para que el área sea eficiente, de aquí la importancia que la selección de los rodales a convertir sea lo más rigurosa posible. Mayores detalles a este respecto se presentan en el punto ganancias genéticas en APSs de roble y raulí

ESTABLECIMIENTO DE APS

El establecimiento de un área productora de semillas es una actividad relativamente simple, que rendirá los mejores resultados en la medida que se respeten rigurosamente las siguientes consideraciones básicas:

Selección de rodales

Los rodales que en una primera inspección parecen apropiados para ser convertidos en APS frecuentemente resultan inconvenientes cuando se analizan con mayor detalle. En general, existen pocos rodales con edad y localización adecuada, y que además posean suficientes árboles de calidad para producción de semillas

El rodal que se transformará en APS debe ser el mejor de los rodales disponibles para ese sitio o localidad, y debe estar lo suficientemente alejado de otros de la misma especie y pobre características o de procedencias inadecuadas, de modo de evitar su contaminación con polen indeseable.

Idealmente el rodal debe ser puro, aunque se puede aceptar algún grado menor de mezcla con otras especies, siempre y cuando estas no hibriden con la especie principal, o compitan con ella afectando su crecimiento y desarrollo.

Otros factores a considerar en la selección del rodal son su superficie y forma, topografía, número de árboles y edad.

Superficie y forma:

El dimensionamiento de la superficie del APS, o del número de rodales a transformar en APSs, es función de consideraciones técnicas (características de la especie, posibilidades de endogamia, contaminación con polen indeseable, etc.); los requerimientos o demanda de semilla; y de factores económicos.

En general las áreas productoras de semillas deben tener una extensión mínima cercana a las cuatro hectáreas, debido a que el manejo de rodales pequeños es improductivo, y el riesgo de introducir polen extraño es grande.

Por otra parte, deben privilegiarse el uso de rodales de forma compacta y bordes simples, evitando en lo posible, rodales alargados o de contorno demasiado irregular. Estas consideraciones obedecen a la necesidad de favorecer la panmixia.

Topografía:

El rodal debe presentar una topografía que facilite el acceso y la realización de los trabajos de manejo y cosecha de semillas.

Idealmente debe ser un terreno plano y sin restricciones de acceso, lo que permite mecanizar algunas faenas y realizar visitas inspectivas durante todo el año.

Número de árboles:

No existen especificaciones rígidas respecto del número inicial de árboles que debe contener un rodal que se transformará en APS. Al respecto, la consideración fundamental es que debe contar con un número suficiente de árboles, de modo de permitir la selección de un número adecuado de individuos de alta calidad para conservarlos como productores de semilla.

Para que la colecta sea eficaz y se asegure una adecuada polinización, se deben conservar entre 40 y 400 árboles productores de semilla por hectárea. Zobel y Talbert (1988) señalan que es recomendable conservar del orden de 125 árboles por hectárea. Si esto no es posible, la conservación de 50 a 75 árboles por hectárea se considera apropiado para uso operativo (Zobel y Talbert, 1988). Por otra parte, si no se pueden obtener mas de 25 árboles por hectárea no es recomendable la transformación del rodal en un área productora de semillas. En el caso de coníferas norteamericanas, se señala que el número mínimo de árboles que deberían conservarse en un APS, fluctúa entre 35 y 70 árboles por hectárea (Rudolf et al., 1974).

Edad:

Los rodales que se transformaran en APS deben tener la edad suficiente como para producir semilla y para que sus árboles presenten copas con cobertura suficiente para generar cosechas abundantes.

Ellos deben ser lo suficientemente viejos como para haber demostrado su adaptación al sitio (especialmente en el caso de plantaciones), haber exhibido superioridad sobre los rodales promedio, y tener la capacidad de producir buenas cosechas de semillas. Por otra parte, deben ser lo suficientemente jóvenes como para asegurar la producción de semillas durante varios años en el futuro, antes de que esta decaiga por pérdida de vigor.

En el sur de estados Unidos la edad mínima para rodales de Picea que se transformarán en APS es de 30 años, mientras que la edad óptima se encuentra entre los 45 y 60 años (Rudolf et al., 1974). En esta misma región, Zobel (1988) indica que los rodales de especies de pino de entre 20 y 40 años de edad son apropiados para este fin.

En Gran Bretaña, Matthews (1962) señala que rodales de coníferas de 30 años, o de 40 en el caso de latifoliadas, son adecuados para constituir APSs.

Como antecedentes complementarios, en el cuadro 2 se señalan las edades más adecuadas para la creación de APS en algunas coníferas del hemisferio norte.

CUADRO 2
EDADES MÍNIMAS Y ÓPTIMAS PARA LA TRANSFORMACIÓN DE RODALES EN APS

ESPECIE	EDAD MÍNIMA (años)	EDAD PREFERIDA (años)
Picea		
P. glauca	30	45-60
P. mariana	30	45-60
Pinus		
P. banksiana	20	30 - 40
P. elliotii	20	30 - 40
P. palustris	25	30 - 50
P. resinosa	30	50 - 70
P. strobus	25	50 - 70
P. taeda	25	30 - 50

(FUENTE: Cole (1963) y Rudolf (1959), citados por Rudolf et al., (1974))

Transformación

Por transformación se entiende el conjunto de actividades que permite convertir al rodal seleccionado en un área productora de semillas. Esto se consigue fundamentalmente a través de la selección de los mejores árboles dentro del rodal, la eliminación mediante raleo de los demás, el establecimiento de una zona de aislación y la señalización del área.

Selección de árboles semilleros:

En los rodales seleccionados para su transformación en APSs, los mejores árboles deben mantenerse en condiciones que les permitan producir semillas y ser polinizados por otros individuos de una calidad comparable.

El primer paso consiste en seleccionar y marcar a los mejores árboles como productores de semilla. Dependiendo de la especie, la calidad de los árboles y la edad del rodal, se seleccionan entre 40 y 400 árboles por hectárea. Estos árboles productores de semilla deben presentar atributos similares, aunque menos rigurosos, que los árboles seleccionados como plus para ingresar a un programa intensivo de mejoramiento.

Los árboles que conformarán el área semillera deben presentar las siguientes características:

- Ser árboles vigorosos, fitosociológicamente dominantes o codominantes y libres de insectos y enfermedades.
- Presentar un fuste recto y libre de defectos (acanaladuras, fibra espiralada, brotes epicórmicos, etc.)
- Las ramas deben ser pequeñas con relación al diámetro del fuste, y presentar un ángulo de inserción plano o cercano a 90° respecto al fuste.
- Las copas deben ser compactas, bien conformadas, con gran superficie foliar y buena poda natural.

- Debe haber antecedentes previos que indiquen que los árboles son capaces de producir semillas.

Raleo:

El raleo que sigue a la selección de los árboles productores de semillas, tiene por objeto eliminar a los individuos inferiores y a la vez permitir que los fenotipos selectos permanezcan en condiciones que favorezcan el desarrollo de sus copas y la producción de semillas. En la medida que esta intervención se realice adecuadamente, se obtendrán los mejores resultados en términos de ganancia genética y de abundancia en la producción y cosecha de semilla.

El momento en que se realiza esta intervención determina la temporada a partir de la cual se puede comenzar la utilización del APS. Si el raleo se ejecuta después que los árboles han florecido, los árboles superiores remanente ya habrán sido contaminados por el polen de los individuos que se ralearon, y habrá que esperar hasta la próxima temporada para contar con semilla mejorada.

Como procedimiento, todos los árboles que no cumplan con las especificaciones indicadas anteriormente, o que sean capaces de hibridar o competir con la especie deseada, deben ser eliminados del APS mediante uno o más raleos. Esta consideración es de importancia fundamental, pues en la medida que se implemente rigurosamente, se podrá obtener el mejor resultado (ganancia) en la utilización del APS.

No se debe dejar ningún árbol que esté por debajo del estándar definido, **ni siquiera por razones de espaciamiento**. Inclusive, si en algunos sectores del rodal sólo existen fenotipos inferiores, **todos ellos deben eliminarse, aún cuando esto origine grandes espacios en el rodal** (Zobel y Talbert, 1988).

Por otra parte, para obtener una cosecha abundante de semilla, los árboles seleccionados como productores deben tener su copa expuesta a plena luz solar por lo menos en tres de sus costados. Si en sectores del rodal se encuentran varios fenotipos superiores juntos, **algunos de ellos deberán sacrificarse** de modo de permitir que los remanentes reciban suficiente luz para responder a la intervención.

Como regla general, se sugiere que el espaciamiento promedio entre los árboles que permanecerán como productores de semilla, sea igual a la mitad de la altura de los árboles dominantes y codominantes del rodal (Rudolf et al., 1974). Un espaciamiento de tal magnitud puede producir un incremento de hasta treinta veces en la producción de semillas de algunas coníferas (Cooley, 1970), pero a su vez conlleva el riesgo real de caída de árboles por efecto del viento.

Los daños causados por el viento en los árboles remanentes, se pueden controlar efectuando intervenciones más suaves y frecuentes, de modo de acondicionar gradualmente al rodal a la mayor exposición al viento.

Ipinza (1997) señala que un rodal que ha sido intervenido silvícolamente y que presenta una baja densidad, puede ser transformado en APS con una o dos intervenciones de raleo. Esta situación corresponde a la de los rodales de roble y raulí seleccionados como candidatos a APS en el marco del proyecto FONDEF "Mejoramiento Genético para Especies de Nothofagus de Interés Económico". Por otra parte, si el rodal es denso y los árboles muestran una fuerte competencia, será necesario realizar más de dos intervenciones para liberar paulatinamente las copas de los árboles que conformarán el APS.

En el cuadro 3, se entrega un esquema de raleos aplicable en rodales semilleros jóvenes.

CUADRO 3
PLANIFICACIÓN DE RALEO EN RODAL SEMILLERO JOVEN.

NUM ARB/HA	RALEO (%)	AÑO DE INTERVENCIÓN
1600	50	1 año después de cerrar las copas.
800	50	2 años después del primer raleo
400	75	2 años después del segundo raleo
100		

(FUENTE: Ipinza, 1997)

Otra consideración que debe observarse al realizar el raleo del rodal que se convertirá en APS, es que esta actividad debe ejecutarse con un cuidado extremo, de modo de minimizar el daño que puedan sufrir los árboles remanentes. Los residuos de esta operación deben eliminarse del rodal, de esta forma se disminuyen los riesgos de problemas sanitarios o incendios, y se facilitan las operaciones posteriores de manejo y cosecha de semillas.

Aislación:

Para minimizar la contaminación de los árboles seleccionados como productores de semillas, con polen de árboles indeseables de zonas aledañas al APS, esta debe rodearse por una franja de aislación, también llamada franja de dilución de polen. Aún así, debe considerarse que el aislamiento total es virtualmente imposible de obtener, debido a que el polen puede ser movilizado por distintos agentes a distancias considerables; por lo mismo el objetivo de la franja de dilución no es eliminar totalmente la contaminación, sino reducirla a niveles mínimos.

En este aspecto recobran importancia las consideraciones mencionadas para la selección de rodales, especialmente las referentes a la distancia que este debe conservar de las fuentes de polen contaminante.

Como regla general Ipinza (1997) menciona que el APS debe estar separado de plantaciones u otras fuentes de polen en un radio de un kilómetro. Si esto no es posible, se deben intervenir las plantaciones cercanas al APS con un criterio similar al utilizado para el establecimiento del área productora de semillas, vale decir, eliminando a los fenotipos indeseables.

El área productora de semillas debe estar rodeada completamente por una franja de dilución de polen de un ancho variable según características de la especie. Ella se compone de árboles de las mismas características que los del APS, pero desde los cuales no se efectuará cosecha de semillas.

En la práctica, en los rodales que se han raleado para transformarlos en APS, se define una zona de cosecha constituida por los árboles ubicados en la zona central del rodal, de este modo la zona de dilución queda definida en forma automática por los árboles ubicados en la franja periférica, desde los cuales no se cosechará semilla. El ancho de esta franja es variable, definiéndose que el valor mínimo debería estar entre 60 y 100 metros (Ipinza, 1997). Estudios de dispersión de polen realizados en algunas coníferas de la costa este de Estados Unidos permiten afirmar a sus autores que una franja de aislación de 150 metros es suficiente.

Monumentación

La monumentación del área productora de semillas corresponde al establecimiento en terreno de señales que permitan su identificación. Para estos efectos suele ser suficiente un letrero que indique que el rodal es un APS, y algunas marcas que permitan identificar claramente la zona de cosecha de la zona de dilución de polen. Para esto último existen diversas alternativas, entre las más simples está la marcación con un anillo de pintura a la altura del dap y un número correlativo en los árboles que componen la zona de cosecha. Ipinza (1997) propone demarcar las zonas de cosecha y dilución con zanjas y postes enterrados en el suelo.

MANEJO DE LAS APS

El manejo del área productora de semillas está orientado a asegurar la obtención de cosechas abundantes de semilla. Para estos efectos existen diversos tratamientos culturales, aunque su aplicación no es tan común en las APS como en los huertos semilleros.

Consideraciones tales como el riego, o la inducción de floración por medios hormonales, u otros, no son comunes en las APS y se reservan principalmente para los huertos semilleros.

Entre las principales consideraciones para el manejo de un APS deben considerarse la fertilización, el control de plagas y enfermedades, y las medidas de protección del rodal.

Fertilización

Las aplicaciones de fertilizantes, junto con la apertura del rodal aumentan el vigor de los árboles, permitiendo obtener copas más densas y fuertes que producirán más frutos.

No obstante que la aplicación de fertilizantes puede mejorar la producción de semillas, en este aspecto hace falta información sobre dosis, compuestos a aplicar, épocas, y relación beneficio-costeo de la aplicación.

Una prescripción efectiva de fertilización dependerá del conocimiento que se tenga de los requerimientos nutritivos de la especie y de la disponibilidad de nutrientes minerales en el suelo. Esta prescripción idealmente deberá estar basada en al menos dos años de ensayos en un rodal específico, donde al menos un año haya sido de buena producción de semilla. Mientras no se cuente con esa información, se puede utilizar una prescripción de carácter general, como usar fertilización balanceada de NPK a razón de 450 kilos por hectárea, aplicado al rededor de cada árbol, una vez al año. La época de dicha aplicación también es crítica, pero si no se cuenta con información específica es recomendable efectuarla justo antes de la diferenciación de las yemas florales.

Protección contra pestes y enfermedades

El control de insectos debe tener una alta prioridad en los rodales manejados para producción de semillas debido a que las cosechas de frutos y semillas son anualmente arrasadas por una gran diversidad de insectos. Las pérdidas por este concepto varían de año en año, pero rara vez son menores al 10% y pueden fácilmente llegar a constituir más del 50% de la producción.

Una adecuada medida de control preventivo que debe implementarse en las APS la constituyen las inspecciones periódicas para detectar la presencia de plagas o de enfermedades que puedan afectar

a la producción de semillas. Una temprana detección de estos problemas, asociado al conocimiento de los agentes facilita su control y erradicación.

Las aspersiones con insecticidas para controlar a los insectos que dañan las semillas pueden hacerse en forma aérea o terrestre. Su eficiencia como medida de control suscita discusiones, pues es difícil conseguir aspersiones que cubran totalmente a grandes árboles, es costosa y pueden tener efectos ambientales secundarios. Particularmente compleja resulta su aplicación en el caso de especies cuyo vector de polinización lo constituyen precisamente los insectos.

A pesar de lo anterior, muchos agentes de pérdida de semillas pueden ser efectiva y económicamente controlados mediante aspersiones de insecticidas, especialmente cuando estos se aplican en forma aérea.

En el caso de los **Nothofagus**, particularmente en raulí, el principal agente de pérdida de semillas lo constituye el microlepidóptero **Perzelia spp.** El daño causado por este insecto consiste en la perforación de la semilla como consecuencia de la movilización de la larva por su interior. El daño puede ser total o parcial. En el primer caso se observan dos agujeros uno de entrada y otro de salida de la larva, en este caso el insecto se alimenta de todo el embrión dejando sólo la testa de la semilla. En el segundo caso sólo se destruye una fracción del embrión quedando la mayor parte de él en la semilla. Una forma de daño secundario asociado a este insecto consiste en la defoliación o esqueletización de las hojas más próximas a la cúpula (Schmidt et al., 1979 citado por Loewe et al., 1996).

Registros y evaluación de producción

El manejo del APS debe considerar la realización de evaluaciones de producción. Estas deberán realizarse en registros diseñados especialmente para este fin y deberán incluir todas las actividades que se han realizado en el rodal. Con esta información se puede evaluar la eficiencia del APS para producir semilla; el momento en que debe efectuarse la cosecha; y decidir si el volumen de producción de semillas justifica o no la cosecha de un año determinado.

Una forma de realizar tales evaluaciones es inventariar en forma visual cada árbol, o una muestra de ellos, para determinar si existe una cantidad suficiente de semillas que garantice la colecta. Un procedimiento adecuado para estos efectos consiste en analizar, con la ayuda de binoculares, un sector específico de la copa y posteriormente extrapolar el número total de frutos en el árbol, a partir de la observación del sector determinado. En esta operación se debe tener en consideración que desde el suelo normalmente sólo se puede ver menos de la mitad del número total de frutos.

Otras medidas de manejo

Después del raleo para conformar las APSs se deben remover los desechos y los árboles volteados. Esta operación facilita el acceso al área, reduce el riesgo de incendios, enfermedades y plagas, y facilita la ejecución de otras labores de manejo y cosecha de semilla.

Idealmente el APS se debe manejar libre de malezas y sotobosque en general. Esta consideración es especialmente válida cuando se pretende recoger la semilla con lonas extendidas en el suelo.

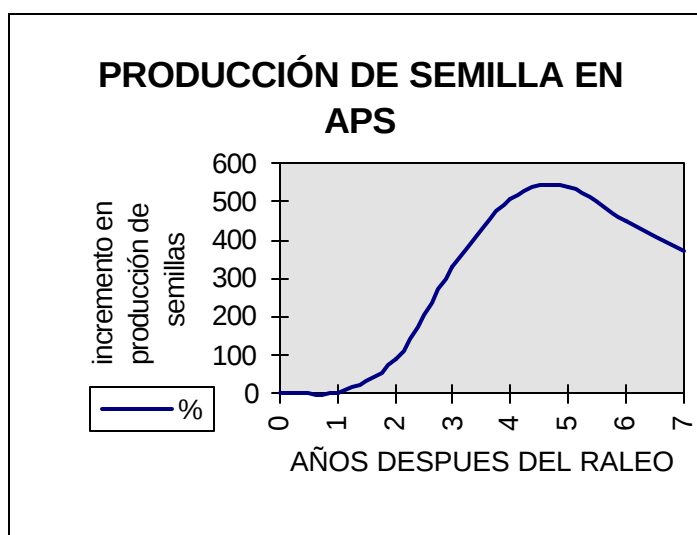
El APS debe estar rodeada, especialmente durante la temporada estival, de un cortafuego cuyas características aseguren su protección ante eventuales incendios.

PRODUCCIÓN DE SEMILLAS EN LAS APS

Existen pocos antecedentes de producción de semillas en APS, observándose que generalmente los árboles de un área productora de semillas producen más semilla que los de un rodal normal, esto como consecuencia del mayor espacio individual con que ellos cuentan y de las medidas de manejo tendientes a favorecer la producción de semillas.

Inmediatamente después del raleo que permite conformar el APS se puede observar una disminución en la producción de frutos y semillas como consecuencia del menor número de árboles por unidad de superficie. Posteriormente, en la medida que los árboles remanentes reaccionan a la intervención, la producción de semilla comienza a aumentar considerablemente. Por esta razón, la producción de semillas en el APS normalmente experimenta un desfase respecto al momento de la intervención.

En la figura 1 se representa esta situación, mostrándose el porcentaje de incremento en la producción de semillas en un APS de la especie **Pinus taeda**, respecto del mismo rodal antes de la intervención. En él se observa que la producción de semillas se incrementa violentamente entre el segundo y tercer año después de la intervención, llegando a quintuplicarse y más alrededor del cuarto año. También se hace evidente que el efecto de la intervención comienza a decrecer después del sexto año.



(FUENTE: Zobel y Talbert, 1988)

FIGURA 1
PRODUCCIÓN DE SEMILLA EN APS DE *Pinus taeda* DESPUÉS DE RALEO.

El incremento en la producción de semillas es muy variable, Cooley (1970) señala que en las condiciones de un APS la producción de conos en algunas coníferas puede aumentar en más de treinta veces. En el caso de áreas productoras de picea el aumento en la producción de semillas después del raleo que conformó el APS fue de 63%, mientras que en **Pinus taeda** hay antecedentes que la producción de las APS es entre 25 y 75% mayor que en cosechas corrientes.

Independiente de la magnitud de este incremento, no se debe olvidar que la ventaja del uso de semilla de APS está determinada por la calidad de la semilla, que es lo que en definitiva permite obtener algún grado de ganancia genética en las características que se pretende mejorar.

COSECHA DE SEMILLAS EN APS

Existen básicamente dos formas de cosechar un APS, dependiendo de si esta es temporal o semipermanente. La primera de ellas se utiliza cuando abundan los rodales de buena calidad para constituir APS. En este caso, los árboles que conforman el área productora son talados para efectuar la cosecha, actividad que se realiza en un año de buena producción de semilla. La ventaja de este método es que la semilla se obtiene a un bajo costo, pero no es aplicable a la situación de los rodales de roble y raulí en Chile, por cuanto existen pocos rodales de características compatibles con la creación de APSs y estos deberían generar semillas hasta que esté disponible aquella proveniente de huerto semillero.

En las áreas semilleras semipermanentes se opera bajo el principio de que se obtendrán varias cosechas de semillas antes de talar los árboles. En este caso la obtención de la semilla involucra un costo mayor.

En este segundo caso, la cosecha de semillas debe efectuarse tomando las precauciones necesarias para minimizar los daños a los árboles, que puedan afectar a las cosechas de los años venideros.

La cosecha propiamente tal puede efectuarse de distintas formas, una de ellas es la recolección de semillas sobre telas extendidas en el suelo. En estos casos la semilla puede haber caído en forma natural o haber sido desprendida del árbol usando sacudidores mecánicos. Esta opción en general presenta riesgos fitosanitarios para la semilla y extiende el período de colecta a toda la temporada de dispersión de semillas.

El método preferentemente usado para cosechar las APSs de coníferas lo constituye el uso de escaladores profesionales. De esta forma se puede colectar la semilla en el momento más oportuno y en un período de tiempo relativamente breve.

La trepa de árboles es una actividad cara que debe ser efectuada por personal capacitado y con experiencia. Aún así, en la medida que se hallan realizado apropiada evaluaciones de producción antes de la cosecha, el costo puede ser minimizado al efectuar la cosecha sólo en años de buena producción de semilla, y descartando a los árboles con producción escasa.

Estudios realizados en APSs de **Pinus elliottii** indican que si se considera para la cosecha sólo a los árboles que en una evaluación preliminar demuestran tener más de 100 conos en la copa, el 91% de la producción de semillas se puede obtener a un 58% del costo que hubiese significado escalar todos los árboles del APS. En forma análoga, si la colecta se realiza sólo en árboles con más de 200 conos, se consigue el 61% de la cosecha a un 38% del costo total. Resultados similares se señalan para **P. taeda** y **P. echinata** (Rudolf et al., 1974).

APS EN EL MEJORAMIENTO GENÉTICO DE *Nothofagus*

Atendiendo a las ventajas que brinda el uso de áreas productoras de semillas, especialmente en los inicios de un programa de mejoramiento genético, ellas están siendo utilizadas en dos programas de mejoramiento para especies del género **Nothofagus** en Chile. El primero de ellos, conducido por la Universidad Austral de Chile y el Instituto Forestal, contempla a las especies roble (**N. Obliqua**) y raulí (**N. alpina**), mientras que el segundo, dirigido por el Instituto Forestal, se concentra en la especie lenga (**N. pumilio**). Ambos programas son recientes y cuentan con el financiamiento de FONDEF y el apoyo de la Corporación Nacional Forestal y Empresas Forestales.

Selección de rodales

En el marco de estos proyectos, los rodales a transformar en APSs fueron seleccionados en base a antecedentes generales recabados en investigaciones anteriores, información de empresas y experiencias personales, las cuales permitieron determinar zonas de prospección donde la calidad del bosque existente podría permitir la creación de un APS.

Estos rodales candidatos a APS fueron caracterizados de acuerdo al procedimiento que se indica más adelante. Posteriormente, la evaluación de los antecedentes recopilados en la caracterización de cada rodal, sumado a la información obtenida de su propietario en cuanto a su disposición para transformarlo en un APS, determina cuales de los rodales candidatos serán definitivamente convertidos en áreas productoras de semillas.

Caracterización de los rodales candidatos

Para efectos de comparar entre sí a los rodales candidatos, y poder seleccionar en forma más objetiva a aquellos que se transformarán en APS, se procedió a caracterizar a cada uno de ellos mediante el planteamiento de parcelas de muestreo.

Para tales efectos se construyeron parcelas circulares de 1/20 de hectárea (radio = 12,61 m), las que se distribuyeron al azar, con una intensidad de muestreo del 5% (1 parcela por hectárea de rodal candidato). En ellas se evaluó a todos los árboles, registrándose antecedentes dasométricos y fundamentalmente variables relacionadas con la calidad y forma de los árboles.

Las variables consideradas en la evaluación fueron las siguientes: DAP, altura total, altura comercial, posición social, rectitud de fuste, tipo de copa, ángulo de ramas, diámetro de ramas, bifurcaciones y sanidad. La puntuación utilizada para evaluar estas variables se presenta en el cuadro 4.

CUADRO 4
PAUTA DE EVALUACIÓN DE ÁRBOLES PARA CARACTERIZACIÓN DE
RODALES CANDIDATOS A APS

VARIABLE	DESCRIPCION
Diámetro a 1,3 m de altura (DAP)	cm
Altura total (H)	m
Posición social	1= Suprimido o Intermedio 2= Dominante o Codominante
Bifurcaciones	1= Bifurcaciones en la altura comercial 2= Sin bifurcaciones o sobre la altura comercial
Sanidad	1= Daños generalizados 2= Signos locales de daño 3= Aparentemente sano
Altura comercial (Hc)	m
Rectitud de Fuste (RF)	1= No se puede proyectar una línea recta sobre el fuste 2= Más que una leve curvatura 3= Curvatura leve 4= Fuste perfectamente recto
Copa (C)	1= Muy inferior al promedio 2= Inferior al promedio 3= Promedio 4= Superior al promedio 5= Muy superior al promedio
Ángulo de ramas (AR)	
Diámetro de ramas (DR)	

Con la información de estas parcelas se procedió a calcular los parámetros descriptivos del rodal. Para estos efectos se construyó un índice de calidad de cada árbol, el cual se definió como la suma lineal de los puntajes obtenidos en las variables rectitud de fuste, copa, ángulo de ramas y diámetro de ramas. Posteriormente se simuló la conformación del APS mediante la eliminación de los datos de los individuos menos deseables y se procedió a recalcular los parámetros de rodal y coeficiente de calidad en base a los individuos superiores remanentes.

Transformación de los rodales en APS

Una vez determinados los rodales más apropiados para ser transformados en APS, se define la estrategia de intervención para transformar al rodal en un área productora de semillas. Para estos efectos, en una etapa posterior se procede a marcar en terreno un raleo utilizando el mismo criterio que se usó para simular la transformación del rodal utilizando los datos generados en sus parcelas de muestreo. El paso siguiente lo constituye la ejecución del raleo, el manejo de los desechos, la identificación de las zonas de cosecha y aislación. El raleo mencionado se realiza con la suficiente anticipación, antes de la época de floración de los árboles, de modo que la semilla se forme sólo por el cruzamiento de progenitores seleccionados.

Ganancias Genéticas Esperadas por el uso de APS de Nothofagus

El cálculo de las ganancias genéticas esperadas se realizó de la forma tradicional, empleando la **ecuación del mejorador** (1) que define a la ganancia (G) como una función de la heredabilidad (h^2) y del diferencial de selección (S).

$$(1) \quad G = h^2 S$$

Los datos utilizados para la evaluación de las ganancias genéticas por este concepto corresponden a dos renovales de roble, tres de raulí y cuatro de lenga, cada uno de ellos con una superficie promedio cercana a las 5 hectáreas.

La información recopilada en las parcelas de caracterización de los rodales y la situación de ellos después de efectuado el raleo que los transforma en APS permite definir diferenciales de selección, que representan la diferencia entre las medias de la población original y la de la población seleccionada. En este caso las medias de la población original y de la población seleccionada, para todas las características evaluadas, corresponden respectivamente a la situación del rodal antes y después de efectuar el raleo.

Posteriormente, para la estimación de la ganancia esperada en cada rasgo, se sensibilizó el valor de la heredabilidad, asumiendo valores probables entre 0,1 y 0,4.

Los valores de ganancia genética esperada para las variables, DAP, altura comercial y rectitud de fuste se presentan en los cuadros 5, 6 y 7, para las especies roble, raulí y lenga respectivamente.

CUADRO 5
GANANCIAS GENÉTICAS ESPERADAS POR USO DE APS DE ROBLE

Carácter	Orig.	Selecc.	(S)	Ganancia Esperada (G)				Ganancia Esperada (%)			
				heredabilidades				heredabilidades			
				0.1	0.2	0.3	0.4	0.1	0.2	0.3	0.4
DAP (cm)	29,15	30,70	1,55	0,16	0,31	0,47	0,62	0,53	1,06	1,60	2,13
Hc (m)	19,15	21,50	2,35	0,24	0,47	0,71	0,94	1,23	2,45	3,68	4,91
RF	1,49	2,46	0,98	0,10	0,20	0,29	0,39	6,57	13,13	19,70	26,26

CUADRO 6
GANANCIAS GENÉTICAS ESPERADAS POR USO DE APS DE RAULÍ

Carácter	Pob Orig.	Pob. Selecc.	(S)	Ganancia Esperada (G)				Ganancia Esperada (%)			
				heredabilidades				heredabilidades			
				0.1	0.2	0.3	0.4	0.1	0.2	0.3	0.4
DAP (cm)	32,23	33,43	1,20	0,12	0,24	0,36	0,48	0,37	0,74	1,12	1,49
Hc (m)	16,90	17,67	0,77	0,08	0,15	0,23	0,31	0,45	0,91	1,36	1,81
RF	1,57	2,60	1,03	0,10	0,21	0,31	0,41	6,56	13,12	19,68	26,24

CUADRO 7
GANANCIAS GENÉTICAS ESPERADAS POR EL USO DE APS DE LENGA

Carácter	Pob Orig.	Pob. Selecc.	(S)	Ganancia Esperada (G)				Ganancia Esperada (%)			
				heredabilidades				heredabilidades			
				0.1	0.2	0.3	0.4	0.1	0.2	0.3	0.4
DAP (cm)	42,40	46,55	4,15	0,41	0,83	1,24	1,66	0,97	1,96	2,92	3,91
Hc (m)	4,87	7,92	3,05	0,30	0,61	0,91	1,22	6,16	12,52	18,68	25,05
RF	1,42	2,27	0,85	0,08	0,17	0,25	0,34	5,63	11,97	17,6	23,94

Tanto para roble como para raulí los valores de ganancia exhiben un comportamiento similar, observándose en ambos casos ganancias mayores en la variable rectitud de fuste que en altura y diámetro. En el caso de lenga las magnitudes de las ganancias son similares a las de roble y raulí en diámetro y rectitud de fuste, sin embargo en altura comercial se esperan ganancias significativamente mayores.

Los valores de ganancia en DAP, como resultado del uso de áreas productoras de semillas, resultan menores que los señalados para pino radiata y ciprés. Los cuales según Shelbourne (1969) y Dyson (1969) pueden llegar a 6 y 25%, respectivamente. En cuanto a las ganancias en rectitud de fuste Shelbourne menciona valores cercanos a 25% para pino radiata, cifra que coincide con las mayores ganancias estimadas para roble, raulí y lenga.

En general los valores de ganancias genéticas esperadas, están sujetos a una subestimación como consecuencia de haber caracterizado a la población original utilizando los rodales que se transformarían en áreas productoras de semillas. Estos son rodales de características superiores al resto y por lo mismo reducen el diferencial de selección utilizado para efectuar las estimaciones de ganancias.

CONCLUSIONES

Durante los inicios de un programa de mejoramiento genético, las características de las APS y las ventajas asociadas a su utilización, las convierten en excelentes herramientas al servicio de la producción operacional de plantas con algún grado de mejoramiento.

La transformación de un rodal en un área productora de semillas, no impide que estas superficies sean destinadas finalmente a la producción maderera.

En compensación a la falta de información específica para APSs de **Nothofagus**, existe suficiente información para otras especies, particularmente coníferas, así como también antecedentes de carácter general, los cuales combinados con la experiencia práctica permitirán dimensionar eficientemente la creación y operación de APSs de las especies contempladas en los programas de mejora.

La selección de los rodales a transformar no puede basarse exclusivamente en las características iniciales de éste, por cuanto al tener distinto número de árboles no es posible una comparación directa entre candidatos, debido a que cada uno puede soportar un diferencial de selección diferente para constituir el APS. Por lo mismo la selección debe considerar fundamentalmente las características de las APS resultantes de intervenir cada rodal, y en definitiva transformar a aquel que genere la mejor APS.

En la medida en que se implemente un esquema riguroso para seleccionar los rodales a transformar y los árboles a conservar como productores de semillas dentro del APS, mayor serán las ganancias genéticas que ellas podrán generar.

REFERENCIAS

Cooley, J. 1970. Thinning and fertilizing red pine to increase growth and cone production. USDA Forest Service. Research Paper Nº 42. 5 p.

Dyson, G. 1969. Improvement of stem form and branching characteristics in Kenyan cypresses. En: World Consultation on Forest Tree Breeding. V. 1. FAO, Documentos. Roma, Italia. pp 303 - 315.

Gutiérrez, B. 1997. El uso de las áreas productoras de semillas en el mejoramiento genético forestal. En: 1er Taller del Proyecto FONDEF D-1052 "Mejoramiento Genético para Especies de **Nothofagus** de Interés Económico". Valdivia, 3 de julio de 1997.

Hoffmann, A. 1982. Flora Silvestre de Chile, Zona Austral. Ed. Fundación Claudio Gay. Santiago, Chile 248 p.

Ipinza, R. 1997. Establecimiento y Manejo de Rodales Semilleros de Especies Forestales. Borrador de Documento en Preparación. 22 p.

Ipinza, R.; Emhart, V. y Gutiérrez, B. 1997. Areas productoras de semillas de roble y raulí: Ganancias genéticas en el corto plazo. Chile Forestal nº 252. Agosto, 1997.

Ipinza, R.; Gutiérrez, B. y Emhart, V. 1997. Areas productoras de semillas de roble y raulí: estrategia probada y rápida. Chile Forestal nº 253. Septiembre, 1997.

Loewe, V.; Toral, M.; Freitte, G.; Camelio, M.; Mery, A. y López, C. 1996. Monografía de raulí *Nothofagus alpina*. Instituto Forestal. Santiago. 61 p +8 anexos.

Mascareño, A. 1988. Evaluación de ensayo de semillación y regeneración de lenga bajo diferentes tratamientos a la cama de semillas en la Reserva Forestal Trapananda, Coyhaique, XI Región. Tesis Fac. Cs. Forestales UACH, Valdivia. 95 p.

Matthews, J. 1962. Seed selection and tree breeding in Britain. For. Comm., 8th Brit. Common. For Conf. 1962. East Africa. 5 p.

Muniswami, K. 1977. Population improvement and hibridization of teak. En: Third World Consultation on Forest Tree Breeding. Camberra, Australia, 21- 26 March, 1977. pp 507 - 544

Muñoz, M. 1988. Algunos antecedentes sobre propagación de *Nothofagus*. Ciencia e Investigación Forestal Vol 7 (2): 377-389

Nienstaedt, H. y Snyder, B. 1974. Principles of genetic improvement of seed. En: Seeds of woody plants in the United States. Agriculture Handbook nº 450. Forest Service, U.S. Department of Agriculture. Washington D.C., USA. pp. 41- 52.

Oskarsson, O. 1971. Selection diferencial and the estimate of genetic gain in plus stands. Folia Forestalia. 104 p.

Rudolf, P.; Dorman, K.; Hitt, R. y Plummer, P. 1974. Production of genetically improved seed. En: Seeds of woody plants in the United States. Agriculture Handbook nº 450. Forest Service, U.S. Department of Agriculture. Washington D.C., USA. pp. 53 - 74.

Schmidt, H; Ipinza, R. y Vial, L. 1979. Regeneración en bosque nativo de raulí. Estudio bibliográfico. Proyecto FO:DP/CHI/76/003. Documento de Trabajo nº 24. 124 p.

Shelbourne, C. 1969. Provenance seed stands and provenance conservation stands. Danida. Technical Note nº 14. 42 p.

UACH-INFOR. 1996. Mejoramiento Genético para Especies de **Nothofagus** de Interés Económico. Documento de formulación de proyectos. Tercer Concurso Nacional de Proyectos de Investigación y Desarrollo. FONDEF.

Zobel, B. y Talbert, J. 1988. Técnicas de mejoramiento genético de árboles forestales. Editorial Limusa. México. 545 p.

BASES MATEMÁTICAS PARA SELECCIÓN DE ÁRBOLES PLUS

Roberto Ipinza Carmona¹

INTRODUCCIÓN

El establecimiento de una plantación de pino es un trabajo caro y difícil. Los costos de la planta son sólo una pequeña parte del total, aunque una mal elección del material puede a menudo reducir la productividad y el valor de la plantación y, en casos extremos, llevarla a un completo fracaso (Lantz y Kraus 1987). Por el contrario, una buena elección del material genético disponible permitirá un crecimiento en el volumen y en el valor de la plantación por unidad de superficie mucho mayor. La utilización de un material genético adecuado es una piedra angular en la productividad forestal.

El mejoramiento genético de **Pinus taeda** ha logrado ganancias adicionales en volumen por encima de las obtenidas al utilizar fuentes de semilla no mejoradas. En el primer ciclo del huerto semillero se han producido semillas que cuando fueron plantadas en plantaciones mixtas, crecieron desde un 8 a un 12 por ciento más en volumen por hectárea a la edad de cosecha (25 a 28 años dependiendo de la calidad del sitio), que árboles creciendo en poblaciones naturales (Talbert et al 1985). El valor del mejoramiento genético basado en la calidad (rectitud del fuste, resistencia a las enfermedades y densidad de la madera) es más difícil de evaluar, pero se cree que es al menos igual al valor del mejoramiento en las tasas de crecimiento. Los huertos semilleros 2.0 están ahora produciendo más del 50 % de la semilla cosechada en la región y estos huertos entregarán un aumento del 4 al 8 por ciento en el mejoramiento, sobre la ganancia del primer huerto establecido en los años sesenta.

En Chile, la ganancia genética obtenida al completar el primer ciclo de mejoramiento promedio en **Pinus radiata**, ha sido estimada por Apiolaza et al., (1994b). La ganancia en los ensayos de polinización abierta (EPPA), es la diferencia entre el promedio de las familias seleccionadas y los controles. Los controles pueden ser mezcla de árboles plus o controles comunes. Lamentablemente estos últimos son inestables, por lo que su uso como conectores presenta algunos problemas. No obstante, las estimaciones de ganancias genéticas que a continuación se indican deben considerarse sólo como referenciales.

Dependiendo de la situación específica, con las depuraciones de los huertos a través de la información genética de su progenie, es posible incrementar las ganancias en volumen a un 30 a 35%.

Es necesario dejar claro que para estimar la verdadera ganancia genética de la población seleccionada, es necesario establecer un ensayo de ganancia ad-hoc.

¹ Ingeniero Forestal. Dr. Ingeniero de Montes. Instituto de Silvicultura. Universidad Austral de Chile. Casilla # 567. Valdivia, Chile.
e-mail: ripinza@valdivia.uca.uach.cl

CUADRO 1
GANANCIA GENÉTICA POR SELECCIÓN Y HUERTO, SEGÚN TIPO DE ANÁLISIS Y CLASE DE EDAD,
PARA LA VARIABLE VOLUMEN Y RECTITUD.

Variable	Clase Edad	Pares de ensayos	Ganancia por selección (%)	Ganancia por huerto (%)
Volumen	6	16	1.4	2.8
(m3)	9	21	4.7	9.4
	13	9	6.4	12.8
Rectitud	6	10	3.0	6.0
(1 a 3)	9	12	6.1	12.2
	13	7	7.6	15.2

Existe una gran cantidad de ejemplos de estimaciones de ganancias genéticas en el mundo durante el primer ciclo de mejora. A la pregunta de porqué se han logrado estas ganancias, la respuesta es que la selección de árboles plus ha sido exitosa. El éxito depende de varios principios genéticos básicos que el mejorador debe tener en cuenta. El presente capítulo intenta explorar las bases que deben ser consideradas para una apropiada selección de árboles plus.

GANANCIA GENÉTICA OBTENIDA POR LA SELECCIÓN DE ÁRBOLES PLUS EN RODALES COETANEOS

Debido a que la selección de árboles plus se realiza en función de su fenotipo, la ganancia genética (ΔG) que se obtiene depende de la heredabilidad (h^2 o H^2) y del diferencial de selección (S) (Falconer, 1986), esto es:

$$\Delta G = H^2 * S \quad (1)$$

A partir de esta fórmula se desprende que las únicas formas de aumentar la ganancia genética debido a la selección de árboles plus son aumentando la heredabilidad, aumentando el diferencial de selección, o ambos.

Aumento de la heredabilidad

La variación fenotípica entre árboles en un rodal (s_p^2) es consecuencia de las diferencias entre sus genotipos (s_g^2), de la variabilidad del medio ambiente (s_e^2) y de las diferencias de edad (s_t^2). Expresando esto matemáticamente asumiendo un modelo aditivo lineal, se obtiene la siguiente expresión:

$$s_p^2 = s_g^2 + s_e^2 + s_t^2 \quad (2)$$

Para simplificar el modelo en esta fórmula no se ha considerado las interacciones entre el genotipo, el ambiente y la edad. La selección de un árbol plus siempre implica algún nivel de comparación entre individuos de la población base. El éxito de la selección está directamente relacionado con la efectividad de la comparación para identificar árboles genotípicamente superiores a través de sus diferencias fenotípicas. La fórmula indica que **la efectividad de la comparación, y por ende de la selección, aumenta conforme disminuyen las diferencias ambientales y de edad entre los**

individuos que se están comparando. De esta forma, el efecto del genotipo adquiere mayor importancia relativa en la expresión del fenotipo.

En un rodal, la importancia relativa del efecto de las diferencias genéticas sobre las diferencias fenotípicas entre los árboles es medida a través de la heredabilidad en sentido amplio (H^2), la cual es aprovechada si se utiliza la propagación clonal. Cuando la propagación es sexual normalmente se utiliza el efecto genético promedio del árbol sobre su descendencia, por lo que en el cálculo de la ganancia se usa la heredabilidad en sentido estricto (h^2), ambas heredabilidades se definen a continuación:

$$H^2 = \frac{s_G^2}{(s_G^2 + s_E^2 + s_T^2)} = \text{heredabilidad en sentido amplio} \quad (3)$$

$$h^2 = \frac{s_A^2}{(s_G^2 + s_E^2 + s_T^2)} = \text{heredabilidad en sentido estricto} \quad (4)$$

donde el numerador corresponde a la varianza genética aditiva.

Observe que en el cálculo de ambas heredabilidades se incluye la varianza debido a la edad (s_T^2), esto se debe a que frecuentemente en poblaciones naturales, la edad de los árboles es desconocida y variable y, obviamente, ejerce un efecto sobre la expresión fenotípica en muchas características. Normalmente, s_T^2 es eliminada del modelo al incluir la edad en la definición de la variable de respuesta. En algunos casos también se incluye la edad como covariable en el modelo aditivo.

Se concluye entonces que la efectividad de la comparación fenotípica para identificar diferencias genotípicas aumenta directamente con la heredabilidad.

Al examinar estas dos últimas fórmulas también se concluye que existen dos formas de aumentar la heredabilidad: a) aumentar la variabilidad genética (por ejemplo, introduciendo nuevo material a la población base) y b) disminuir la varianza no genotípica ($s_E^2 + s_T^2$).

Normalmente, al momento de realizar la selección de árboles plus, la población base ya está definida y la única forma de aumentar la heredabilidad es disminuyendo la varianza no genotípica entre los árboles que se están comparando, es decir la varianza ambiental y la varianza de la edad.

Reducción de la varianza ambiental (s_E^2)

Para reducir la varianza ambiental durante el proceso de selección es necesario que la comparación se haga entre árboles que estén localizados en ambientes similares; esto se alcanza comparando árboles vecinos. En este sentido, la reducción del área de vecindad con cuyos árboles se compara el árbol candidato aumenta la efectividad de la comparación. No obstante, la vecindad debe contener suficientes árboles para hacer una comparación adecuada. La probabilidad de aumentar la variación ambiental crece con el aumento del área que se considere. Normalmente cuando se selecciona en plantaciones o rodales naturales puros coetáneos, el árbol candidato se compara con los árboles existentes en un radio de 10 a 20 metros, dependiendo de la densidad existente y de la configuración topográfica. La forma del área debe adecuarse en cada caso de manera que se excluya cualquier factor ambiental que distorsione la comparación. Por ejemplo, no se deben usar como árboles de comparación los árboles del borde del rodal, a menos que se esté considerando como candidato un

árbol de borde. En el caso de pendientes, se debe procurar que los árboles de comparación se localicen bajo la pendiente en relación al candidato.

Dentro de bosques o plantaciones puras existen variaciones ambientales que afectan el fenotipo de los árboles. Es necesario entonces dividir la población base en subpoblaciones usando como criterio variaciones en factores importantes tales como pendiente, fertilidad, drenaje, manejo, etc. y seleccionar en cada subpoblación de manera independiente. Así se evita el error de seleccionar sólo en sitios buenos debido a la existencia en ellos de mejores fenotipos. No existe razón alguna para pensar que en ambientes limitantes no existan genotipos superiores.

En bosques naturales multietáneos pie a pie normalmente no es posible encontrar árboles de la misma especie lo suficientemente cerca del árbol candidato. En este tipo de poblaciones, la calidad fenotípica del árbol candidato se compara con la de los árboles en la región y de esta manera, al aumentar las diferencias ambientales y de edad entre los árboles que se están comparando, la heredabilidad tiende a ser baja y por lo tanto se reduce significativamente la eficiencia de la selección (Ledig, 1974).

Por otra parte, si a través de regresiones se puede estimar el efecto de cualquier factor ambiental (competencia, fertilidad, pendiente, saturación hídrica del suelo, etc.) dentro del rodal sobre el valor fenotípico de la variable de interés, entonces es posible calcular un valor fenotípico corregido sobre el cual efectuar la selección, reduciendo así la varianza ambiental y aumentando la heredabilidad. El aumento de la heredabilidad en este caso depende del porcentaje de varianza ambiental que explique la regresión. Sin embargo, este método normalmente no se utiliza debido a que las relaciones entre las características de interés de los árboles y factores ambientales específicos no son conocidas para casi todas las especies forestales. Por otra parte, efectuar estudios para determinar dichas relaciones puede resultar muy caro si el objetivo es únicamente la selección de árboles. Sin embargo, se menciona esta posibilidad porque sería muy útil aplicarla si la situación y los conocimientos lo permiten.

Reducción de la varianza de edad (s_T^2)

El efecto de las diferencias de edad entre los árboles que se están comparando es muy importante, especialmente para variables de crecimiento y reproductivas. Entre menos diferencias de edad existan más efectiva será la comparación entre árboles. Por esta razón, la selección en plantaciones y rodales coetáneos homogéneos es más efectiva que en rodales multietáneos o en poblaciones de árboles dispersos de edades diferentes y desconocidas.

Si la población base está formada por muchos rodales de edades distintas, estos se pueden agrupar por clases de edad y seleccionar en cada uno independientemente. Si dentro de cualquier subpoblación los árboles tienen la misma edad, entonces

$$s_T^2=0.$$

Idealmente, la selección se debe hacer en poblaciones de edad semejante a la de rotación. Sin embargo, esto no siempre es posible por lo que en la práctica se acepta seleccionar árboles con una edad de por lo menos la mitad de la edad de rotación.

Aumento del diferencial de selección.

El diferencial de selección (S) se puede definir como:

$$S = \bar{X}_p - \bar{X}_0 \quad (5)$$

donde:

$\bar{X}_p$ = la media de los árboles que darán origen a la nueva población

$\bar{X}_0$ = la media de la población en la que se efectúa la selección.

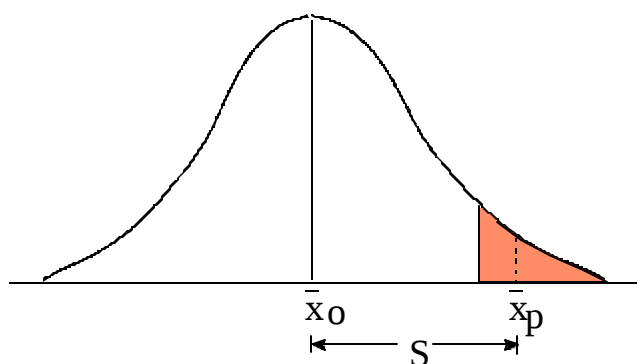


FIGURA 1.
DIFERENCIAL DE SELECCIÓN.

En la Figura 1 se puede apreciar que en la medida que el valor de "S" sea mayor, es decir a mayor distancia entre X_0 y X_p , mayor será el valor de "S" y por lo tanto, mayor será la ganancia genética.

En teoría, si para una variable "X" se conociera el valor de cada árbol (X_i) y la media en su vecindad inmediata ($\bar{X}_{0i}$), entonces se podría calcular un diferencial para cada árbol ($S_i = X_i - \bar{X}_{0i}$). De esta forma, el diferencial de selección (S) sería el promedio de los " S_i " de los árboles que darán origen a la nueva población. Si se conocieran los " S_i " de todos los árboles de la población base, se podría aumentar el diferencial de selección "S" hasta un valor deseado, el cual estaría limitado sólo por la variación fenotípica de la población base. Este procedimiento puede resultar caro y laborioso, y es aplicable sólo en rodales naturales coetáneos o en plantaciones. En rodales multietáneos, rodales heterogéneos y árboles aislados, el procedimiento no se puede aplicar ya que no es posible estimar la media de las vecindades " $\bar{X}_{0i}$ ".

El diferencial de selección se puede estimar de dos maneras:

a) Se utiliza el promedio general del rodal para estimar X_0 y no el promedio de los árboles vecinos a los árboles seleccionados. Si la selección se realiza adecuadamente, es decir, en todas las condiciones ambientales del rodal, entonces el promedio del rodal debe ser un buen estimador de las medias de los árboles vecinos al candidato. Sin embargo, con esta práctica se corre el riesgo de que la media general del rodal no sea la misma que la media de las áreas donde se seleccionaron los árboles. Por ejemplo, para características de crecimiento, existe la tendencia a seleccionar árboles plus en los mejores sitios debido a que en ellos están la mayor parte de los árboles más

desarrollados. La media de los mejores sitios ($\bar{X}_m$) es mayor que la media en toda la población ($\bar{X}_0$) lo que implica que el diferencial de selección estimado por este método (S_e) es mayor que el diferencial real (S), sobrestimando así la ganancia genética. Expresado matemáticamente se tiene que:

$$\begin{aligned} \text{Si } \bar{X}_m > \bar{X}_0, & \text{ entonces} \\ (\bar{X}_p - \bar{X}_0) > (\bar{X}_p - \bar{X}_m) & \text{ y puesto que} \\ S_e = (\bar{X}_p - \bar{X}_0) \text{ y } S = (\bar{X}_p - \bar{X}_m), & \text{ entonces} \\ S_e > S \end{aligned}$$

b) El segundo método consiste en medir el " S_i " de cada uno de los árboles candidatos y luego elegir los árboles con los mayores " S_i " como árboles plus. El diferencial de selección " S " será entonces el promedio de los " S_i " de los árboles plus.

Para maximizar el diferencial de selección, **es necesario que el conjunto de árboles candidatos contenga realmente los árboles con los mejores " S_i " de la población base**. Para lograr esto se debe seguir, en lo posible, las siguientes recomendaciones:

- Aumentar la objetividad en la selección de los árboles candidatos.

No se debe olvidar que la selección de cada candidato está basada en la superioridad de éste con respecto a sus vecinos y no a la población completa. Cuando se están buscando árboles candidatos no se debe mirar el fenotipo del árbol en forma absoluta sino, más bien, el grado de superioridad de éste dentro de la vecindad donde se encuentra.

- Recorrer la población completa.

Se debe recorrer sistemáticamente toda la población, evitando así seleccionar sólo en sitios buenos o malos, o perder buenos individuos por azar.

- Aumentar el número de árboles candidatos.

Al aumentar el número de árboles candidatos crece también la probabilidad de incluir los árboles con los mayores " S_i " de la población base.

Una vez que se ha asegurado que entre los candidatos están los árboles con los mayores " S_i ", entonces el diferencial de selección puede ser aumentado hasta el valor deseado, el cual está limitado sólo por la variabilidad fenotípica de la población.

GANANCIA GENÉTICA OBTENIDA POR LA SELECCIÓN DENTRO DE LA FAMILIA EN BOSQUES NATURALES

Como se ha indicado con anterioridad la ganancia depende de la intensidad de selección (i), de la heredabilidad (h^2) y de la desviación estándar fenotípica (σ_p). Parece intuitivamente razonable que el uso de los árboles vecinos para corregir los efectos ambientales incrementará la ganancia genética.

Sin embargo existe el peligro de que los árboles vecinos estén relacionados con el árbol candidato y bajo esa condición, esta selección se convierte en una selección dentro de familia (Falconer, 1986), esta situación simula los bosques naturales que tienen una estructura multietanea, pero coetanea en bosquetes. En el anexo 1 se muestra un ejemplo donde se compara la selección masal y dentro de la familia en termino de ganancias genéticas.

Tanto la varianza genética aditiva y la varianza fenotípica pueden ser divididas en componentes dentro de la familia (σ_b^2) y entre familias (σ_w^2) como en el Cuadro 2. Para familias de un tamaño finito, la varianza entre familias se verá incrementada por el error estándar de las medias familiares, σ_w^2/n , donde n es el número de individuos en la familia. De este modo, la varianza residual dentro de la familia se reduce a σ_w^2/n .

CUADRO 2
COMPONENTES OBSERVADOS Y CAUSALES DE LA VARIANZA
PARA FAMILIAS DE TAMAÑO N.

Varianza observada	Cuadrados medios esperados	Componentes causales	
		genética aditiva	Fenotípica
Entre medias familiares	$\sigma_b^2 + 1/n \sigma_w^2$	$1 + (n-1)r\sigma_G^2/n$	$1 + (n-1)t\sigma_P^2/n$
Entre individuos dentro de familias	$\sigma_w^2 - 1/n \sigma_w^2$	$(n-1)(1-r)\sigma_G^2/n$	$(n-1)(1-t)\sigma_P^2/n$

Para familias de tamaño infinito, la varianza genética aditiva entre familias es σ_G^2 , donde r es el coeficiente de parentesco; por ejemplo r = 0.25 para familias de medios hermanos y r = 0.5 para familias de hermanos completos bajo los supuestos mendelianos de herencia diploide y ausencia de genes ligados (Falconer 1986). El remanente $(1-r)\sigma_G^2$ es la varianza genética aditiva dentro de las familias. Pero para familias localizadas aleatoriamente de tamaño finito, la varianza genética aditiva entre familias es incrementada por el $1/n$ de la varianza genética aditiva dentro de familias de manera que la varianza genética también se reduce.

La varianza fenotípica entre familias puede ser escrita como σ_P^2 , donde t es el coeficiente de correlación entre clases, σ_b^2/σ_P^2 , una medida de la similitud dentro de grupos. El remanente de la varianza dentro de familias es $(1-t)\sigma_P^2$. Nuevamente para familias de tamaño finito, la varianza entre familias es aumentada en $1/n$ la varianza dentro de familias y la varianza dentro de familias es reducida en esta proporción (cuadro 2).

Para selección individual, la heredabilidad es la proporción entre la varianza genética aditiva y la varianza fenotípica:

$$h^2 = \frac{\sigma_G^2}{\sigma_P^2} \quad (6)$$

La heredabilidad dentro de la familia es la varianza genética aditiva dentro de familias dividida por la varianza fenotípica dentro de familias:

$$\begin{aligned}
 h_w^2 &= \frac{(n-1)(1-r)s_G^2}{(n-1)(1-t)s_P^2} \\
 &= \frac{(n-1)s_G^2}{(1-r)s_P^2} \\
 &= \frac{(1-r)h^2}{(1-t)} \quad (7)
 \end{aligned}$$

La desviación estándar fenotípica para la selección individual es σ_P mientras que la desviación estándar aplicable a la selección dentro de las familias es:

$$\sigma_{Pw} = \sigma_P \sqrt{\frac{(n-1)(1-t)}{n}}$$

De esta manera la ganancia para la selección dentro de familias es:

$$\begin{aligned}
 \Delta G_w &= ih^2\sigma_{Pw} \\
 &= ih^2\sigma_P \frac{(1-r)}{(1-t)} \sqrt{\frac{(n-1)(1-t)}{n}} \\
 &= ih^2\sigma_P (1-r) \sqrt{\frac{(n-1)}{(1-t)}} \quad (8)
 \end{aligned}$$

Un análisis de la ecuación 8 muestra que la ganancia genética disminuye a medida que el grado de r , dentro de la familia se incrementa. En un caso extremo, para $r = 1$ (lo que es un clon o una línea completamente homocigota), ninguna ganancia es posible.

También la ganancia está inversamente relacionada a $(1-t)$, donde t mide la variación entre grupos relativa a la varianza fenotípica total y nunca puede ser mayor a uno. La variación entre grupos o la similitud dentro de los grupos (ya sea el árbol candidato y sus controles o familias), depende de 1) la relación entre los individuos dentro del grupo, 2) la varianza genética aditiva y 3) los efectos de un ambiente común. Por lo tanto, la correlación intraclase puede ser entendida como:

$$\begin{aligned}
 t &= \frac{rs_G^2 + s_C^2}{s_P^2} \\
 &= r(s_G^2 + s_P^2) + (s_C^2 + s_P^2) \\
 &= rh^2 + c^2 \quad (9)
 \end{aligned}$$

Donde c^2 es la proporción de la varianza total producida por la variación ambiental entre el árbol candidato y los árboles vecinos. La fórmula para ganancia genética de la selección dentro de familias (Ec. 8) se puede utilizar para calcular la ganancia de la selección por el método de comparación de árboles.

CONCLUSIONES

La selección por comparación de árboles adyacentes, intenta corregir los valores fenotípicos de sus efectos ambientales, evaluando al árbol candidato en relación a los mejores árboles que lo rodean. La selección individual en cambio, se basa en la selección del fenotipo individual del árbol sin considerar los árboles adyacentes. Debido a que existe la posibilidad de alguna relación entre los árboles adyacentes dentro de un sitio, en especial en los rodales naturales, el método de comparación puede ser tratado como una selección dentro de familias. Esta selección resultará en una mayor ganancia que la selección individual, sólo si la relación familiar es muy baja y si la variación ambiental (c^2) es muy grande en relación a la variación genética y a la variación ambiental dentro del grupo.

REFERENCIAS

- Apiolaza, L., White, T. y Hodge, G. 1994a. Análisis Genético de **Pinus radiata** en la Cooperativa de Mejoramiento Genético UACH/CONAF/Empresas Forestales: Estimación de Heredabilidad, Interacción Genotipo - Ambiente, Correlación Edad - Edad y Correlación entre Características en los ensayos de Progenie de Polinización Abierta. (Primer Informe). 23 p.
- Apiolaza, L., White, T. y Hodge, G. 1994b. Análisis Genético de **Pinus radiata** en la Cooperativa de Mejoramiento Genético UACH/CONAF/Empresas Forestales: Estimación de Ganancia Genética realizada en los ensayos de Progenie de Polinización Abierta. (Primer Informe). 7 p.
- Falconer, D. 1986. Introducción a la genética cuantitativa. CECSA, Segunda edición. 383 p.
- Ipinza, R., Apiolaza, L., Morales, E., Pérez, E., Vergara, R. y Alvear, C. 1995. Curso: Aspectos Cuantitativos para el Mejoramiento Genético. Concepción, 24 al 26 de abril de 1995. Cooperativa de Mejoramiento Genético. UACH/CONAF/EMPRESAS FORESTALES. 188 p.
- Ipinza, R. 1998. Mejoramiento Genético Forestal. Serie Técnica No. 42. Santafé de Bogotá, Agosto de 1998. Programa CONIF - Miniagricultura. 162 p.
- Lanz, C. y Kraus, J. 1987. A guide to southern pine seed source. General Technical Report SE-43. Southeastern Forest Exp. Station, USDA - Forest Service Asheville, N.C. 34 p.
- Ledig, F. (1974). An analysis of methods for the selection of trees from wild stands. Forest Science. Volume 20, number 1, pp. 2-16.
- Quijada, M. 1980. Selección de árboles forestales. En: Mejora genética de árboles forestales. Informe sobre el curso de capacitación FAO/DANIDA sobre mejora genética de árboles forestales. Mérida, Venezuela. 1980. Estudio FAO:MONTES No. 20 pp.169-176.
- Talbert, J., Weir, R. y Arnold, R. 1985. Cost and benefits of a mature first-generation loblolly pine tree improvement program. Journal of Forestry 83(3):162-166.
- Weir, R. 1996. The Impact of Genetics on Forest Productivity. <http://www.forestry.auburn.edu/coops/sfnmc/class/genetic.html>
- Zobel, B. y Talbert, J. 1988. Técnicas de mejoramiento genético de árboles forestales. Editorial Limusa. México, 545 p.

ANEXO 1

Comparación de ganancia genética para las metodologías de selección masal y selección familiar, utilizando información del ensayo "El Morro".

CUADRO 3
PARÁMETROS GENÉTICOS DEL ENSAYO DE EUCALYPUS NITENS "EL MORRO"

Rasgo	Heredabilidad ¹ (h ²)	Varianza fenotípica total σ^2_P	Componentes de varianza		
			σ^2_G	σ^2_b	σ^2_w
DAP (cm)	0.2275	7.714	2.807	0.8576	4.049

¹ El cálculo de la heredabilidad se realizó utilizando un factor de corrección debido a la autopilinización. En este caso fue de 0.4 para medios hermanos (en lugar de 0.25, que es normalmente utilizado).

La ganancia genética (ΔG) que se obtiene de la selección masal es (Ecuación 1):

$$\begin{aligned}\Delta G &= h^2 * S \\ &= 0.2275 \times (15.21 - 7.24) \\ &= 1.813\end{aligned}$$

La ganancia para la selección dentro de familias es (Ecuación 8):

$$\begin{aligned}\Delta G_w &= ih^2\sigma_{pw} \\ &= ih^2\sigma_P(1-r) \sqrt{\frac{(n-1)}{(1-t)}} \\ &= 2.665 \times 0.2275 \times 2.78 \times 0.6 \times 5.1 \\ &= 5.16\end{aligned}$$

donde $t = rh^2 + c^2 = 0.4 \times 0.2275 + 0.11 = 0.01$

i = intensidad de selección ($i = 2.665$ para un árbol de cada 100)

r = coeficiente de parentesco ($r = 0.25$ para medios hermanos)

n = número promedio de individuos por familia ($n = 27$ para este

ejemplo)

El cálculo de esta ganancia se ve dificultado por la falta de información y análisis adecuados para la determinación del valor c^2 , el que corresponde a la proporción de la varianza total producida por la variación ambiental entre el árbol candidato y los árboles vecinos. Pese a este inconveniente, es notoria la superioridad en la ganancia que muestra la selección dentro de familias vs la selección masal (5.16 y 1.813 respectivamente).

MÉTODOS DE SELECCIÓN DE ÁRBOLES PLUS

Roberto Ipinza Carmona¹

INTRODUCCION

Un árbol plus, es un árbol fenotípicamente sobresaliente en una o varias características de interés económico. El objetivo de la selección de árboles plus es usarlos como progenitores en las poblaciones de mejoramiento y de producción. En este capítulo se excluirá la selección de árboles a partir de pruebas genéticas, es decir, la selección de árboles élite o genéticamente superiores.

La selección de árboles plus, especialmente en el primer ciclo de mejora puede hacerse en plantaciones y en bosques naturales. Esto no quiere decir que en ciclos de generación avanzada no puedan incorporarse árboles plus.

Existe una variada literatura sobre la selección de árboles plus y son autores suecos, finlandeses, norteamericanos, australianos, neozelandeses y chilenos, los que han perfeccionado esta fundamental tecnología. En el Anexo 1, se presenta una pauta para la selección de árboles plus de **Pinus taeda**, similar a la analizada en el presente capítulo.

La selección de árboles plus comienza con establecer cuidadosamente las características que definirán un árbol plus. Estas deben cumplir con las siguientes condiciones:

- Presentar variación genética.
- Tener importancia económica.
- Presentar niveles aceptables de control genético.

La mayoría de las poblaciones de árboles forestales está conformada de numerosos genotipos heterocigóticos. La condición de heterocigosidad es especialmente pronunciada en especies anemófilas, es decir, polinizadas por el viento. Las gimnospermas y los **Nothofagus** entre otras presentan esta condición; los eucalipto presentan un sistema mixto de reproducción, es decir, su progenie puede ser de origen exogámico y endogámico, por lo que es necesario considerar estos elementos en la selección de árboles.

Las características que se elijan para la selección deben ser aquellas que estén directamente relacionadas con el objetivo del programa de mejora genética. Una vez definidas éstas, se estima la ponderación económica de cada variable, es decir, su efecto en el producto económico. Por ejemplo, en un proceso de producción de pulpa, las variables que exhiben mayor importancia económica son el rendimiento pulpable, la densidad de la madera y finalmente el volumen. Esto implica que desde el punto de vista práctico la densidad de la madera y el volumen no puede quedar fuera del proceso de selección. Posteriormente, si no se dispone de valores de heredabilidad de la especie y de la localidad en estudio, se pueden estimar a base de valores estándar, en este caso se recomienda utilizar valores conservadores.

Una vez estimada la posible ganancia genética, también se puede estimar su efecto económico en cada una de las características y determinar así su ponderación.

¹ Ingeniero Forestal, Dr. Ingeniero de Montes, Instituto de Silvicultura. Universidad Austral de Chile. Casilla # 567. Valdivia, Chile.
e-mail: ripinza@valdivia.uca.uach.cl

Las características con un bajo valor relativo pueden ser eliminadas y seleccionar sólo para aquellas que sean realmente importantes. Generalmente es recomendable seleccionar para un máximo de dos o tres características a la vez (Zobel y Talbert, 1988), ya que a medida que se consideran más variables, menores serán las ganancias genéticas. Para las características más importantes se puede fijar un valor mínimo debajo del cual el candidato se rechaza. Es decir, se pueden definir características "descalificadoras", en donde el árbol se elimina inmediatamente. Por ejemplo, ataque de plagas y enfermedades, árboles bifurcados y presencia de cola de zorro en pino. Las características "descalificadoras" no se incluyen en los métodos de puntaje ya que el árbol por lo general es eliminado automáticamente, independientemente del valor de las otras características.

Se debe definir una edad mínima de selección conocida también como edad base. Esta debe ser la edad en la que el efecto del genotipo se ha manifestado sobre la característica de interés. Por ejemplo, para la densidad de la madera en **E. globulus**, la edad mínima está alrededor de los 8 años. Para características de crecimiento y de forma generalmente se usa la mitad del período de rotación, pudiendo bajar hasta un cuarto de la rotación, siempre y cuando se tenga más información. Cuando la edad no es conocida se puede definir una altura mínima del árbol.

CONSIDERACIONES GENERALES

Es necesario tener en cuenta siempre que los factores que controlan el éxito del mejoramiento genético son: cantidad de variación presente en las especies, carácter a mejorar, intensidad de selección, método de selección, heredabilidad del carácter bajo selección y método de propagación.

De acuerdo a esto, para la selección de los árboles plus se deben realizar los siguientes pasos:

- Definir el método de selección, el carácter o rasgo que se considerará y los requisitos mínimos de los árboles candidatos.
- Elegir las áreas y poblaciones donde se efectuará la selección. Es deseable que éstas sean de las mejores procedencias conocidas y que se encuentren plantadas en el área donde se utilizará el material mejorado, para evitar reducciones en la ganancia genética por efecto de la interacción genotipo - ambiente.
- Prospeccionar sistemáticamente las áreas elegidas y seleccionar los árboles candidatos. Por lo general este trabajo lo efectúan cuadrillas o brigadas de campo previamente entrenadas. Preferiblemente, cuando se selecciona en plantaciones o en rodales naturales coetáneos, los árboles candidatos no deben ser árboles de borde. Si un árbol de borde es excepcionalmente bueno podría compararse con los árboles de borde vecinos.
- Visitar los árboles candidatos y eliminar los que no cumplan con los requisitos mínimos preestablecidos. A los restantes se les aplica el formulario de evaluación de campo, según el método de selección que se haya definido.
- Calcular el puntaje total final de cada árbol candidato y seleccionar los que superan el puntaje mínimo preestablecido para árboles plus o, en su defecto, los mejores hasta completar el número deseado o el diferencial de selección requerido.
- Por último, sancionar si es o no un árbol plus, esta actividad la realiza el mejorador del más alto nivel posible.

Existen varios métodos para seleccionar árboles plus y por lo general cada empresa o programa de mejoramiento desarrolla el suyo propio dependiendo de la especie, las características del rodal o de la población, de los objetivos particulares y de los recursos disponibles. Sin embargo, casi todos los métodos son variaciones, modificaciones o combinaciones de dos o tres métodos generales. En muchas ocasiones el método es secundario, lo importante es la selección se realice con un mismo método, para poder tener árboles medidos con un mismo criterio, esto significa que en los trabajos asociativos o cooperativos el árbol plus seleccionado y sancionado con un método estándar se transforma en una unidad monetaria o de intercambio.

Los principales métodos generales que se utilizan para la selección de árboles plus se describen brevemente a continuación.

Método de árboles de comparación.

La aplicación de este método consiste en la comparación del árbol candidato con los árboles vecinos para las características que son objeto de mejoramiento. Frecuentemente, la comparación se efectúa con respecto de los cinco mejores árboles que existen dentro de una vecindad, la cual normalmente se define como un círculo de 10 a 20 metros de radio, con el árbol candidato como centro. Para la aplicación del método se utiliza un formulario de campo donde se anotan las medidas o puntajes asignados a los árboles de comparación y al árbol candidato. Posteriormente se efectúan los cálculos para obtener el diferencial de selección o el puntaje final del árbol candidato, el cual depende de la superioridad del candidato con respecto a los de comparación.

El método de árboles de comparación tiene la ventaja de que a través de la comparación se elimina el efecto de las diferencias de edad (compara árboles de la misma edad) y minimiza el efecto de las diferencias de sitio (compara árboles vecinos), lo que, como se explicó en el capítulo anterior, aumenta la heredabilidad y por tanto, la ganancia genética.

Este método se aplica normalmente en rodales naturales coetáneos o en plantaciones (Zobel y Talbert, 1988), en donde generalmente es posible encontrar suficientes árboles vecinos para poder hacer una comparación fenotípica adecuada, especialmente de las características que son más afectadas por la edad. El método también se puede aplicar en rodales multietáneos puros para características que no sean afectadas por la edad.

Cuando se aplica este método y se calcula el diferencial de selección con respecto a la media de los cinco mejores vecinos más el árbol candidato, se puede interpretar que se ha definido como población base sólo aquella parte del rodal que formará parte de la cosecha al final del turno. En este caso, el diferencial de selección es una estimación de la diferencia entre la media de los árboles seleccionados y la media del rodal final una vez hechos todos los raleos. La ganancia genética que se estime usando este diferencial de selección es la ganancia con respecto al rodal final y no de todo el rodal.

Cuando el árbol candidato se compara con el promedio de todos los árboles vecinos (incluyendo el candidato) se puede obtener una estimación del diferencial de selección con respecto de todo el rodal, tal como se encuentra en el momento en que se efectúa la selección.

Método de selección por regresión o de la línea base .

Se aplica en rodales naturales multietáneos pie a pie o disetáneos. Para aplicarlo es necesario conocer con seguridad la edad de cada árbol, por ejemplo, mediante un taladro de incremento se extrae un tarugo y se cuentan los anillos de crecimiento en sitios con estaciones climáticas bien definidas.

El método consiste en el desarrollo de curvas (regresiones) para las variables de interés que dependen de la edad o de algún otro factor (Zobel y Talbert, 1988). Por ejemplo, si el árbol candidato es de edad conocida y su volumen supera el predicho por la regresión edad - volumen, entonces el árbol puede ser seleccionado. En general, se puede fijar la superioridad del valor real sobre el valor de regresión en un mínimo para aceptar al árbol candidato como árbol plus. Este mínimo puede ser expresado en términos absolutos, porcentaje o en relación a la desviación estándar.

Para aplicar este método se deben elaborar curvas para las diferentes calidades de sitio donde se pretende efectuar la selección.

Método de valoración individual.

Se usa cuando se selecciona en bosques disetáneos o heterogéneos donde los árboles se encuentran generalmente dispersos y son de edades distintas y desconocidas y/o cuando la población está formada por árboles aislados. En estas situaciones el método de árboles de comparación no es aplicable. Debido a la alta variación ambiental y a las diferencias de edad entre árboles, en este tipo de poblaciones la heredabilidad es generalmente baja.

Para aplicar la valoración individual el seleccionador debe conocer muy bien el ámbito de variabilidad de la especie para saber exactamente cuál es un árbol superior. Para ello es recomendable efectuar un recorrido previo por la población y así tener una buena idea de la variación existente.

Para algunas características cuantitativas que no son afectadas por la edad se puede fijar un valor mínimo. Por ejemplo, se puede fijar una altura mínima de la primera bifurcación.

PAUTA PARA LA SELECCION DE ARBOLES PLUS DE PRIMERA GENERACION DE PINUS RADIATA

La búsqueda de estos árboles debe hacerse en forma sistemática en los mejores rodales, mayores de 15 a 20 años ó 3 a 4 años después del último raleo (lo que sea mayor), que estén disponibles en la región de operaciones.

En general, los árboles deben cumplir los siguientes requisitos

- 1.- Encontrarse en rodales coetáneos de densidad uniforme
- 2.- Ser dominantes (sólo excepcionalmente codominantes)
- 3.- Diámetro superior al promedio del rodal
- 4.- Fuste recto y cilíndrico.
- 5.- Copa de diámetro pequeño y balanceada.
- 6.- Poseer ramas cortas, de poco diámetro y de ángulo de inserción en el fuste lo más cercano a 90 grados.
- 7.- Poseer pocos conos en el fuste.
- 8.- Presentar una buena tolerancia a enfermedades, deficiencias y plagas.
- 9.- Propiedades tecnológicas de la madera adecuadas, según sean las necesidades.
- 10.- No debe ser un árbol de borde.

Una vez localizado un árbol que reúna estos requisitos, debe ser comparado con los cinco mejores árboles que se encuentren dentro de un radio aproximado de entre 10 a 20 metros del árbol candidato. Estos valores pueden ser excepcionalmente mayores dependiendo de la configuración topográfica: si el sitio es más plano se podrá extender el área de búsqueda de los árboles de comparación.

Se debe considerar que en rodales manejados la variación fenotípica entre el árbol candidato y los de comparación es menor, por esta razón los esfuerzos se deben concentrar en el criterio de superioridad en volumen. Dentro de este razonamiento lo más importante es evitar la selección en los bordes del rodal.

Como normalmente este método se utiliza en plantaciones de edad conocida, la variación en edad es igual a cero ($\sigma^2_T = 0$), pero si existen dudas referentes a la edad del candidato y/o de los árboles de comparación se deben extraer tarugos para su determinación.

Las variables cualitativas más los promedios obtenidos de las mediciones hechas en los cinco "árboles de comparación", son confrontadas con los valores del "candidato" y se asigna el puntaje a cada característica para la cual se está seleccionando, como lo indica el **Formulario para Selección de Arboles Plus** adjunto.

En caso que se esté trabajando en terrenos de fuerte pendiente, los árboles de comparación deben localizarse de preferencia en la curva de nivel o donde el suelo sea de mejor calidad, lo cual generalmente ocurre cuesta abajo. Con esto se evita sobrestimar el valor del árbol candidato debido a la calidad del sitio.

La intensidad de selección normal que se utiliza es sobre 1:100.000, ya que se ha comprobado que intensidades masales altas tienen una influencia real sobre las ganancias genéticas, en especial en rasgos de baja heredabilidad como el volumen. En Nueva Zelanda la primera selección masal se realizó con 1:25.000; en cambio, la segunda selección masal se realizó con 1:1000. Las ganancias en volumen para ambas intensidades alcanzaron el 10% y 4% respectivamente sobre las plantaciones no mejoradas (Ipinza et al., 1994). Con estas intensidades en plantaciones es muy poco probable tener problemas de parentesco, pero de presentarse el caso de tener 2 ó más candidatos en

un sector reducido del mismo rodal, se deberán tomar todas las medidas posibles para aclarar esta duda, como comparaciones morfológicas (conos, ángulo de inserción de ramas, etc.) o análisis isoenzimáticos.

Si finalmente se decide evaluar la superioridad de estos candidatos cercanos, se deberá evitar las comparaciones recíprocas. En todo caso, de presentarse una situación en que un área reducida presente muchos individuos sobresalientes con respecto a la media del rodal, es muy probable que se deba a un efecto ambiental.

Como la selección se basa en el fenotipo de los árboles, para la selección de ciertos caracteres, especialmente los relacionados con la calidad, se debe ser lo más objetivo y crítico posible de acuerdo a pautas preestablecidas.

Una vez que un árbol candidato ha sido definitivamente seleccionado, se le asignará un código el que se deberá marcar con pintura en una cara del tronco a una altura visible. Del mismo modo, se deberán marcar los árboles de comparación con números correlativos definitivos del 1 a 5 correspondientes a los anotados en el Formulario. Después de realizada la sanción del árbol candidato a plus, éste puede colocarse en las siguientes categorías: simplemente "plus", árbol de banco o lisa y llanamente ser rechazado. Los árboles plus conforman las poblaciones de producción y de mejoramiento, y los árboles de banco sólo la población de mejoramiento a la espera de ser probados. En algunas situaciones con otras especies surge la categoría de conservación para asegurar un tamaño mínimo de la población efectiva.

A los árboles sancionados se le asigna luego un código único que los identificará para siempre a ellos y a su descendencia, ya sea material de semillas o de estaquillas obtenido de estos árboles. También el código estará presente en todo el sistema de cruzamiento en que intervengan.

Referente al uso del formulario adjunto, es conveniente anotar toda la información que en él se detalla -incluido el croquis de localización del candidato y árboles de comparación-, para más tarde poder elaborar los datos de cada árbol y encontrarlo nuevamente en el terreno con facilidad y rapidez.

Los árboles "plus" seleccionados deberán permanecer en pie, junto con los de comparación y algunos otros (para evitar derribos por viento), por el tiempo necesario para que de éstos se colecte las semillas y púas necesarias.

FORMULARIO ARBOLES PLUS DE *Pinus radiata*

ANTECEDENTES GENERALES

Código

UACH2001

EMPRESA	Universidad Austral
SELECCIONADOR	Felipe Rioseco
FECHA	01-01-74
PROVINCIA	Valdivia
COMUNA	Mafil
LOCALIDAD	Iñake
PREDIO	Hacienda Nome olvides
RODAL	74-100
EDAD	118 años

DESTINO	☒ HUERTO SEMILLERO CLONAL
	☐ BANCO CLONAL

SANCIONADOR	Roberto Ipinza
FECHA	01-01-94



PLANO DE LOCALIZACIÓN GENERAL



PARAMETROS DASOMETRICOS

Código

UACH2001

ARBOL	ALTURA (m)	DAP (cm)	VOL. (m ³ ssc)	P. ESPECÍFICO
1	41	51,4	2,9172	
2	40	50,3	2,7256	
3	34,7	54,4	2,7656	
4	37	53,3	2,8308	
5	40,6	47	2,4156	
MEDIA	38,66	51,28	2,73096	
CANDIDATO	42,5	53,2	3,2392	

TABLA RESUMEN

VARIABLES	ARBOLES DE COMPARACIÓN			CANDIDATO
	MIN	MAX	MEDIA	
ALTURA	34,70	41	38,66	42,5
DAP	47,00	54,4	51,28	53,2
VOLUMEN	2,4156	2,9172	2,7310	3,2392
P.ESPECIFICO				

ASIGNACIÓN DE PUNTAJE: ÁRBOL CANDIDATO Y DE COMPARACIÓN

VARIABLES	CANDIDATO	COMP. 1	COMP. 2	COMP. 3	COMP. 4	COMP. 5
ALTURA	1					
VOLUMEN	2					
P.ESPECIFICO						
RECITTUD	3	1	2	1	2	2
COPA	1	-1	0	0	0	0
DIAM.RAMA	1	0	1	1	0	0
ANG.RAMA	0	0	0	1	0	-1
TOTAL	8					

OBSERVACIONES

GPS=Código 345

El árbol de comparación 2 y 3 presentan bifurcación

PUNTAJE

Variables cuantitativas

Estas características son las que muestran la superioridad en crecimiento del individuo. A través de la altura y del diámetro reflejan exactamente el potencial volumétrico del candidato. Estas deben ser medidas, tanto en el árbol candidato como en los de comparación.

Altura

Determinar la razón de altura mediante la siguiente fórmula:

$$A = (H_s / H_c) * 100 - 100$$

donde: **Hs**: Altura candidato.

Hc: Altura media 5 árboles de comparación.

La razón de las alturas es luego convertida a puntaje mediante la siguiente tabla, la cual debe revizarse para los índices de sitios específicos:

SUPERIORIDAD EN ALTURA	EDAD (*) HASTA 20 AÑOS	EDAD 20 a 30 AÑOS
Menos de 10%	0	0
10 % - 11%	1	2
12 % - 13%	2	3
14 % - 15%	3	4
16 % - 17%	4	5
18% - 19%	5	7
20 %	6	8
Mayor a 20%	7	9

(*) Edad mínima: 3-4 años después último raleo ó 15-20 años.

Se debe optar por la mayor edad.

INFERIORIDAD: Si el árbol candidato es peor que el promedio de los árboles de comparación, se deducirán puntos con la misma escala como ellos son designados cuando el candidato es superior.

Volumen

Determinar la razón de volúmenes por las fórmulas:

$$V = (V_s / V_c) * 100 - 100$$

donde: **Vs**: Volumen candidato (según función o D^2H).

Vc: Volumen medio 5 árboles de comparación.

SUPERIORIDAD: Por cada 10% de exceso de volumen del candidato sobre los 5 árboles de comparación se asigna 1 punto extra.

INFERIORIDAD: Por cada 10% de inferioridad en volumen del candidato respecto de los 5 árboles de comparación se restan 3 puntos.

Peso específico

Cuando el interés sea la densidad de la madera, se deben extraer muestras con taladros incrementales de 12 mm al DAP, en dos puntos opuestos del fuste, tanto en el candidato como en los árboles de comparación.

El puntaje se asignará en forma similar y con los mismos valores que en el caso de volumen. La razón de esto es que el rendimiento pulpable es producto del volumen y de la densidad ($R_p = Vol * Db$).

Variables cualitativas

Copa

Para ser juzgada subjetivamente desde el punto de vista del candidato con los 5 árboles, considerando radio de la copa, tamaño del tronco, competencia bajo la cual ha crecido el árbol, conformación de la copa y dominancia balanceada.

Rango de calificación: De -3 a 3 puntos.

El puntaje del candidato se asigna de la siguiente manera:

- 3: Copa mucho más grande y desbalanceada que el promedio
- 2: Copa mucho más grande que el promedio
- 1: Copa más grande que el promedio.
- 0: Copa promedio.
- 1: Copa más pequeña que el promedio.
- 2: Copa mucho más pequeña que el promedio.
- 3: Copa mucho más pequeña y balanceada que el promedio.

Rectitud

Siendo una de las variables cualitativas de importancia en la toma de decisiones, se debe tener claridad al definir si un árbol es o no recto y verificar que esto no haya sido alterado por efectos externos como daños durante el control de malezas, daño mecánico producto del viento en etapas juveniles, etcétera. Cualquiera sea el caso, bajo estas circunstancias se aceptará una torcedura basal leve hasta 1.0 metro desde el suelo.

Restricciones:

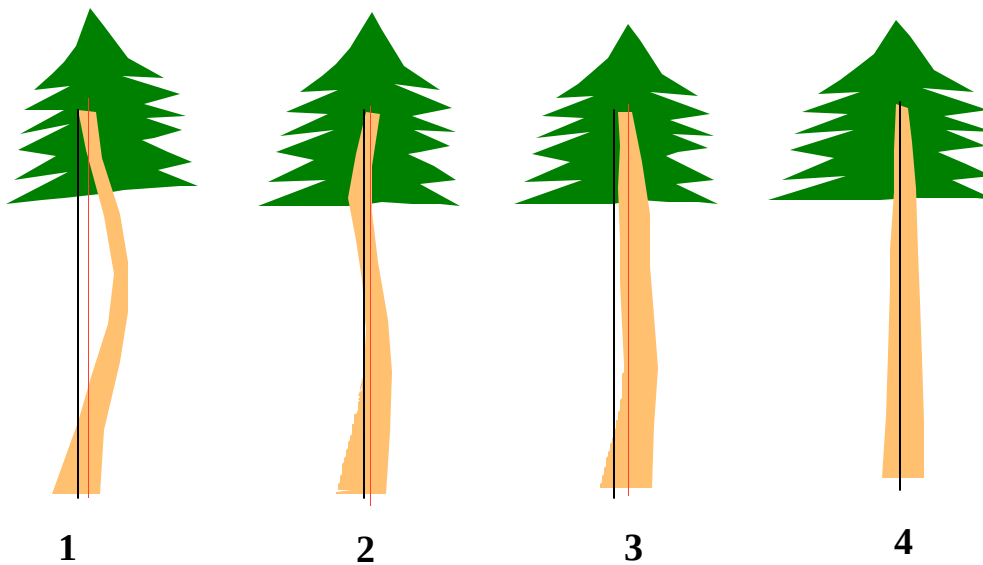
- No se aceptarán árboles torcidos en dos planos.
- Tampoco se aceptarán árboles torcidos en un plano que no permita una proyección del punto más alto del tronco comercializable a la base del árbol.

Rango de calificación: De 1 a 4 puntos.

El puntaje del candidato se asigna de la siguiente manera:

- 1: Arbol con torceduras más que leves que impiden proyectarse hasta su ápice a través del fuste.
- 2: Arbol recto, con más de una leve torcedura.
- 3: Arbol recto, con una leve torcedura.
- 4: Arbol perfectamente recto.

C A T E G O R I A S D E R E C T I T U D



Diámetro de ramas

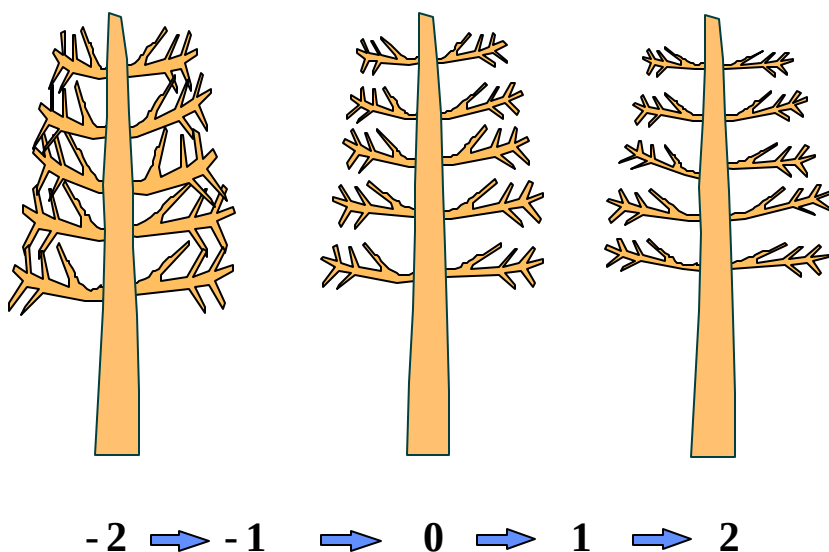
Rango de calificación: De -2 a 2 puntos.

La medición se hace con respecto a los árboles de comparación. El puntaje del candidato se asigna de la siguiente manera:

- 2: Diámetro muy superior al promedio.
- 1: Diámetro moderadamente superior al promedio.
- 0: Diámetro promedio.
- 1: Diámetro moderadamente inferior al promedio.
- 2: Diámetro muy inferior al promedio.

Nota: Si los DAP de los árboles de comparación son similares a los del candidato, entonces la comparación de esta característica es directa. En caso contrario la comparación debe realizarse en términos relativos al DAP, vale decir, la relación entre el diámetro de ramas y el DAP, en términos generales es proporcional, por lo tanto debemos ser muy cuidadosos al momento de asignar la calificación de la característica.

CATEGORIAS DE DIÁMETRO DE RAMAS



Angulo de ramas

Para ser calificada respecto de los árboles de comparación.

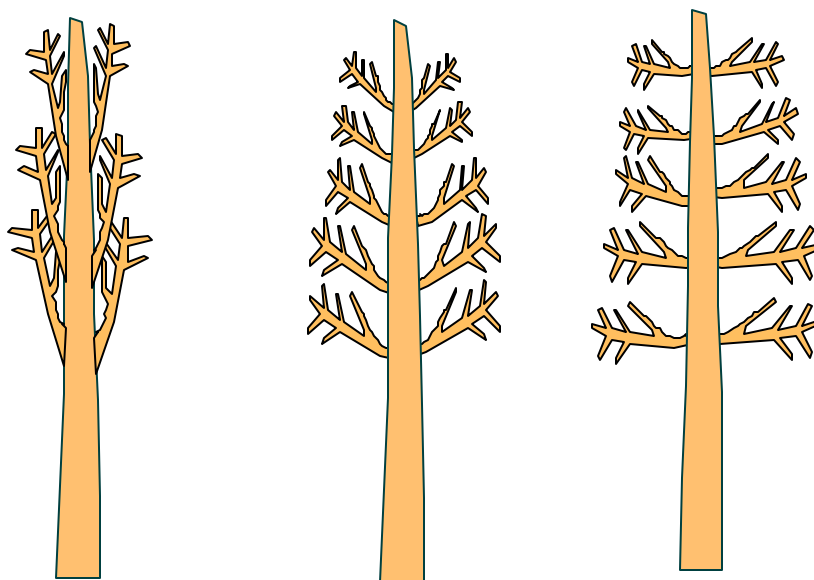
Rango de calificación: De -2 a 2 puntos.

El puntaje del candidato se asigna de la siguiente manera:

- 2: Angulo muy cercano a 0 grados
- 1: Angulo cercano a 0 grados
- 0: Angulo promedio.
- 1: Angulo cercano a 90 grados
- 2: Angulo muy cercano o igual a 90 grados

Nota: De contemplarse podas en el manejo, estas características no deben ser relevantes en la decisión.

CATEGORIAS DE ÁNGULO DE INSERCIÓN DE RAMAS



-2 → -1 → 0 → 1 → 2

TOMA DE DECISIÓN

Una vez que se ha completado la pauta con la totalidad de la información, se procede a la sanción definitiva del árbol candidato. Para esto se considera cada una de las variables ponderadas según sea el objetivo del programa. Por ejemplo, si el interés es madera aserrada, lo principal será el volumen, que a su vez deberá ser asociado a la calidad de ramas y rectitud o forma del árbol.

La decisión se toma en terreno de acuerdo al siguiente procedimiento:

1. Verificar durante la presanción que las mediciones sean correctas y los árboles de comparación sean los adecuados. Se entenderá por presanción la recepción de faena que realiza el encargado de programa y donde se decidirá cual material pasa a la fase de sanción.
2. Tener registros completos y claros durante la sanción. La sanción se refiere al destino final que se dará al material.
3. Cuantificar la superioridad real del individuo selecto de acuerdo a la situación en la que se encuentre. Se debe evitar comparaciones con otros candidatos visitados con anterioridad para no sesgar la decisión.
4. Tener claro los objetivos que la empresa tiene respecto del material que está seleccionando (Por ejemplo madera aserrada o pulpa).
5. Decidir con respecto a la superioridad de un candidato, para esto se requiere ver los datos en su conjunto, ponderando la variable volumen en primer lugar, pero sin descuidar otras, como rectitud o eficiencia de copa..
6. Para que un candidato sea considerado sobresaliente deberá como mínimo tener sobre 15% de superioridad en volumen, complementado con una forma y aspecto lo más uniforme posible.
7. Cuidar que el candidato o los árboles de comparación no se encuentren en una situación de privilegio, como por ejemplo mayor espaciamiento, cercano a una fuente de agua o en la parte baja de una ladera.

PROGRAMAS ESPECIALES

Los programas especiales son aquellos en los que el énfasis recae sobre otras características o rasgos, como por ejemplo la forma y la resistencia a enfermedades. En este contexto se muestran a modo de ejemplo los matices que sufre la pauta general antes discutida en relación a estos nuevos objetivos de mejoramiento.

Énfasis en la variable forma

En este tipo de programa la forma es la característica principal a mejorar, por tanto se acepta que el volumen sea al menos igual al promedio de los árboles de comparación. Por lo tanto el resto de características o variables consideradas para la selección se mantendrán según la pauta general.

Énfasis en la resistencia a *Dothistroma septospora*

Los programas de mejoramiento para acumular resistencia a una enfermedad son programas en constante revisión y perfeccionamiento. No obstante, poseen una serie de modificaciones radicales que definirán pautas especiales, debido fundamentalmente a la biología reproductiva de los organismos agresores y a la fenología del hospedante. En términos generales el plan a seguir en esta materia se detalla a continuación:

- Objetivo

Seleccionar a edades juveniles individuos fenotípicamente resistentes al ataque del patógeno foliar **D. septospora** en plantaciones de **Pinus radiata**.

- Procedimiento

Establecer una cartografía en la que se indique la relación clase de edad y nivel de incidencia de la enfermedad.

Establecer un procedimiento de selección de árboles candidatos.
Capacitar al personal sobre el procedimiento de selección.
Realizar la actividad de selección.
Sanción inmediata.
Injertación.

Formalizar una estrategia de mejora que considere un programa de cruzamientos controlados, pruebas de progenie en localidades de alta incidencia de la enfermedad con pruebas de resistencia bajo condiciones controladas.

1.- Establecer una cartografía en la que se indique la relación clase de edad y nivel de incidencia (%) de la enfermedad. Localizar rodales de entre 4 a 8 años de edad, con un 80% de ataque y más.

2.- Establecer un procedimiento de selección de árboles candidatos. Este procedimiento se debe llevar a cabo en dos fases:

Primera fase: Preselección fenotípica

Recorrer en forma sistemática los rodales prospectables para identificar en su interior árboles que visualmente exhiban menos de un 25% de enfermedad en comparación al promedio del entorno.

Para la preselección el operario debe llevar una vara con la que pueda medir la longitud de copa verde y la altura total de acuerdo al método de la vara.

El árbol candidato debe cumplir además con las siguientes condiciones:

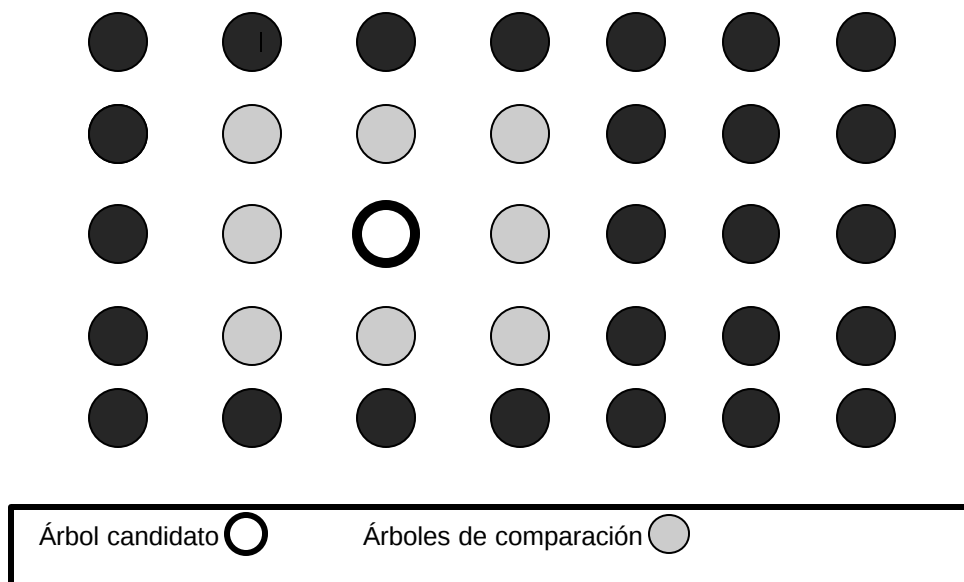
- tener buena forma
- estar dentro del estrato social superior
- estar libre de otras enfermedades y plagas, excepto de polilla del brote.
- presentar la coloración normal de la especie.

Segunda fase: Selección fenotípica

Una vez realizada la preselección se establecerá el siguiente procedimiento:

Identificación y localización

El árbol preseleccionado se denominará candidato y los ocho árboles en su vecindad más cercana se denominarán árboles de comparación tal como lo indica la siguiente figura.



En el caso de no encontrarse un árbol de comparación se debe elegir el más cercano al punto.

La localización de los árboles candidatos y los árboles de comparación se hará de la siguiente manera:

El árbol candidato se marcará con dos líneas amarillas alrededor del DAP y un número entre ellas en la cara norte, que será correlativo de acuerdo a los candidatos encontrados.

Los árboles de comparación se marcarán con una línea amarilla en el DAP, y un número correlativo del 1 al 8 en la cara norte.

La zona donde se localiza el árbol candidato se indicará desde el camino más próximo con dos rayas amarillas a la altura de los ojos, siguiendo el sendero que se despejará para acceder al lugar, lo que quedará marcado en un plano del predio o finca.

Medición y toma de muestras.

En cada árbol candidato y de comparación se mide el DAP y la altura. La toma de muestras se debe realizar en el tercio medio de la copa, que presenta una exposición este u oeste y aproximadamente entre 1,5 a 3 metros de altura. Se debe tomar una muestra por árbol, que corresponda a un puñado de acículas que permita seleccionar al azar una submuestra de 20 acículas efectivas por muestra, las que deben ser analizadas en laboratorio. Es decir, para que un árbol sea seleccionado se requiere analizar en forma efectiva 180 acículas.

Las muestras serán embolsadas, rotuladas y luego enviadas a un laboratorio de patología forestal para su evaluación.

Todos los años se deberá repetir el análisis de acuerdo al siguiente calendario:

Edad Actual (años)	Evaluaciones futuras (años)			
	5	6	7	8
4	x	x	x	x
5		x	x	x
6			x	x
7				x

Sanción

Una vez establecida la intensidad del ataque por el análisis de las muestras en condiciones de laboratorio, se sancionarán los árboles candidatos en las siguientes categorías:

- Candidatos para ser incorporados en el programa de cruzamientos controlados.
- Candidato en observación.

c) Capacitación

Se debe realizar un programa de capacitación permanente y sistemático para mejorar la precisión en la selección.

REFERENCIAS

Crespell, P. 1994. Modificación pauta selección árboles plus. Circular No. 298. UACH/CONAF/EMPRESAS FORESTALES. 2 p.

Delmastro, R. 1976. Pauta para la selección de árboles plus. Circular No. 5. UACH/CONAF/EMPRESAS FORESTALES. 7 p.

Droppelmann, F. 1988. Pauta para la selección de árboles plus en bosques de **Eucalyptus**. Circular No. 125. Cooperativa de Mejoramiento Genético. UACH/CONAF/EMPRESAS FORESTALES. 7 p.

Gutiérrez, B. y Emhart, V. 1997. Bases de mejoramiento genético. Selección de árboles plus de roble y raulí. Chile Forestal. Año XXII - No 255, Noviembre. pp. 38-39

Ipinza, R., Apiolaza, L., Pérez, E., Morales, E., Vergara, R. y Alvear, C. 1995. Curso: Aspectos cuantitativos para el mejoramiento genético. Concepción, 24 al 26 de abril de 1995. UACH/CONAF/EMPRESAS FORESTALES. 188 p..

Ipinza, R. 1998. Mejoramiento Genético Forestal. Serie Técnica No. 42. Santafé de Bogotá, Agosto de 1998. Programa CONIF - Miniagricultura. 162 p.

Zobel, B.; Talbert, J. 1988. Técnicas de mejoramiento genético de árboles forestales. Editorial Limusa. México, México. 545 p.

ANEXO 1

Página de evaluación de árboles plus utilizada por los programas cooperativos de mejoramiento genético de la Universidad de Carolina del Norte, EE.UU.

El sistema descrito abajo reemplaza al sistema original desarrollado en 1956.

Empresa:	N. C. Ascen No.
Estado:	Código de la Empresa:
Condado:	Especies:
Grado:	Plantación: Natural:
Fecha:	Edad:

Resumen de los 5 mejores árboles

	Altura	DAP	Forma	Edad
1				
2				
3				
4				
5				
Total				
Promedio				

	Arboles seleccionados (s)	Promedio de la población (c)
DAP ² * ALTURA		
ALTURA		
DAP		
CLASE DE FORMA		
GRADO DE ESPIRAL		

Puntajes del árbol seleccionado

1. Altura:
2. Volumen:
3. Copa:
4. Clase de forma:
5. Rectitud:

6. Capacidad de poda:
7. Diámetro ramas:
8. Angulo ramas:
9. Edad aproximada:
10. Densidad de la madera

PUNTAJE TOTAL:

NOTAS:

LOCALIDAD:

INSTRUCCIONES PARA LA ASIGNACION DE PUNTAJE

1. **Fórmula de altura:** $(Hs/Hc \times 100) - 100$

donde s = seleccionado

c = promedio de los 5 controles

La razón de altura de la fórmula anterior, luego es convertida a puntaje para el árbol por la siguiente escala:

Indice de Sitio 75 e inferiores

	< 30 años	30 - 50 años	>50 años
< 10%	0 pto.	0 pto.	0 pto.
10 - 11%	1	2	2
12 - 13%	2	3	4
14 - 15%	3	4	5
16 - 17%	4	5	7
18 - 19%	5	7	9
20%	6	8	10
> 20%	7	9	12

Indice de Sitio 75 y superiores

	< 30 años	30 - 50 años	>50 años
< 10%	0 pto.	0 pto.	0 pto.
10 - 11%	1	1	2
12 - 13%	2	2	3
14 - 15%	2	3	4
16 - 17%	3	4	5
18 - 19%	3	5	7
20%	4	6	8
> 20%	5	7	9

2. **Fórmula de volumen:** Vs/Vc

donde s = seleccionado

c = promedio de los 5 controles

Al árbol seleccionado se le da un punto por cada 10% de exceso en volumen por sobre los controles.

3. **Copa:** Debe ser juzgada subjetivamente desde el punto de vista del individuo seleccionado en comparación a los 5 controles y darle el siguiente puntaje:

- a. En base al radio promedio de la copa: 0 a 5 puntos, dependiendo de su superioridad. El juicio debe estar basado en el tamaño relativo del fuste y la competencia en la que se desarrolla el árbol, además de la conformación de la copa, la densidad del follaje y la dominancia.

4. **Clases de forma:** Las clases de forma están determinadas por el método de puntuación usado. Al árbol seleccionado se le dará 1 punto por cada clase de forma que exceda al promedio de los 5 controles, menos 1. Por ejemplo, el árbol tiene 3 clase de forma por sobre los controles, por lo tanto su puntaje será de 2 pts.

5. **Rectitud:** Juzgada subjetivamente para el árbol seleccionado y no comparada con los controles. No se acepta ningún árbol con exceso de espiral, cualquier torcedura en dos planos o una torcedura en un plano que no permita a una línea, desde la altura comercial hasta la base, permanecer dentro de los límites del fuste. El puntaje subjetivo será de 0 a 5 puntos; de este modo un árbol con espiral y torcedura tendrá un puntaje igual a cero, mientras que un individuo perfectamente recto en un plano recibe 5 puntos.

6. **Capacidad de poda:** es la capacidad del árbol para deshacerse de sus ramas bajas (vivas y muertas) en comparación a los controles.

- a. Promedio de los controles: 0 puntos
- b. Promedio por sobre los controles: 1 a 3 puntos dependiendo de la superioridad juzgada subjetivamente.

7. **Diámetro de ramas:** Juzgado subjetivamente, entre el árbol seleccionado y los controles.

- a. Diámetro de ramas promedio: 0 puntos
- b. Diámetro de ramas relativamente pequeño: 1 ó 2 puntos

8. **Angulo de ramas:** Juzgado subjetivamente, entre el árbol seleccionado y los controles.

- a. Angulo de ramas promedio: 0 puntos
- b. Angulo de ramas plano o recto: 1 ó 2 puntos

Si en cualquiera de las 8 categorías anteriores, exceptuando la rectitud, el árbol seleccionado es inferior a los controles, los puntos son restados en la misma escala en que ellos son sumados cuando son superiores. Normalmente un árbol con un puntaje menor en más de una característica, no es aceptado.

9. **Edad:** Ningún árbol es aceptable si aparentemente es mayor en tres años a los controles. A los árboles aparentemente más jóvenes que los árboles controles se les da un bono de 1 punto por cada año menos que tengan en relación a la edad promedio de los controles, menos 2 años. Es decir, un árbol cinco años menor que los controles, recibe 3 puntos.

10. **Densidad de la madera:** Ningún puntaje como tal le es dado a la densidad de la madera, debido a que el óptimo en esta característica difiere para cada Empresa. El valor de un árbol en base a la densidad de su madera es juzgado por dos criterios:

- a. Comparación del árbol seleccionado con sus cinco controles. Esto da una idea de la reacción del árbol cuando es comparado con árboles creciendo en las mismas condiciones ambientales.
- b. Comparación del árbol seleccionado con el promedio regional para una Empresa particular.

Estas comparaciones son mostradas en la página de recomendaciones finales y son consideradas (dependiendo del objetivo de la Empresa) en la recomendación final para el uso en huerto semillero.

FORMULARIO ARBOLES PLUS DE *Pinus radiata*

ANTECEDENTES GENERALES

Código

UACH2001

EMPRESA	Universidad Austral
SELECCIONADOR	Felipe Rioseco
FECHA	01-01-74
PROVINCIA	Valdivia
COMUNA	Mafil
LOCALIDAD	ñake
PREDIO	Hacienda Nome olvides
RODAL	74-100
EDAD	118 años



DESTINO	☒ HUERTO SEMILLERO CLONAL
	☐ BANCO CLONAL

SANCIONADOR	Roberto Ipinza
FECHA	01-01-94

PLANO DE LOCALIZACIÓN GENERAL



PARAMETROS DASOMETRICOS Código UACH2001

ARBOL	ALTURA (m)	DAP (cm)	VOL (m3ssc)	PESO ESPECIFICO
1	41	51,4	2,9172	
2	40	50,3	2,7256	
3	34,7	54,4	2,7656	
4	37	53,3	2,8303	
5	40,6	47	2,4156	
MEDIA	38,66	51,28	2,7309	
CANDIDATO	42,5	53,2	3,2392	

m³ssc = metros cúbicos secos sin corteza

TABLA RESUMEN

VARIABLES	ARBOLES DE COMPARACION			CANDIDATO
	MIN	MAX	MEDIA	
ALTURA	34,70	41,00	38,66	42,50
DAP	47,00	54,40	51,28	53,20
VOLUMEN	2,4156	2,9172	2,7310	3,2392
P. ESPECIFICO				

ASIGNACION DE PUNTAJE: ARBOL CANDIDATO Y DE COMPARACION

VARIABLES	CANDIDATO	COMP. 1	COMP. 2	COMP. 3	COMP. 4	COMP. 5
ALTURA	1					
VOLUMEN	2					
P. ESPECIFICO						
RECTITUD	3	1	2	1	2	2
COPA	1	-1	0	0	0	0
DIAM. RAMA	1	0	1	1	0	0
ANG. RAMA	0	0	0	1	0	-1
TOTAL	8					

OBSERVACIONES: GPS (Global Position System) = Código 345
 Los árboles de comparación 2 y 3 presentan bifurcación.

DISEÑOS DE HUERTOS SEMILLEROS

Roberto Ipinza Carmona¹
Rodrigo Vergara Lagos²

INTRODUCCIÓN

Los huertos semilleros son las poblaciones de producción más comúnmente utilizadas en los programas de mejora. Los huertos son esenciales para la producción de semilla de alta calidad genética, ya que la semilla se origina a partir de árboles superiores, seleccionados ya sea de poblaciones naturales, plantaciones o ensayos genéticos de programas de generaciones avanzadas.

Es necesario distinguir los huertos de primera generación y los de generación avanzada. Los huertos semilleros podrían contener progenie seleccionada de una nueva población base (selección hacia delante), o la selección original de la primera generación (selección hacia atrás), o una mezcla de ambos, por lo tanto esas consideraciones deben ser incluidas en los diseños.

El valor del huerto depende de:

- El tamaño del área y el número de hectáreas reforestadas anualmente.
- De las ganancias genéticas (volumen, rectitud, etcétera) y calidad de las ganancias.
- El valor de la madera.

En el huerto se debe incluir el mejor material disponible y su manejo debe ser el más efectivo posible. Existe la impresión errónea de que los huertos son baratos, pero en la mayoría de los casos son caros de establecer y mantener. La decisión de establecer un huerto no debería tomarse a la ligera, y una vez tomada, debería ir acompañada del compromiso de un manejo intensivo, necesario para una producción eficiente de semilla.

- La productividad del huerto (kilos de semilla por hectárea).
- El costo de manejar el huerto (costo del kilo de semilla producida).

Los huertos son usualmente una buena inversión, pero el retorno de la inversión depende de un manejo eficiente. En cualquier caso, el establecimiento de un huerto debe ser precedido por un análisis financiero que considere los factores mencionados. En cualquier país los huertos son una inversión apropiada, puesto que ellos proveen una fuente de semilla de una raza local (***Pinus radiata*** y ***Eucalyptus globulus***) que no estaría disponible de otra forma. En el caso de las exóticas, los huertos sustituyen la necesidad de importar semilla, que además de cara, puede no ser genéticamente mejorada.

¹ Ingeniero Forestal. Dr. Ingeniero de Montes. Instituto de Silvicultura. Universidad Austral de Chile, Casilla # 567. Valdivia, Chile.
e-mail: ripinza@valdivia.uca.uach.cl

² Ingeniero Forestal. Instituto de Silvicultura. Universidad Austral de Chile, Casilla # 567. Valdivia, Chile.
e-mail: rvergara@valdivia.uca.uach.cl

En la figura 1, se muestra la localización de los huertos semilleros en un programa de mejoramiento genético. En ella se ilustran los distintos tipos de huertos con sus ganancias genéticas asociadas. (Las flechas continuas indican flujo de material, mientras que las flechas punteadas indican flujo de información)

GENERALIDADES

Se pueden encontrar numerosos ejemplos donde los huertos han sido establecidos ya sea demasiado pronto o demasiado tarde. Un error común es apresurarse a iniciar un programa de mejoramiento genético antes de la selección cuidadosa de las mejores especies y procedencias. Existen muchos huertos que no se utilizan porque los ensayos posteriores mostraron que otra especie o procedencia de la misma especie era mucho más productiva que el material del huerto. En general, las ganancias a partir de la exigencia adecuada de la especie o la procedencia serán mayores de las producidas por una generación de mejoramiento genético dentro de una procedencia. En otras palabras, hay que "aprender a caminar antes de correr".

También se debe estar seguro de que existe una base genética suficientemente amplia del material para selecciones de árboles plus para el huerto semillero o especialmente para el establecimiento de una población para un programa de mejoramiento a largo plazo. En muchos casos, puede haber una base genética suficientemente amplia para establecer el huerto semillero, pero no lo suficiente para establecer una población de cruzamiento que prevenga el apareamiento de individuos emparentados en generaciones posteriores. Las especies nativas raramente representan un problema, puesto que se puede seleccionar del bosque nativo, pero en el caso de las exóticas a menudo se debe empezar con cantidades limitadas de semilla. Un ejemplo típico es el caso de **Eucalyptus nitens** en Chile, muchas plantaciones de esta especie se originan de la misma fuente de semilla, o de importaciones desde Australia; un modo más eficiente sería hacer huertos semilleros clonales a partir de árboles seleccionados de acuerdo a su valor genético en los ensayos de progenie y procedencia.

Una vez que las mejores especies y procedencias han sido identificadas a lo largo de varios años de evaluación para crecimiento y adaptación, entonces se puede iniciar la selección para los huertos semilleros, cuando existen varias hectáreas de rodales naturales, plantaciones o ensayos que permitan una alta intensidad de selección.

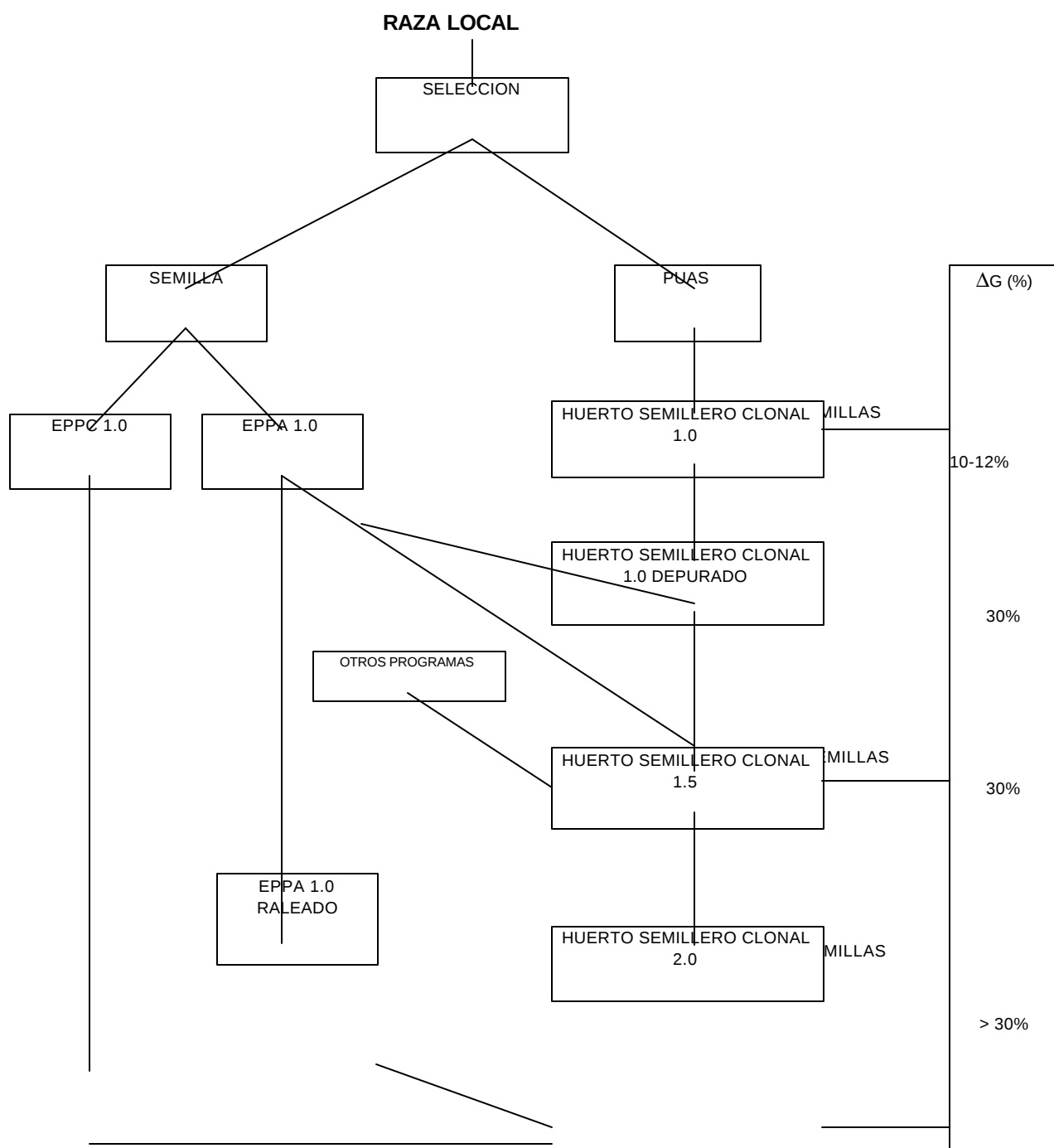


FIGURA 1
ESTRATEGIA GENERAL DE MEJORAMIENTO GENÉTICO
PARA UNA RAZA LOCAL.

CONSIDERACIONES PREVIAS PARA LA PLANIFICACIÓN DE UN HUERTO SEMILLERO

Maximizar la ganancia, manteniendo la diversidad

La maximización de la ganancia es obviamente el objetivo más importante para un sistema de producción comercial, dadas las restricciones de diversidad, endogamia, etcétera. Para el desarrollo de un programa de primera generación normalmente existirán un gran número de candidatos disponibles para los huertos, en esta fase los árboles plus son sobresaliente fenotípicamente. Para programas de generación avanzada, se pueden incluir individuos plus de selección masal de primera generación pero que han sido probados como sobresaliente en las pruebas de progenie (selección hacia atrás) y selecciones hacia delante a partir de cruzas de padres superiores. En este caso cada candidato tendrá una medida de su valor de mejora para los rasgos de interés. La selección de clones para utilizar en el huerto, entonces, parece relativamente clara: aquellos clones con el valor de mejora más alto serán incluidos en el huerto.

Debido a la falta de conocimiento sobre los niveles de diversidad necesarios para que los ecosistemas forestales se mantengan sanos en el corto y en el largo plazo, el número de genotipos en el huerto que entrega una diversidad "aceptable" de alguna manera depende de una decisión arbitraria. Para los huertos de primera generación, el número de clones no emparentados es del orden de 25-40 y después de la depuración este número puede reducirse a un 50% o menos clones. En la primera generación los clones son representados en el huerto en la misma frecuencia, por lo tanto el tamaño efectivo de la población (N_e de Falconer 1986) es igual al número de clones, asumiendo una misma fecundidad.

Diferencias en la contribución de gametos reducirá N_e , sin embargo, para depuraciones y huertos de generación avanzada se han desarrollado algoritmos que maximizan la ganancia para una diversidad constante (N_e), asignando una frecuencia de rametos en función de los valores de mejora (Lindgren y Matheson, 1986; Lindgren et al., 1989). Este método incrementa efectivamente la ganancia, al incrementar la proporción de los mejores clones y acumular diversidad incluyendo más clones de bajos valores de mejora, pero en pequeñas proporciones. Para una distribución normal de los valores de mejora, el número de clones con un valor de mejora similar se incrementa a medida que el mejorador selecciona clones de bajo valor. De este modo, se puede incrementar la diversidad sin mayores costos, es decir, sin reducir la ganancia genética.

Panmixia

La panmixia es definida por Falconer (1986) como la igual oportunidad de todos los individuos de cruzarse con otro individuo en la población. En la literatura acerca de huertos semilleros esto ha sido interpretada como la capacidad del diseño para maximizar la oportunidad de que todas las posibles combinaciones de cruzas tengan la misma frecuencia (van Buitjnen, 1971; Giertych, 1975). Aunque la panmixia ha sido considerada un importante criterio para el diseño de un huerto, de hecho, las desviaciones de la panmixia (es decir, la inexistencia o desigual frecuencia de algunas cruzas) tiene poco o ningún efecto sobre el valor genético promedio de la cosecha de un huerto (van Buitjnen, 1971). Asumiendo que las estimaciones del valor de mejora (o estimaciones de la aptitud combinatoria general (ACG)) son calculadas correctamente, y asumiendo igual fecundidad, entonces el valor esperado de la cosecha de un huerto de polinización abierta es simplemente el promedio de los valores de mejora estimados. Hodge y White (1993) establecen que la inexistencia de ciertas cruzas afectaría adversamente la calidad genética total de la cosecha sólo si:

- los efectos de la aptitud combinatoria específica (ACE) son grandes en relación a los efectos de la ACG

- un clon específico se cruza desproporcionadamente con uno o unos pocos clones
- un evento de muy baja probabilidad ocurra, como que el promedio de los efectos de ACE de todas las cruzas que actualmente se realizan sea sustancialmente negativo.

La necesidad de panmixia en los huertos semilleros ha favorecido el uso de diseños en los que distintos rametos de un clon particular tienen distintos conjuntos de vecinos. La evidencia podría sugerir, sin embargo, que existe una pequeña probabilidad de que los diseños aleatorios ofrezcan mejores oportunidades para la panmixia de lo que pueden hacerlo los diseños sistemáticos, en los que los rametos tienen los mismos vecinos a través de todo el huerto. Para las coníferas, la mayoría del polen que produce una progenie viable con una madre particular viene de fuera de la vecindad más cercana, es decir, desde más allá de 25 metros. Esto no es sorprendente, ya que las estimaciones de contaminación por polen (ajeno al huerto) son de un 50% aun para huertos de coníferas presumiblemente bien aislados. Dentro de la vecindad, la distancia sólo está escasamente relacionada con la frecuencia de cruzas. Diferencias de fecundidad y fenología son sustancialmente más importantes que la distancia, en la determinación de los cruzamientos. En conclusión, la panmixia no parece ser un importante criterio para la elección del diseño del huerto, pero aun si lo fuera, es improbable que los distintos diseños difieran significativamente en su habilidad para promover la panmixia.

Minimizar la endogamia

Evitar la endogamia es una prioridad para las poblaciones de producción de árboles forestales debido a que la mayoría de los árboles son organismos exogámicos que exhiben una severa depresión endogámica (Wright, 1976; Zobel y Talbert, 1988). Estimaciones de los niveles de cruzamiento externo (outcrossing) en huertos semilleros de coníferas desarrolladas a partir de variación aloenzimática multi-locus son extremadamente altas (0.98 a 0.99). Un intento por minimizar la endogamia generalmente ha sido mantener una distancia mínima entre los distintos rametos del mismo clon, o de clones relacionados. Por ejemplo, se considera como regla 27 metros de separación entre parientes o rametos del mismo clon (Zobel y Talbert, 1988). Por las razones discutidas anteriormente, esta práctica probablemente implica sólo un pequeño incremento en la panmixia. Parece razonable esperar una amplia tasa de cruzamientos exogámicos en huertos de polinización por viento, simplemente por un asunto de probabilidades. Un huerto con 20 clones comportándose como una población panmíxica tendría una tasa de cruzas no emparentadas del 95%, mientras que 50 clones tendrían una tasa del 98%. Las desviaciones de la panmixia podrían disminuir esta tasa, sin embargo, la autoincompatibilidad la aumentaría en algún grado.

Del tema de la endogamia, surge una pregunta: ¿deben existir restricciones sobre los tipos de parentescos presentes en un huerto? En huertos de generación avanzada existe la posibilidad de incluir varios tipos de parientes en el mismo huerto, como medios hermanos, hermanos completos o progenie de un clon progenitor. El grado en que la endogamia afectará la calidad genética total de la cosecha del huerto es una función de 1) la depresión endogámica asociada con un tipo particular de cruce emparentado y 2) la proporción de progenie viable resultante de este tipo de cruce. De este modo, la inclusión de múltiples rametos del mismo clon probablemente no disminuirá la calidad genética de la semilla del huerto: aunque la depresión endogámica de las autocruzas es severa, probablemente muy pocas progenies de autocruzas sobrevivirán para llegar a ser parte de la cosecha del huerto. La progenie de cruces de clones emparentados, como por ejemplo, un padre y una progenie, o dos hermanos completos, tendrá una depresión endogámica menos severa, pero una mayor proporción de esta progenie sobrevivirá para ser parte de la cosecha del huerto. Ha habido algunos estudios que examinan el grado al cual la endogamia, particularmente la autocruza, afecta a los rasgos de crecimiento en árboles forestales. Sin embargo, la habilidad relativa del polen de las autocruzas o cruces emparentadas para competir con el polen proveniente de cruces no emparentadas en la fertilización es desconocida y es un potencial campo de estudio para la

investigación futura. La creencia actual es que una pequeña tasa de parentesco entre los clones de un huerto probablemente no tiene un impacto significativo en la calidad total de la semilla del huerto.

Flexibilidad para la depuración

Para los huertos semilleros de primera generación es importante tener la opción de mejorar genéticamente el huerto a través de la depuración, ya que los clones no han sido probados. Los diseños que entregan distintos patrones de vecindad entre los distintos rametos de un clon entregarán una mayor flexibilidad para futuras depuraciones. Esto favorece el uso de diseños aleatorios, en oposición a los diseños sistemáticos. En un diseño sistemático es posible que un grupo de clones deficientes se agrupen juntos bloque tras bloque. El resultado podría ser: 1) depurar todo los clones deficientes, dejando un claro improductivo en el huerto, 2) dejar los mejores de los clones deficientes en el huerto. Los diseños aleatorios evitan este problema (en algún grado) produciendo distintos patrones de vecindad no repetibles. Para evitar posibles errores en la selección, un número mayor de clones del que puede ser necesario para la diversidad genética, es incluido en un huerto. En los huertos de generación avanzada, todos los clones (o sus ancestros) estarán probados (al menos en algún grado). De este modo, el impacto de errores en la selección y la necesidad de depuración disminuye, y los diseños sistemáticos o aleatorios pueden ser adecuados indistintamente con respecto a este criterio.

Huerto de padres versus huertos de la progenie

Reducir el tiempo desde el establecimiento del huerto hasta la producción comercial tendrá un gran impacto sobre el valor económico de un huerto. Tanto la selección de progenitores (hacia atrás) como la selección de la progenie (hacia adelante) están disponibles para ser incluidas en un huerto de generación avanzada. Esto es importante ya que distintos tipos de huertos pueden diferir en el tiempo que requieren para llegar a una producción comercial.

Para muchas especies no se sabe qué tipo de huerto producirá semillas antes. Podría ser un huerto establecido con padres, ya que los rametos son fisiológicamente maduros y florecen más temprano, o podría ser un huerto de progenie ya que crecen más rápido y por lo tanto, producen una copa más grande antes. ¿Podrían combinarse ambos tipos de selección en un huerto? Esto permitiría al mejorador disponer de semilla de cualquiera que la produzca antes que el otro. Podría también permitirse un huerto con la proporción más adecuada como 1/2 padres y 1/2 progenie o 2/3 de padres y 1/3 de progenie, o alguna otra proporción. Así, para algunas especies, el diseño de los huertos debe ser tan flexible que pueda permitir una mezcla de padres e hijos.

HUERTOS SEMILLEROS DE SEMILLAS Y HUERTOS SEMILLEROS CLONALES

Hay básicamente dos tipos de huertos semilleros, los que se establecen con material propagado a través de injertos, comúnmente compuestos de varios rametos por cada ortet, y los que se originan de plántulas de semilla comúnmente a partir de un ensayo genético.

Huerto semillero de plántulas o de semilla.

Un huerto semillero de semilla (HSS), o también conocidos como huertos semilleros de plántulas (HSP), se crea mediante una depuración intensiva de un ensayo de progenie, para permitir que se crucen individuos no emparentados y permitir que llegue luz a la copa para favorecer la producción de flores y por ende la producción de semilla. Cuando se efectúa este tipo de raleo en rodales naturales

o plantaciones, resulta lo que se conoce como rodal semillero o área productora de semilla, como se ha analizado en los capítulos previos.

La ventaja aparente del HSS es que la evaluación de la progenie y la producción de semilla se puede llevar a cabo en el mismo sitio. Sin embargo, los ensayos de progenie se establecen normalmente en sitios típicos de reforestación, los cuales no siempre son adecuados para la producción de semilla. La otra ventaja del HSS es que la producción de semilla se inicia antes (para una generación dada), puesto que un huerto clonal requiere, además, colección de púas de los árboles plus o elite de un ensayo y el establecimiento posterior en el huerto. Si el ensayo de progenie tiene un área basal alta, pueden pasar varios años para que se formen copas favorables para la producción de semilla, y puede que la producción no se inicie mucho antes que en un huerto establecido por injertos, aunque en ocasiones huertos de alta densidad como en **Pinus radiata** se utilizan para huertos de cruzamientos controlados.

Huertos semilleros clonales.

Los huertos semilleros clonales (HSC) se establecen colocando varios rametos, producidos por injertos o estacas enraizadas, de cada árbol seleccionado en un área escogida para la producción de semilla.

Los HSC tienen dos ventajas principales: los sitios para el huerto no están restringidos a las áreas apropiadas para ensayos y pueden establecerse en áreas que faciliten el manejo y favorezcan la producción rápida de grandes cantidades de semilla. No debe olvidarse que los huertos son cosechadores de **clima**, por lo tanto su localización puede estar en lugares fuera del área de distribución natural de la especie o fuera del área donde se establecen comercialmente las plantaciones. En los HSC es posible una intensidad de selección mucho mayor, puesto que únicamente un pequeño número de selecciones se incluyen en el huerto (alrededor de 40), mientras que es necesario dejar más árboles por hectárea en los HSS para una polinización adecuada. Aun más, las selecciones para un HSC pueden provenir de varios sitios de prueba o simplemente de selecciones localizadas en sitios diferentes, mientras que los HSS usualmente se crean a partir de sólo uno o dos sitios, para una generación de cruzamiento dada.

Para aquellas empresas u organizaciones que colectan semilla y mantienen la identificación de los árboles individuales, es decir con identificación familiar, para hacer "silvicultura familiar", el HSC hace posible colectar cantidades comerciales de varios rametos. Estas colecciones de semilla de polinización abierta de madres individuales permiten establecer plantaciones monofamiliares más uniformes, con menos pérdidas debidas a la supresión de los árboles más pequeños. Los estudios han mostrado que la mezcla de familias (progenies) producen pérdidas diferenciales de familias en el vivero debidas a sus diferencias aparentes en germinación y curvas de crecimiento. Algunas familias son de rápido crecimiento inicial y pueden dominar a otras que empiezan tarde, pero que podrían ser de más rápido crecimiento en una fase posterior.

Los HSS usualmente son fuentes alternativas de semilla mientras se desarrollan los HSC. El mayor énfasis de este capítulo se dará a los huertos semilleros clonales.

TAMAÑO DEL HUERTO

Un tamaño inadecuado del huerto resultará ya sea en escasez de material plantable de alta calidad, o en altos costos por kilo debido al exceso de tamaño. Sin embargo, es mejor tener un exceso ya que éste probablemente puede ser comercializado. En la mayoría de los nuevos programas de mejoramiento, hay mayor demanda que suministro de semilla de alta calidad. Muchos huertos

intencionalmente son de gran tamaño, para poder hacer silvicultura familiar, después que se tengan los resultados de las pruebas genéticas y así no incurrir en los costos de repropagación a través de estacas.

En realidad, algunos huertos están intencionalmente diseñados para abastecer al mercado externo. En algunos casos, la venta de semilla puede ser un negocio lucrativo que puede ayudar a recuperar algo de los costos del establecimiento y mantenimiento del huerto. Además, muchos de los costos del huerto son fijos o varían poco con el número de hectáreas establecidas.

Un huerto manejado intensivamente producirá considerablemente más semilla por hectárea que uno sin manejo intensivo. Por lo tanto, al determinar el tamaño del huerto, se debe decidir el tipo de manejo que se adoptará. Sólo la protección contra insectos dañinos puede duplicar la producción de semilla.

Para muchas especies existen estimaciones de producción de semilla (en kilos) por árbol o por hectárea. Estos pueden utilizarse como un punto de partida si no existen datos locales. Una vez que se tiene las estimaciones de producción, las necesidades de semilla pueden calcularse a partir de la siguiente información:

- Hectáreas que serán plantadas cada año (promedio y máximo anual).
- Densidad de plantación
- Numero de semillas por kilo
- Eficiencia del vivero en términos de números de plántulas plantables producidas por kilo de semilla.
- Factor de imprevistos, en caso de que haya habido imprecisión en las estimaciones.

La mayoría de las organizaciones aumentarán el tamaño del huerto en un 20 a un 50% para una estimación conservadora del número de hectáreas necesarias. En el caso de inseguridad acerca de adquisiciones de terreno en el futuro, puede ser deseable plantar el doble de las hectáreas calculadas.

Cualquiera que sea el cálculo de las hectáreas necesarias para el huerto, debería haber un mínimo de aproximadamente 5 hectáreas en un diseño compacto para asegurar una polinización adecuada en especies de polinización por el viento. Igualmente, no se debería establecer huertos pequeños en diseños de franjas largas, ya que esto puede ocasionar que el polen abandone el huerto con los primeros vientos. La polinización más efectiva se logra con un huerto de una forma tan cuadrada como sea posible, también es importante en la forma la dirección de los vientos dominantes, si estos son predecibles.

Cuando se seleccione el sitio, se deberá dejar una barrera de aislamiento sin árboles de por lo menor 200 metros entre el huerto y los rodales cercanos de la misma especie u otras especies con las cuales el huerto podrá hibridizar, de manera que el huerto no sea completamente invadido por polen externo. El aislamiento permite que el polen externo se asiente y no llegue al huerto. Si hay árboles de una especie incompatible creciendo en la zona de aislamiento, entonces la franja debe ser más ancha - 350 metros - para especies de polinización por viento. Es preferible ubicar el huerto bien lejos de rodales contaminantes. Una simple trampa de polen en el área potencial para el huerto puede proporcionar datos sobre el nivel de contaminación potencial. No obstante, la mejor recomendación es establecer el huerto en medio de una plantación de otra especie no relacionada.

Los huerto de vida corta, tales como los utilizados para **Eucalyptus** de rápido crecimiento, además de los huertos rotatorios y de praderas de **Pinus radiata**, pueden ser plantados a un espaciamiento menor. El tiempo de permanencia y el tamaño final de los árboles determinará el espaciamiento inicial. La mayoría de los huertos se establecen a un espaciamiento de 5x5 m ó 10x10 m. También

se utilizan espaciamientos menores en los casos en que la información sobre la descendencia de los padres incluidos en el huerto esté disponible poco tiempo después del establecimiento del huerto. La información sobre la progenie puede utilizarse para eliminar a los padres inferiores y reducir efectivamente el número de árboles por hectárea.

Si el huerto fuera una población panmíxica (con todos los rametos de todos los clones teniendo igual fecundidad e idéntica fenología), y no tuviera contaminación de polen. El cálculo del tamaño efectivo de la población es (Falconer, 1986):

$$N_e = 1 / \Delta F$$

donde ΔF es el incremento total en el coeficiente de endogamia en la progenie de la población, y es calculado como:

$$\Delta F = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n p_i p_j F_{ij}$$

donde p_i es la frecuencia del clon i , p_j es la frecuencia del clon j y F_{ij} es el coeficiente de endogamia de la progenie de la cruce de los clones $i \times j$. Para huertos donde todos los clones no están emparentados y el clon i está representado con la frecuencia p_i , N_e calculado con la ecuación anterior es equivalente al resultado de una ecuación más común (Muller-Starck y Gregorius, 1986):

$$N_e = 1 / \sum_{i=1}^n p_i^2$$

DISEÑO DEL HUERTO

La siguiente información es necesaria al diseñar un huerto semillero:

- Número de clones
- Espaciamiento inicial, determinado por:
 - Velocidad de crecimiento
 - Edad a la cual el ensayo genético permitirá la depuración o raleo genético.
 - Vida útil del huerto
- Mapa del área con las posiciones marcadas
- Distancia mínima permitida entre rametos del mismo clon
- Un programa computacional si se utiliza un diseño al azar

El diseño de un huerto semillero debería estar dirigido a promover el cruzamiento entre los clones, minimizando la endogamia dentro del huerto y maximizando la flexibilidad de depuración posterior (Kirkman, 1994).

Para maximizar la flexibilidad de la depuración se debe considerar un número adecuado de clones que serán incluidos posteriormente en un bloque dentro del huerto para asegurar la remoción del 50 % de los peores clones. También es importante mantener una frecuencia relativamente equitativa entre los diferentes clones del huerto.

Para evitar la endogamia los rametos del mismo clon deben estar separados unos de otros, mientras más separados se encuentren, menor será la probabilidad de endogamia.

Se necesita un mínimo de 16 clones para el establecimiento de un huerto de eucalipto. Este número es necesario para permitir la distancia mínima entre rametos de un clon pero, principalmente, para proveer un número suficientemente grande de clones después de los raleos, que mantengan suficiente diversidad genética en las plantaciones comerciales derivadas del huerto. Aproximadamente un 50% de los clones deberían ser removidos del huerto como resultado del análisis de los ensayos de progenie. El raleo genético, o la remoción de los clones inferiores del huerto, proporciona el mejor incremento en la ganancia genética del huerto. Un árbol superior en el bosque natural o en una plantación es influenciado grandemente por el microambiente, pero el ensayo de descendencias muestra cuáles son en realidad superiores genéticamente. Un mínimo de 16-20 clones debería permanecer en el huerto después de los raleos, dependiendo de la cantidad de hectáreas reforestadas anualmente. La densidad final de un huerto debería ser aproximadamente de 40-50 árboles por hectárea.

Un gran número de clones en el huerto significa un pequeño número de rametos por clon debido a la mortalidad y los raleos (cuadro 1). Los huertos pequeños con un gran número de clones tendrán pocos rametos por clon, lo cual hará difícil colectar y plantar separadamente cada rameto por clon. La mayoría de los huertos deberían contener no más de 50 a 70 clones antes del raleo a un espaciamiento inicial de 5x10 m, ó 30 a 40 clones a un espaciamiento de 10x10 m.

CUADRO 1
NUMERO DE RAMETOS POR CLON EN UN HUERTO DE 4 HECTÁREAS.

Espaciamiento inicial	Número de Clones					
	20	40	50	60	70	80
5x10 m (800 árboles)	40	20	16	13	11	10
10x10 m (400 árboles)	20	10	8	6	5	5

Se deberían usar espaciamientos menores cuando:

- El huerto tiene una vida útil corta
- La información sobre el desempeño de la progenie se obtendrá en poco tiempo para el raleo del huerto
- Los árboles crecen muy lentamente y producen semilla antes del inicio de la competencia entre copas.

La tendencia en el pasado ha sido plantar los huertos a densidades demasiado altas que requerían demasiados raleos antes de obtener cualquier información de los ensayos de progenie.

A continuación se describen los diferentes tipos de diseños de huertos.

Filas puras

Se coloca un clon en cada fila del huerto; muy fácil de realizar y útil para bancos clonales, o cuando la polinización es controlada. Propicia la endogamia y no favorece la panmixia, por lo que no es empleado para polinización abierta.

Aleatorios con restricción de distancia

La distribución más común de los clones en un huerto es al azar, con una distancia mínima de aproximadamente 30 a 40 metros entre rametos del mismo clon. Este mínimo fue determinado por

estudios de distribución de polen alrededor de árboles aislados de coníferas y eucalipto, donde se demostró que la mayoría del polen cae dentro de esa distancia, o que los vectores mueven el polen mas frecuentemente bajo este mínimo. Para muchas especies se necesitan estudios de vuelo del polen o el patrón de movimiento de insectos.

Un diseño al azar es generalmente preferible para evitar patrones repetidos de proximidad en ciertos grupos clonales, como ocurre en los diseños sistemáticos. Los patrones de vecindades repetidas son indeseables porque, al momento del raleo genético o depuración de los clones más pobres, se pueden encontrar grupos de clones muy buenos o muy malos que producirán un espaciamiento irregular después del raleo. Cuando hay grupos de clones buenos, puede ser necesario remover algunos rametos simplemente para dejar entrar la luz. Esto ocurre con menos frecuencia en los diseños al azar. Para este diseño se requiere un programa de computador que revise sistemáticamente la restricción de distancia. En programas comerciales de **Pinus radiata**, en Chile, en la generación 1.5 se ha utilizado normalmente este diseño.

Completamente aleatorio

Todos los rametos disponibles de todos los clones están completamente al azar a través de toda la superficie de plantación del huerto. Este es el diseño más simple de planificar en el papel, pero puede producir dificultades posteriores cuando el huerto es muy grande y contiene muchos clones. Este diseño tiene ciertas restricciones, como por ejemplo, que dos rametos del mismo clon queden juntos en una fila, en una columna o diagonalmente, las restricciones son usualmente arregladas mediante la manipulación de la posición de los rametos en el diseño. En la figura 2 letra a), se muestra un diseño completamente aleatorio con 10 clones y 4 rametos por clon.

Bloques completos al azar

En este tipo de diseño, primero se divide toda el área destinada para el huerto semillero en bloques equivalentes, cada uno con una superficie suficiente para contener un rameto de cada clon o un múltiplo de este número. La posición de los rametos en cada bloque es completamente aleatoria y se puede manipular para que dos rametos del mismo clon queden separados adecuadamente, especialmente en las fronteras entre bloques.

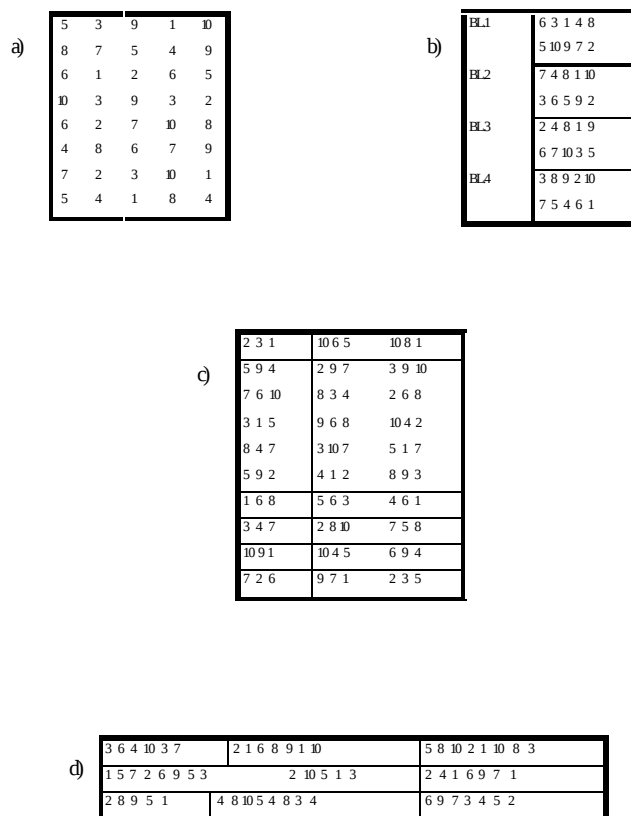


FIGURA 2
TIPOS DE DISEÑO DE HUERTOS SEMILLEROS MÁS COMUNES

Cada bloque es aleatorizado independientemente, tomando en cuenta las restricciones impuestas. En la figura 2 letra b), se muestra un diseño de bloques completos con 4 bloques, 10 clones y 4 rametos por clon. Este tipo de diseño es muy fácil de establecer, existen programas que permiten la aleatorización con (o sin) bloques, tal como el PROC PLAN de SAS. Cuando en el huerto, además de producir semilla, se realizan experimentos de fertilización o de inducción floral entre otros, se recomienda un diseño en bloques aleatorizados con restricción de distancia.

Bloques fijos

Este consiste en un bloque base fijo, en que los clones están distribuidos aleatoriamente y que es repetido en toda el área del huerto semillero. Este diseño no es recomendado en huertos de polinización abierta de primera generación.

Bloques rotatorios

Corresponde a una modificación del anterior, en que se realiza una rotación sistemática de los rametos del bloque en cada repetición. Este tipo de huerto es recomendado en generaciones avanzada de polinización controlada.

Sistemáticos

Los diseños sistemáticos son útiles cuando no hay acceso a programas computacionales. **Es muy difícil hacer un diseño al azar manualmente sin violar la regla de la distancia mínima de 30 metros entre rametos del mismo clon.** Otra ventaja del diseño sistemático es que logra un balance casi perfecto en términos del número de rametos por clon. Es deseable el balance en el número de rametos porque al momento del establecimiento no existe información sobre las descendencias para saber cuáles son las mejores. En el caso de huertos de generación avanzada, con este tipo de diseños pueden convivir árboles emparentados de varias generaciones, es decir selecciones hacia atrás y hacia delante.

En la figura 3 se muestra un ejemplos de diseños sistemáticos para un huerto semillero con 30 clones con espaciamiento de 10 m x 10 m y un distanciamiento mínimo de 30 m entre rametos del mismo clon. Cada número representa un clon diferente. Repeticiones del mismo número (clon) representan los varios rametos del clon en cuestión

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
28	29	30	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
25	26	27	28	29	30	1	2	3	4	5	6	7
22	23	24	25	26	27	28	29	30	1	2	3	4
19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	1
16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
28	29	30	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
25	26	27	28	29	30	1	2	3	4	5	6	7
22	23	24	25	26	27	28	29	30	1	2	3	4
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
26	27	28	29	30	1	2	3	4	5	6	7	8
21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	1	2	3

FIGURA 3
HUERTO CON DISEÑO SISTEMÁTICO

Bloques incompletos

Simétricos

Este diseño permite combinar aleatoriamente los clones y también comparar el comportamiento de varios clones en forma más efectiva. El diseño es considerado incompleto si el número de rametos por bloque es más pequeño que el número total de clones disponibles.

La posición de los rametos dentro del bloque y de los bloques dentro del área se asigna aleatoriamente, pero en la práctica el azar ha sido usualmente modificado para satisfacer restricciones de proximidad entre rametos del mismo clon. Este diseño tiene la ventaja de que la combinación de rametos dentro del bloque siempre cambia, por lo tanto se favorece la panmixia. También es un buen método para comparaciones experimentales de tratamientos dentro del huerto y para estudios clonales comparativos.

Las principales desventajas radican en que sólo es adecuado para una cantidad fija de combinaciones de números de clones y número de rametos por clon (repeticiones), de este modo son repetidos varias veces sobre el área del huerto. Además es inadecuado para un raleo sistemático, ya que puede estropear el diseño. En la figura 2 letra c), se muestra un diseño de bloques incompletos de 10 clones, 9 y 8 rametos por clon, 3 rametos por bloque y 30 bloques en total.

Asimétricos

A veces el diseño en bloques al azar es usado con un número fijo de rametos por clon, indiferente del número de clones disponibles para el huerto. En este tipo de diseño cada bloque contiene un conjunto de clones diferente, y por lo tanto los bloques no son tratados como repeticiones para comparaciones experimentales dentro del huerto, lo cual es una ventaja de un diseño de bloque completo.

Un segundo planteamiento del diseño en bloques incompletos asimétricos es usar bloques en los cuales algún clon está representado por uno o varios rametos, pero con un tamaño de bloque variable, de acuerdo a la disponibilidad de rametos de los clones usados. En la Figura 2d, se muestra un diseño de bloques incompletos de 10 clones, con un número de rametos por clon variable y 9 bloques de tamaño variable.

Vecindades permutadas

Este tipo de diseño prescinde de la aleatorización como medio de acercamiento a la panmixia y tratando de situar a cada individuo en la posición más adecuada en base a ciertos criterios. La manera de alcanzar la panmixia consiste ahora en hacer sucesivas permutaciones de los vecinos más próximos de cada clon. La restricción referente a la endogamia suele concretarse mediante la fijación de una distancia mínima entre rametos de un mismo clon; y la referente a la panmixia mediante la condición de que el número de veces que dos clones sean adyacentes en el huerto sea el mismo para cualquier par de clones; esta última no siempre puede cumplirse estrictamente. En definitiva todos estos modelos se basan en un algoritmo que sitúa, uno a uno, todos los rametos del huerto de manera que al final cada clon resulte adyacente a todos los demás, mediante la sucesiva permutación de sus vecinos.

Estos diseños requieren un computador y programas que empleen información sobre procedencias, compatibilidad, floración y aptitud combinatoria general. Estos programas son más útiles en huertos de un solo bloque.

DISEÑOS SISTEMÁTICOS VERSUS DISEÑOS ALEATORIOS

El diseño sistemático posee una ventaja total sobre los diseños aleatorios para huertos de generación avanzada. Los dos diseños son equivalentes en su habilidad para cumplir con los requerimientos de diversidad genética y los requerimientos de una mínima distancia de separación para reducir la endogamia. La panmixia no es un problema en cualquiera de los dos diseños. Minimizar el impacto de los errores de selección será menos importante en huertos de generación avanzada donde están disponibles las pruebas genéticas. Sin embargo, el diseño sistemático permitirá el uso de un número mínimo de genotipos o la máxima frecuencia de los mejores genotipos mientras aún se cumple con los requerimientos de distancia mínima. Esto permite una intensidad de selección más alta sobre los clones en el huerto, produciendo un incremento marginal en la ganancia genética. Además, un diseño sistemático probablemente es más fácil de tratar operacionalmente y permite la fácil replicación de bloques para experimentos en el huerto.

A continuación se establecen las ventajas y desventajas de los distintos diseños de acuerdo a los objetivos del huerto.

CUADRO 2
COMPARACIÓN DE DIFERENTES DISEÑOS EN BASE A LOS OBJETIVOS DE UN HUERTO
SEMILLERO (Giertych, 1975).

Requisitos	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)
Evitar endogamia	-	+	+	+	+	+	+	+	++
Favorecer panmixia	-	+	+	-	-	+	+	++	-
Permitir raleos sistemáticos sin alterar el diseño	+	-	-	+	-	-	-	-	++
Permitir la utilización de porciones de huerto como réplicas para experimentos	-	-	+	+	+	-	-	-	+
Permitir la comparación del comportamiento de los clones	-	-	+	-	-	-	+	+	-
Facilitar la relocalización de los clones	+	-	-	+	-	-	-	-	+
Permitir la expansión	+	+	+	+	+	+	-	-	+
Ajustarse a cualquier forma del terreno	+	+	-	-	-	-	-	-	+
Permitir la utilización de cualquier número de clones y rametos por clon	+	+	+	+	+	-	-	+	+
Permitir su modificación en base a la información obtenida acerca de compatibilidades, épocas de floración y capacidad de combinación	+	-	-	+	-	-	-	-	+
Simplicidad del diseño	+	+	+	+	+	-	-	-	+
Bajo costo de diseño	+	+	+	+	+	+	+	-	+

++ muy adecuado; + adecuado; - no adecuado

- (1) Filas puras
- (2) Completamente aleatorios
- (3) Bloques completos al azar
- (4) Bloques fijos
- (5) Bloques rotatorios
- (6) Bloques incompletos asimétricos
- (7) Bloques incompletos simétricos
- (8) Vecindades permutadas
- (9) Sistemático

REFERENCIAS

Arnold, R. 1990. Control pollinated radiata pine seed. A comparison of seedling and cutting options for large-scale deployment. N.Z.Forestry. Nov.1990. pp 12-17.

Balocchi, C. y Delmastro, R. 1992. Principios de Genética Forestal. Impreso de la Central de Publicaciones. Universidad Austral de Chile. Valdivia. 180 p.

Burdon, R., Shelbourne, A. y Wilcox, M. 1978. Advanced Selection Strategies. En: Proc. Third World Consultation on Forest Tree Breeding. FO-FTB-77-6/2. Canberra, Australia.

Carson, M. 1986. Control-pollinated seed orchards of best general combiners. A new strategy for radiata pine improvement. Agronomy Society of New Zealand. Special Publication N°5. pp 144-149.

Dorman, K. 1976. The genetics and breeding of the southern pines. USDA Forest Service Agricultural Handbook No. 471).

Eldridge, K. 1991. Plan conceptual de Mejoramiento Genético de eucalipto. CSIRO. Australia. 50 p.

Falconer, D. 1986. Introducción a la genética cuantitativa. Nueva Edición. CECSA. 383 p.

FAO. 1981. El Eucalipto en la repoblación forestal. FAO: Montes N° 11, Roma. 723 p.

Giertych, M. 1975. Seed Orchard Designs. En: Seed Orchards, edited R. Faulkner. Forestry Commission. Bulletin 54. pp. 25-37.

Hodge, G. y White, T. 1993. Advanced-generation wind-pollinated seed orchard design. New Forest 7:213-236.

Ipinza, R. 1993. Consideraciones básicas para la instalación de Huertos Semilleros clonales de eucaliptos. CMG/UACH/CONAF/Empresas Forestales. Circular N° 264. 14 p.

Ipinza, R., Lafayette E. y Apiolaza, L. 1993. Curso de actualización de cruzamientos controlados con énfasis en Eucalipto. CMG/ UACH/ CONAF/ Empresas Forestales. Serie Técnica. Universidad Austral de Chile. Fac. de Cs. Forestales. Valdivia, Chile. 110 p.

Ipinza, R. , Pérez, E., Apiolaza, L., Crespell, P. 1993. Décimo Informe Anual, (1993). CMG/ UACH/ CONAF/ Empresas Forestales. Serie Técnica. Universidad Austral de Chile. Fac. de Cs. Forestales. Valdivia, Chile. 78 p.

Ipinza, R. , Pérez, E., Apiolaza, L., Crespell, P. y Morales, E. 1994. Informe Anual Décimoprimer, (1994). CMG/UACH/CONAF/Empresas Forestales. Serie Técnica. Universidad Austral de Chile. Fac. de Cs. Forestales. Valdivia, Chile. 82 p.

Ipinza, R., Apiolaza, L., Morales, E., Pérez, E., Vergara, R. y Alvear, C. 1995. Curso: Aspectos Cuantitativos para el Mejoramiento Genético. Concepción, 24 al 26 de abril de 1995. Cooperativa de Mejoramiento Genético. UACH/CONAF/ EMPRESAS FORESTALES. 188 p.

Kirkman, P. 1994. Short Course on Tree Breeding Techniques. 2 - 20 Mayo 1994. Forestek, Nelspruit. Division of Forest Science and Technology. Volumen I. 22 p.

Lindgren D. y Matheson, C. 1986. Increasing the genetic quality of seed from seed orchards by using the better clones in higher proportions. Silvae Genetics 35:173-177.

Lindgren, D., Libby, W. y Bondesson, F. 1989. Deployment to plantations of numbers and proportions of clones with special emphasis on maximizing gain at constant diversity. Theoret. Appl. Genet. 77:825-831.

Müller-Sratak, G. y Gregorius, H. 1986. Monitoring genetic variation in forest tree populations. En: Proc. 18th IUFRO World Congress, Division 2, Vol II, Yugoslavia, pp. 589-599.

Potts, B. 1993. Biología reproductiva del género **Eucalyptus** y su aplicación en la mejora genética. Texto presentado en el curso realizado en la Universidad Austral de Chile entre el 6 y 8 de septiembre de 1993. Traducido al castellano por la Cooperativa de Mejoramiento Genético. Serie Técnica. Universidad Austral de Chile. Fac. de Cs. Forestales. Valdivia, Chile. 106 p.

Sweet, G. y Krugman, S. 1977. Flowering and seed production problems. A new concept of seed orchard. Proceedings, Third World Consultation on Forest Tree Breeding, Canberra, Australia, 1977.

Sweet, G.; Bolton, P. y Litchwark, H. 1991. A meadow orchard in radiata pine. research and reality. Proceedings, IUFRO Congress, Montreal, Canadá, 1991.

Van Buijtenen, J. 1971. Seed orchard design, theory and practice. En: Proc. 11th South Forest Tree Impro. Conf., Atlanta, Georgia, June 15-16. pp. 197-205.

Wright, J. 1976. Introduction to forest genetics. Academic Press, Inc., New York. 463 p.

Zobel, B. y Talbert, J. 1988. Técnicas de Mejoramiento Genético de Árboles Forestales. Editorial Limusa S.A. de C.V. México. 545 p.

ANEXO 1

HUERTOS DE CRUZA ROTATORIOS PARA *PINUS RADIATA*

FUNDAMENTOS

Los huertos de crusa rotatorios son una tecnología desarrollada con el objeto de optimizar la producción de semillas en generaciones avanzadas de mejoramiento.

Estos huertos se basan en las ventajas que significa trabajar usando exclusivamente polinización controlada (Carson, 1986), y en el uso de huertos semilleros clonales de pradera o "meadow orchards" (Sweet y Krugman, 1977)

Los huertos de pradera son huertos de alta densidad que poseen entre 2000 y 10000 individuos por hectárea (Arnold, 1990; Sweet et al., 1991), en los cuales cada rameto establecido tiene una vida útil de entre 3 y 7 años. Finalizado este período, el rameto es reemplazado por uno nuevo, con nuevo material genético.

La utilización de huertos de esta naturaleza, requiere apoyarse en un programa de mejoramiento muy dinámico, donde el material élite cambie año a año, e implica un manejo intensivo de los rametos, aplicando inducción floral mediante la fertilización, empleo de hormonas, anillamiento o control de la humedad del suelo.

En ***Pinus radiata***, el uso adecuado de la inducción floral, así como buenas condiciones ambientales naturales, permiten que una gran mayoría de los rametos produzcan flores y semillas los primeros años luego de la injertación.

Las ventajas de los huertos de pradera se enumeran a continuación (Sweet y Krugman, 1977):

- Se puede producir semillas inmediatamente
- Se requiere menor cantidad de espacio físico para una misma producción
- Las operaciones pueden ser llevadas a cabo de pie desde el piso
- Se reducen los problemas de incompatibilidad tardía
- Los injertos jóvenes no producen polen, por lo tanto hay menos riesgo de autocruzamientos y entrada de polen extraño.

La idea del huerto rotatorio nace por la dificultad que existe en ***Pinus radiata***, de compatibilizar las actividades de inducción floral durante la diferenciación (enero del año 1 del ciclo biológico), apoyo nutricional del gametófito femenino prefecundado (enero del año 2) y poda para controlar la altura de los rametos (agosto)¹.

En un huerto no rotatorio, por ejemplo, al cuarto año de producción, cada rameto requeriría podarse en agosto, con lo cual se sacrifica flores femeninas polinizadas, y en enero correspondería la inducción de las futuras flores femeninas y el apoyo nutricional del gametófito femenino de las flores sobrevivientes a la poda del año anterior.

La aplicación de fertilizantes a los rametos en enero, produce un efecto contrario al de la inducción floral, inhibiendo la diferenciación a flores femeninas, por lo cual, es completamente contraproducente mantener un esquema de estas características.

¹ Comunicación personal, Dr. Geoff Sweet, consultor internacional. Valdivia, 1996.

ESTABLECIMIENTO

Un huerto de cruza rotatorio se basa en el establecimiento en tres años, de tres bloques, en cada uno de los cuales se planta una cantidad determinada de rametos de todos los clones de interés en un momento dado (material élite). Cada año se establece un nuevo bloque, el cual puede estar constituido por los mismos clones del bloque anterior, o por otros, según la rapidez con que las pruebas genéticas entregan información².

El objetivo de este diseño es optimizar el manejo del huerto, debido a que en una temporada se realiza una sola actividad de manejo en cada bloque, impidiendo que exista traslapos entre las podas, el apoyo nutricional al gametófito femenino y la inducción floral.

Un ejemplo de cronograma para el establecimiento de un huerto de cruza rotatorio puede apreciarse en el cuadro 3, donde aparecen las actividades desde la plantación o trasplante de los rametos en el primer bloque.

En dicho cronograma se puede observar la secuencia de actividades a realizar en cada bloque, y la fecha en que se llevan a efecto. Nótese que este diseño además mantiene constante la producción de semillas, y permite incluso renovar el material genético año a año.

² Comunicación personal, Dr. Geoff Sweet, consultor internacional. Valdivia, 1996.

CUADRO 3
CRONOGRAMA DE TRABAJO TIPO, PARA EL ESTABLECIMIENTO DE UN HUERTO DE CRUZA
ROTATORIO DE PINUS RADIATA

AÑO	MESES	BLOQUE 1	BLOQUE 2	BLOQUE 3
1998	AGO - OCT	Trasplante		
1999	ENE - FEB	Inducción Floral		
	AGO - OCT	Polinización	Trasplante	
2000	ENE - FEB	Fertilización	Inducción Floral	
	AGO - OCT	Poda	Polinización	Trasplante
2001	ENE - FEB		Fertilización	Inducción Floral
	ABRIL	Cosecha semillas		
	AGO - OCT	Poda o trasplante	Poda	Polinización
2002	ENE - FEB	Inducción Floral		Fertilización
	ABRIL		Cosecha semillas	
	AGO - OCT	Polinización	Poda o trasplante	Poda
2003	ENE - FEB	Fertilización	Inducción Floral	
	ABRIL			Cosecha semillas
	AGO - OCT	Poda	Polinización	Poda o trasplante
2004	ENE - FEB		Fertilización	Inducción Floral
	ABRIL	Cosecha semillas		
	AGO - OCT	Poda o trasplante	Poda	Polinización

CASO PRÁCTICO

Si se considera un programa dinámico, en el cual el material élite cambia constantemente, es posible trabajar con una densidad de 3.333 rametos por hectárea (3 m² por rameto).

Al tener un programa intensivo de setos o micropropagación, suponga que se necesitan alrededor de 200 semillas anuales por familia. En ese caso debe contar, siendo pesimistas, con un mínimo de cinco rametos por clon.

El número de clones depende de la agresividad del programa y de la disponibilidad de material élite, pero si se considera el uso de 20 madres y cinco rametos por clon, se tiene que cada bloque ocupará una superficie real de 300 m², y el huerto en total, 900 m², una superficie mínima comparada con los huertos o bancos de cruce tradicionales.

PROPAGACIÓN VEGETATIVA MEDIANTE INJERTOS

Verónica Emhart Schmidt¹

INTRODUCCIÓN

Injertar es ligar dos porciones de plantas de manera que continúen su crecimiento como una sola. Se ha descrito un gran número de procedimientos, pero en todos ellos, de modo general, se trata de implantar en los tejidos del llamado *pie, patrón o portainjertos*, una yema o un trozo de tallo con una o varias yemas que se conoce como *púa*. El conjunto de ambas partes dará origen a una nueva planta, a la que el patrón aporta su sistema radical de fijación al suelo y absorción de agua y nutrientes, mientras que la púa desarrollará la parte aérea, manteniendo las características genéticas de la planta donante (Gil et al., 1986).

El injerto es un método de propagación de plantas conocido y empleado desde los tiempos más antiguos. Fue practicado por los chinos 2.000 años A.C. y en la Antigua Grecia era una técnica de uso corriente (Gil et al., 1986).

Los injertos, al igual que otras técnicas de propagación asexual, permiten el mantenimiento del genotipo de árboles valiosos que, al ser en general sumamente heterocigóticos, se pierden en parte al propagarlos por semillas. Con el injerto se consiguen réplicas genéticamente exactas del árbol donante. Su aplicación más conocida es la de propagar ejemplares caracterizados por una gran producción de fruto u otra cualidad. Además, cuando las púas proceden de árboles adultos, la madurez sexual se mantiene en la nueva planta, floreciendo rápidamente. El injerto también hace posible conservar o reproducir variedades estériles o multiplicar especies de difícil germinación. Los injertos son comúnmente utilizados para el establecimiento de huertos semilleros clonales y bancos clonales.

TIPOS DE INJERTOS

Existen pocas clasificaciones generales de tipos de injertos en las que se contemplan algunos ejemplos de interés específico en especies frutícolas y hortícolas, como es el caso de las mencionadas por Garner (1987) y Hartmann y Kester (1975), las cuales parten de dos grupos principales:

- Los injertos en los cuales las partes a injertar no son removidas o sólo se remueven parcialmente de la planta madre hasta que la unión se efectúa.
- Los injertos en que desde el inicio se hacen con una de las partes (la que se pretende propagar) separada de la planta madre.

Considerando lo anterior, los injertos se pueden clasificar en dos grandes categorías:

- Injertos de aproximación
- Injertos de propágulo

¹ Ingeniera Forestal. Proyecto FONDEF D96I1052. Centro Experimental Forestal. Universidad Austral de Chile. Avda. Pedro Aguirre Cerda # 2.150. Valdivia, Chile.
e-mail: vemhart@valdivia.uca.uach.cl

Injertos de aproximación

Los injertos de aproximación pueden realizarse en cualquier época del año, aunque naturalmente algunas variantes únicamente pueden utilizarse cuando las plantas se encuentran en la etapa de crecimiento activo.

Existen varios tipos de injertos de aproximación, entre los cuales destacan los de aproximación natural, que consiste en aproximar lo suficiente las partes sin ninguna otra operación además del amarre, para que las plantas logren una unión. También existen los de aproximación con corte, que consiste en cortar una parte de cada planta a unir exponiendo el cambium y practicar el amarre correspondiente cuidando de que las superficies permanezcan en contacto hasta lograr la unión, o practicar algunos cortes en los que se dejan lengüetas que afirmen la unión a fin de que exista mayor superficie de contacto.

Estos tipos de injertos son más comunes para plantas herbáceas, que para especies forestales.

Injertos de propágulo

Según Garner (1987), los principales tipos de injertos de propágulo son:

- Yema: estos se emplean cuando se usan como patrones plantas con la corteza suficientemente delgada para realizar con facilidad la operación. El trabajo se realiza en la estación de crecimiento de las plantas, que es cuando la corteza se separa de la madera sin dificultad, lo cual es un requisito esencial. Este injerto es común en las especies frutales.
- Púa: aquellos injertos en que el propágulo corresponde a una o varias yemas y una porción de ramilla que es precisamente donde se realizan los cortes para su unión con el patrón. Estos a la vez se subdividen en injertos apicales o terminales e injertos laterales. Los injertos de púa son los comunes en las especies forestales.

DESARROLLO DE LA UNIÓN DEL INJERTO

Un injerto no puede cicatrizar si los dos cambium no están en estrecho contacto. Por lo tanto, se deben unir cambium con cambium, corteza con corteza, madera con madera, para que cada año se formen tejidos nuevos y para que la savia circule (Anónimo, 1991).

La secuencia en la cicatrización de un injerto se puede describir en cuatro pasos.

Contacto íntimo de regiones cambiales

El tejido recién cortado de la púa y del patrón, se colocan en contacto de tal manera que las regiones cambiales de ambas partes estén en íntimo contacto. De ordinario las condiciones de temperatura (entre 12 y 32 °C) y humedad elevada (aproximadamente 90-100%) conducen al crecimiento celular rápido.

Producción y entrelazamiento de células de parénquima (tejido de callo) por el patrón y la púa.

Durante la operación del injerto, las células cortadas y dañadas por la navaja, se vuelven de color pardo y mueren formando una capa necrótica. Bajo estas células muertas, en la región cambial, tanto

en la púa como en el patrón, las capas externas de células expuestas producen células de parénquima (en 7 días dependiendo de las condiciones de temperatura y humedad), llenando el espacio vacío que queda entre el patrón y la púa. Estas células pronto se entremezclan y entrelazan. El resultado de esta actividad se llama tejidos de callo (tejido blanquecino) y permite el paso de nutrientes del patrón al injerto.

Producción de nuevas células cambiales

Algunas de las células del callo recién formado, que se encuentran en la misma línea con capa intacta de cambium del patrón y de la púa, se diferencia hasta formar nuevas células cambiales. El contacto y el apareo del cambium del patrón y púa facilita el establecimiento de esta continuidad cambial y el éxito del injerto.

Conexión de elementos vasculares

Estas nuevas células de cambium, producen tejidos vasculares nuevos: xilema (madera) hacia el interior y floema (corteza) hacia el exterior, estableciendo una conexión vascular indispensable para el transporte de nutrientes entre el patrón y la púa. Esta conexión es importante para que la unión del injerto tenga éxito.

FACTORES QUE INFLUYEN EN LA SOLDADURA DEL INJERTO

Temperatura y humedad

Para que se realice la formación del tejido (callo) en las capas en íntimo contacto con el punto de injerto, son necesarias dos condiciones: temperatura adecuada para la formación del callo. Temperaturas muy bajas (inferior a 5 °C) o muy altas (superior a 35 °C) son perjudiciales para el buen desarrollo de las células de neoformación (Anónimo, 1991). Para el caso de **Eucalyptus globulus** injertado por hendidura, la temperatura adecuada parece ser la comprendida entre 10 - 24 °C, para el caso de **Nothofagus**, las temperaturas son similares. Otro elemento a considerar es la humedad que debe mantenerse cercana al 100 %. El aumento de callo es más probable que se efectúe en células muy turgentes que en aquellas en condiciones de marchitamiento. También, es importante considerar una buena aireación dentro del invernadero.

Incompatibilidad

El término de incompatibilidad, se reserva para cuando falla el injerto, es decir, cuando se produce una muerte prematura de la planta, atribuida con razonable certeza a la falta de unión entre injerto y portainjerto, siendo esta inicialmente satisfactoria, aunque a la postre la combinación falla (Hartmann y Kester, 1975).

Hartmann y Kester (1975), reconocen dos tipos de incompatibilidad:

- Incompatibilidad localizada: depende del contacto actual y directo entre las partes. Forma una estructura mecánicamente débil y sin continuidad vascular al no haber diferenciación de las células del callo. Este tipo de incompatibilidad se reconoce por una muerte prematura de los rametos, deformaciones en la unión, ruptura de los componentes del injerto a nivel de la unión, clorosis, desfoliación temprana y menor crecimiento.
- Incompatibilidad traslocada: existen influencias negativas que van más allá de un contacto directo. Se produce diferenciación vascular, pero luego ocurre una deformación degenerativa del

floema que dificulta el paso de la savia desde la copa a las raíces. Se reconoce porque en la corteza aparece una línea de color pardo o zona necrótica, se observa un sobrecrecimiento de la púa y también clorosis, desfoliación temprana y disminución del crecimiento.

De acuerdo, al momento en que se manifiesta o se logra detectar la incompatibilidad, Barbosa (1987) define incompatibilidad temprana, en la cual los síntomas se presentan a los pocos meses, y tardía, en que los primeros síntomas tardan varios años en aparecer.

Contaminación con hongos, virus e insectos

Los virus, hongos, bacterias e insectos causan estragos en el desarrollo, pues producen sobre la planta, dos acciones negativas: influyen en el estado sanitario y en el desarrollo de la planta y causan, en algunos casos, daños directos en el punto de injertación.

El uso de material de propagación infectado puede reducir el "prendimiento" de los injertos así como el vigor de las plantas resultantes.

En algunas ocasiones los hongos logran entrar en las heridas que se hacen para preparar injertos. Es el caso de injertos de **E. globulus**, en que se ha encontrado **Botritis**, principalmente en la sección de unión. El control químico de esas infecciones ayuda mucho a promover la cicatrización de las uniones y evitar mayores contagios (Anónimo, 1991).

Para el caso de **Nothofagus** (roble, raulí y lenga), en el período de brotación de las yemas de la ramilla injertada, se detecta la presencia de una sobrepoblación de pulgones, los cuales en estado adulto producen amarillamiento de las hojas y posterior defoliación, lo cual debe ser controlado con insecticidas. También es común encontrar agallas en la hojas que se forman en la púa, éstas deben ser retiradas con cuidado para evitar daños a las yemas nuevas.

Sellantes

El utilizar un sellante adecuado, sirve para mantener la humedad, proteger las células expuestas en la zona de injertación e impedir la entrada de organismos patógenos a esta zona. Para sellar y proteger las heridas se usan varios métodos, como ser pastas de arcilla y estiércol de vaca, ceras frías y calientes, látex, betunes. Unas de las más usadas por su facilidad de manipulación es el látex Podexsal, que ha dado muy buenos resultados.

Época de injertación y técnica de propagación

Para el caso de las zonas templadas, se recomienda hacer los injertos, en el último periodo en que la planta se encuentre en estado de dormancia, si es que el injerto es de púa. Para el caso de injertos de yema, la época adecuada es en la cual la planta se encuentra en actividad vegetativa, o sea primavera y verano.

Habilidad del operador

Este factor influye en la calidad del corte y rapidez en la ejecución del injerto, si se realiza rápidamente disminuye el desecamiento de la púa y la oxidación de las células expuestas al aire cuando se realiza el corte, aumentando la supervivencia de los injertos.

Vigor del patrón y la púa

El estado fitosanitario tanto de la planta patrón como de la púa colectada está directamente relacionado al éxito de la faena de injertación. Patrones y púas sanas y vigorosas producen mejor cicatrización y un mayor crecimiento del injerto.

Cuidados posteriores

El uso de fertilizantes, fungicidas e insecticidas, aseguran la supervivencia de los injertos, estimulan el crecimiento y evitan daños y enfermedades. La podas de los brotes nuevos del patrón también se recomienda para estimular el crecimiento de los brotes nuevos de la púa.

MANEJO DE LA PLANTA PATRÓN

Para la mayoría de las especies forestales, el origen de la planta a utilizar como patrón es de semilla, en cambio, para las especies frutales, el origen es de semilla o propagación vegetativa, este último es el más usado, ya sea mediante el acodado u obtención de esquejes o estaquillas, de familias que presentan resistencia a plagas y enfermedades y gran vigor, este tipo de propagación permite tener uniformidad en la planta patrón.

En general, para el caso de las especies forestales, la preparación de patrones se inicia con la siembra de la semilla en platabanda o speedlings, dentro o fuera de invernadero, para luego ser transplantados a macetas de 3 a 5 lt (depende del tiempo que estará la planta en la bolsa), y llevadas bajo condiciones de invernadero. Esta etapa de preparación se extiende por un período que va desde los ocho meses hasta los dos años, dependiendo de las condiciones medioambientales y del crecimiento de la especie considerada. Se aplica fertilización y riego intensivo, con fertilizantes que estimulen el crecimiento de la planta. Lo normal, es injertar patrón y púa de la misma especie, pero se han probado algunos casos, en que se utilizan patrones de **E. globulus** y púas de **E. nitens**, la supervivencia a sido satisfactoria, pero lo que no se ha evaluado es la compatibilidad a largo plazo (Gaymer, 1994).

Las técnicas específicas aplicadas en la producción y manejo de plantas patrones varían según la empresa que los produce y la especie. Lo importante es obtener una planta vigorosa y sana, que sea un buen soporte para el injerto.

Al momento de ser injertados los patrones deberán tener una altura de 30 a 40 cm, y un diámetro de 0,5 cm en el cuello. Se seleccionan aquellas plantas rectas, sanas y de internudos amplios.

COLECTA DE PÚAS

La colecta de púas se lleva a cabo en los árboles seleccionados y sancionados como plus, para el caso en que los injertos sean destinados a la formación de huertos semilleros, y de árboles de banco si es que los injertos son destinados a la formación de un banco clonal.

En general, existen dos métodos de colecta de púas, escalando el árbol o cortando ramas mediante tiros. El más usado es el escalamiento del árbol, para lo cual el escalador debe tener un equipo adecuado con cinturones de seguridad, trepadora, tijera extensora o serrucho y cuerdas. Se debe causar el menor daño posible al árbol y obtener solo el material necesario para injertar.

Las púas se almacenan en condiciones de alta humedad (cercana al 100%) y bajas temperaturas (3 a 5 °C), para lo cual se acondiciona un "cooler" con hielo o guateros fríos y esponja humedecida, además se aplica una solución fungicida a las púas (Benlate 2,5 g/l agua) y una tarjeta de

identificación con el número del clon al cual pertenece. La vida útil de las púas en estas condiciones es de cuatro días desde el momento en que se extraen.

Las púas deseadas para injertar son aquellas del último año de crecimiento, sanas, semilignificadas, con yemas a punto de brotar, de un largo de 20 a 30 cm, sin frutos ni flores, ni presencia de daños por insecto, con las yemas en buen estado.

La colecta de púas es una actividad que se debe coordinar muy bien con la injertación, para optimizar tiempo, costo y material vegetal. La cantidad de púas a colectar va a depender directamente de las distancias entre el árbol plus o los árboles plus y el centro de injertación, como también de la cantidad de operadores y habilidad de ellos para injertar. Siempre es aconsejable colectar más material de lo necesario, ya que se descartan algunas púas que tienen problemas sanitarios.

INJERTACIÓN

La época de injertación está directamente relacionada al tipo de injerto a utilizar, si el injerto es de yema (caso común de los manzanos), el injerto debe hacerse durante el periodo de actividad vegetativa (primavera y verano), ya que es necesario que la corteza de patrón y propágulo se desprendan con facilidad. En cambio, si el injerto en que púa es un trozo de tallo con varias yemas, el injerto se debe realizar justo antes del inicio de la primavera, procurando que la púa no haya entrado en actividad al momento de injertar (Hartmann y Kester, 1975).

Materiales para injertar

Se utilizan los siguientes materiales:

- Tijeras de podar
- Cuchillo Victorinox y bisturí quirúrgico nº 4
- Hojas de bisturí nº 24
- Alcohol al 70%
- Pinzas de ropa
- Solución de Podalatex
- Elásticos especiales para injertar
- Cloro
- Algodón
- Vasos
- Tarjetas de identificación y lápiz indeleble
- Balde con una capacidad de 20 l.

Tipos de injertos comúnmente utilizados

Para el caso de **Eucalyptus globulus** y **E. nitens**, **Pinus radiata** y **Nothofagus**, los tipos de injertos más utilizados son aquellos en que la púa corresponde a un trozo de tallo con varias yemas, el primero se llama *injerto de hendidura o de cuña*, en que el injerto se realiza en la parte apical, y el segundo se llama *injerto de botella*, en que el injerto se realiza en la parte lateral de la rama.

Injerto de hendidura o de cuña

Consiste en la unión apical de patrón y púa. El lugar de corte tanto del patrón como en la púa debe ubicarse en los entrenudos y tener diámetros similares, idealmente iguales.

Se corta el ápice del patrón con tijeras de podar justo sobre el lugar de injertación. El lugar de corte en el patrón debe hacerse cercano a la base, pero dejando a lo menos un par de ramas laterales bajo el corte (promedio 10 a 12 cm). El corte de injertación, debe ser largo 4 a 5 cm, continuo y uniforme, avanzando por el centro de la sección medular.

Se mantiene el corte cerrado (con pinza de ropa), para evitar desecamiento mientras se prepara la púa.

Se seccionan las púas en la sección apical de las ramas de 15 a 18 cm de longitud, en estado semilignificado con brotes desarrollados y latentes. Se aconseja dejar entre 6 a 8 yemas en la ramilla para concentrar el crecimiento en pocos puntos terminales.

En el caso de los pinos, y eucaliptos, se deben extraer los conos muy desarrollados, dejando el pedúnculo para evitar daños a las yemas latentes.

Se limpia con un algodón el lugar donde se efectuará el corte, y se seca la humedad que exista.

Se realiza un corte en la púa, en forma de cuña, largo y continuo, de largo similar al efectuado en el patrón, el corte debe comenzar muy superficialmente hasta llegar a la médula, de modo de dejar mayor cantidad de cambium expuesto. No se debe tocar con los dedos la superficie cortada.

Posteriormente, se retira la pinza de ropa desde el patrón, se abre el corte y se inserta la púa de modo que las partes de cambium de patrón y púa coincidan y estén en contacto. Se incluye toda la sección cortada de la púa en el corte del patrón. Si el corte de la púa es más largo que el efectuado en el patrón, se saca suavemente la púa y se iguala el largo. Si se trabaja con púas de menor diámetro que el patrón, se hace coincidir sólo un lado.

Mientras se coloca el elástico de injertación los cortes se mantienen unidos con pinzas de ropa. Se comienza a colocar el elástico desde la base, medio cm. más abajo del inicio del corte, envolviendo completamente y se termina en la parte superior medio cm. más arriba de la unión.

Posteriormente, la zona de injertación es cubierta con un sellante de poda que a la vez es fungicida.

En el caso de las especies perennes, las hojas que queden ligadas a la púa y al patrón deben ser cortadas a la mitad, para evitar el exceso de transpiración. Todos los cortes se cubren con sellante de poda con fungicida. En el caso de las especies caducifolias la poda de los brotes se realiza posteriormente, cuando el patrón ya ha brotado.

Luego se coloca una tarjeta de identificación con la fecha de injertación, número del clon, iniciales de la localización del clon, por ejemplo si pertenece a una empresa, y las iniciales del injertador.

Existen algunos casos, en que la cuña se inserta lateralmente en el patrón, esto ocurre cuando la planta patrón no posee el follaje necesario para el desarrollo de las primeras etapas del injerto, bajo la zona del injertación.

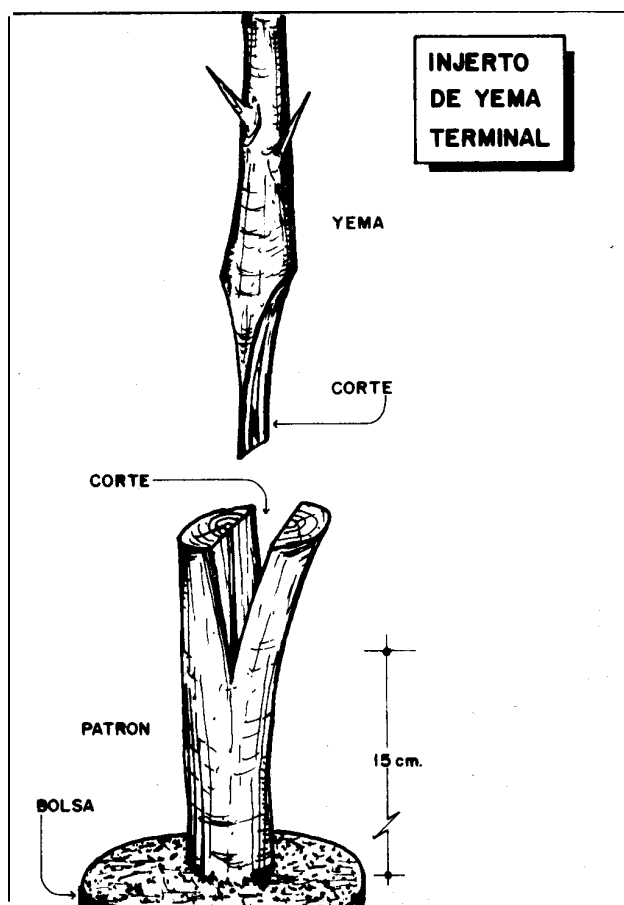


FIGURA 1
INJERTO DE HENDIDURA O DE CUÑA

Injerto de botella

Para realizar el injerto de botella, se extraen las hojas o los brotes del tercio inferior de la púa. Luego, el primer corte se efectúa para extraer la corteza de una longitud de 4 a 5 cm, posteriormente en esta misma zona de corte, se realiza un segundo corte más profundo, en dirección desde la base hacia la punta de la púa, con el objetivo de formar una lengüeta. Se debe tener cuidado de mojar constantemente el área afectada por el corte para evitar la oxidación de las células que allí se encuentran, tanto en el patrón como en la púa. Las púas colectadas para hacer los injertos se mantienen en una cámara de riego, para evitar la evapotranspiración, hasta el momento en que son injertadas.

Posteriormente, se extraen las hojas y los brotes en el tercio inferior de la planta patrón. En el área despejada se extrae un trozo de corteza de 4 a 5 cm de longitud, dejando el cambium expuesto. Luego, se efectúa un corte más profundo hacia abajo para formar la lengüeta. Se toma la púa y se inserta en el patrón entrelazando las lengüetas y haciendo coincidir las zonas de cambium, las lengüetas no deben quedar dobladas en su interior. Se colocan pinzas de ropa en la zona de corte, mientras se prepara el elástico de injertación.

Se coloca el elástico de injertación de abajo hacia arriba y se extraen las pinzas de ropa.

En el caso de las especies perennes, las hojas que queden ligadas a la púa y al patrón deben ser cortadas a la mitad. Todos los cortes y la zona de injertación se cubre con sellante de poda con fungicida.

Finalmente, en la base de la púa se coloca un envase de plástico con agua que se llena periódicamente. Luego se coloca una tarjeta de identificación con la fecha de injertación, número del clon, iniciales de la localización del clon, por ejemplo si pertenece a una empresa, y las iniciales del injertador (Emhart, 1996).

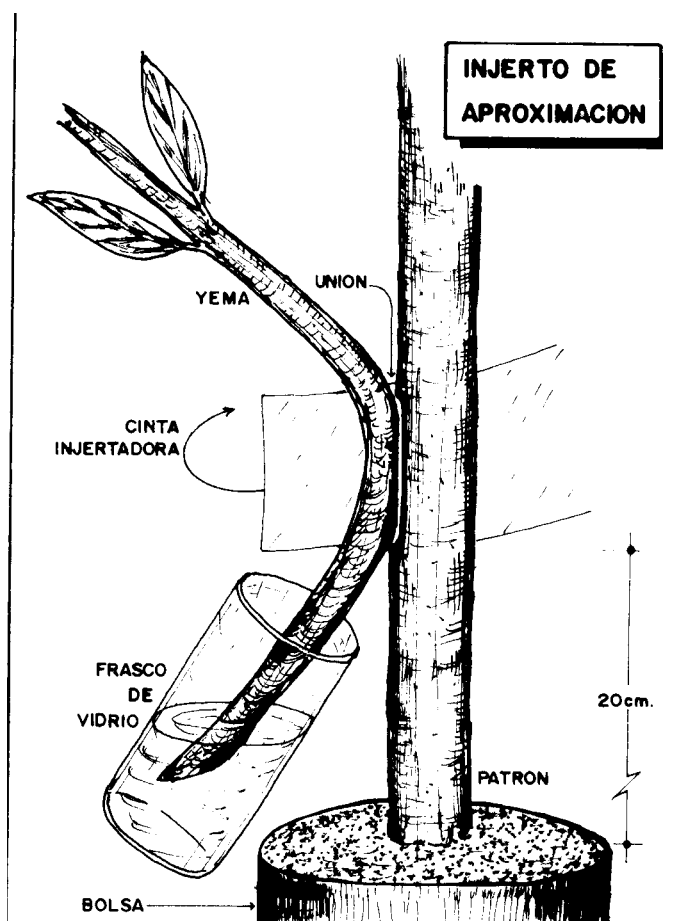


FIGURA 2
INJERTO DE BOTELLA

CUIDADOS CULTURALES POSTERIORES

Riego

Una vez hecho el injerto se debe regar abundantemente el sustrato de cada maceta y llenar periódicamente los vasos con agua (Injerto de botella).

Posteriormente, la periodicidad del riego va a depender de las condiciones medioambientales de humedad y temperatura. La turgencia en las hojas nuevas da una pauta para la cantidad de agua necesaria.

Aplicación de productos químicos

Existen diferentes opciones de fertilización, en general, se debe favorecer el crecimiento de la planta y mantener un equilibrio.

Se utiliza una combinación entre fertilizantes granulares que se aplican al sustrato y fertilizantes foliares. En el mercado existen una gama de productos, de entrega lenta como por ejemplo, el OSMOCOTE, su efecto dura aproximadamente 8 meses dependiendo de la humedad y temperatura ambiental. También existen fertilizantes en polvo que se diluyen en agua y son de rápida entrega, pero se aplican en forma periódica. La fertilización debería incluir una mezcla balanceada de NPK, más la presencia de microelementos.

La aplicación de fungicidas se realiza cada 10 días, alternando productos sistémicos y de contacto, los que se aplican en forma de pulverización foliar. Se debe incluir fungicidas del tipo benomil el cual se aplica al sustrato y protege las raíces de la entrada de hongos, especialmente cuando se realizan podas.

La aplicación de insecticidas en forma preventiva evita el daño a las nuevas yemas que definirán el crecimiento del injerto.

Poda de brotes

Constantemente se efectúa la poda de brotes nuevos del patrón, sin permitir su desarrollo, posteriormente, al cabo de 2 ó 3 meses, se elimina completamente los brotes del patrón, y en el caso del injerto de botella, se elimina también el envase plástico (Emhart, 1996). La intensidad en la poda de los brotes varía de las especies perennes a las caducifolias, en las primeras la poda de los brotes nuevos es más severa, en cambio en las segundas la poda es más suave, hasta que el injerto se establece.

Extracción del elástico de injertación

Cada 15 días se debe revisar el elástico y soltarlo para evitar daños por estrangulamiento, para al cabo de dos meses eliminarlo definitivamente, como es el caso de los eucaliptos y pino insignis. La extracción definitiva del elástico depende en general de la velocidad de crecimiento de la especie, ya que por ejemplo en el caso de **Nothofagus** el elástico se elimina a los cuatro a seis meses más o menos.

Endurecimiento

Después de 4 ó 5 meses aproximadamente, se trasladan los injertos a la intemperie, a un sombreadero de malla "raschell", para iniciar la última etapa de endurecimiento, permanecen aquí hasta el momento de plantación (Emhart, 1996).

USO DEL INJERTO

El injerto una vez que se ha desarrollado satisfactoriamente y ha alcanzado una altura adecuada, entre 8 y 12 meses después de injertado, se traslada a un sector debidamente preparado para el

establecimiento de un huerto semillero clonal, si es que el objetivo es de producción de semilla, o a un banco clonal, si es que el objetivo final es la preservación del material seleccionado. Para ambos casos, el establecimiento de los injertos va acompañado a un diseño de distribución de los rametos.

REFERENCIAS

Anónimo, 1991. Técnicas de Injertación en **Eucalyptus globulus**. Establecimiento Programa de Mejoramiento Genético. Bosques Arauco S.A. Cañete, Chile. 22 p.

Barbosa, M. 1987. Manual de Injertos de Especies Forestales. Centro de Genética Forestal, A.C. Boletín Técnico N°1. Chapingo, México. 66 p.

Emhart, V. 1996. Diseño y Establecimiento de un Huerto Semillero Clonal de **Eucalyptus nitens** (Deane **et** Maiden) con fines de Producción, Investigación y Docencia. Tesis de Ingeniero Forestal. Facultad de Ciencias Forestales. Universidad Austral de Chile. Valdivia, Chile. 79 p.

Garner, 1987. Manual del injertador. Ediciones Mundi-Prensa. Madrid, España. 338 p.

Gaymer, M. 1994. Ensayo de una Técnica de Injertación para **Eucalyptus nitens** (Deane **et** Maiden) Maiden. Tesis de Ingeniero Forestal. Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales. Universidad de Chile. Santiago, Chile. 65 p.

Gil, L; Pérez, V. y Palomar, J. 1986. El Injerto en los Pinos. Hojas Divulgadoras N° 20. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Madrid, España. 24 p.

Hartmann y Kester, 1975. Propagación de plantas: Principios y prácticas. Editorial Continental, S.A. Traducido por Antonio Marino Ambrosio. México. 814 p.

ESTABLECIMIENTO Y MANEJO DE HUERTOS SEMILLEROS CLONALES DE POLINIZACIÓN ABIERTA

Verónica Emhart Schmidt¹

INTRODUCCIÓN

El establecimiento y manejo de poblaciones de producción ha adquirido gran importancia en los Programas de Mejoramiento Genético. Las actividades que se contemplan dentro de este capítulo tienen como objetivo aumentar la calidad y cantidad de semillas mejoradas que se obtienen de estas poblaciones, mediante el aumento en el nivel genético de los progenitores involucrados en los cruzamientos de polinización abierta, evitando la endogamia, minimizando la contaminación con polen indeseable y aumentando la cantidad de flores.

ESTABLECIMIENTO DE HUERTOS SEMILLEROS CLONALES DE POLINIZACIÓN ABIERTA

Elección del sitio adecuado

Una de las decisiones más importantes es la localización del huerto semillero. Un lugar apropiada significa la diferencia entre una producción nula o abundante. También puede significar la diferencia entre producción temprana y tardía. Los costos de producción de semilla varían tremendamente de acuerdo con la localización del huerto.

La información más importante en el proceso de decisión es la producción de conos y semillas de los árboles en el área bajo consideración. Se deberían realizar estudios sobre la calidad y cantidad de la semilla producida. Un área con conocida capacidad de producción de semilla debería tener mucha mayor prioridad que un área no probada, aun si esta última tiene otras ventajas como mejor accesibilidad y facilidad de manejo. Algunos rodales producen cantidades inusualmente grandes de semilla como respuesta al estrés severo, el cual puede ser dañino para el huerto a largo plazo. Estos sitios deberían ser evitados. Una fuerte producción de conos no significa necesariamente una fuerte producción de semillas. Siempre es necesario un conteo de semillas llenas y vacías.

Tanto la longitud como la latitud pueden ser críticas en la producción de semilla. **Pinus patula** típicamente no produce conos ni semillas en altitudes bajas. En Chile la producción de los huertos de **Pinus radiata** es mayor en aquellos localizados en la zona costera. Este antecedente es importante en la producción de semilla por hectárea, puesto que la velocidad a la cual se produce material genéticamente mejorado para las plantaciones juega un papel determinante en un programa de mejoramiento genético. También es importante considerar una sola exposición para la distribución de los bloques.

El clima puede también afectar la producción de semilla en formas diferentes. Los pinos a menudo producen mejores cosechas de semilla en áreas con estaciones secas y lluviosas bien definidas. Las razones no están claras, pero existen dos hipótesis: a) la diferenciación de yemas vegetativas sexuales puede requerir un periodo de latencia (en climas templados esta latencia es producida por

¹ Ingeniero Forestal. Proyecto FONDEF D96I1052. Centro Experimental Forestal. Universidad Austral de Chile. Avda. Pedro Aguirre Cerda # 2.150, Valdivia, Chile.
e-mail: vemhart@valdivia.uca.uach.cl

las estaciones), el cual puede ser inducido por el estrés hídrico y/o el calor; b) en estos climas, las flores tienden a emerger todas aproximadamente al mismo tiempo, lo cual favorece una polinización más efectiva debido a la existencia de una fuerte nube de polen cuando las flores femeninas están receptivas. Los climas favorables para crecimiento a lo largo de todo el año generalmente son inadecuados para la producción de semilla. Las precipitaciones pueden ser también un factor limitante al presentarse en gran cantidad e impedir un desarrollo adecuado de las flores, en el caso contrario, una falta extrema de precipitaciones disminuyen la producción de flores en caso que no se cuente con la posibilidad de riego frecuente. El viento es otro factor a considerar ya que puede causar graves daños en el huerto; los efectos pueden ir desde la rotura de ramas y brotes hasta la caída de los árboles.

Los huertos no deberían ser establecidos en condiciones inusualmente nubosas. La luz del sol, como lo evidencia el amplio espaciamiento de los árboles en el huerto, es crítica. Las áreas con vientos lo suficientemente fuertes para deformar los árboles también deberían ser evitados. En áreas de vientos persistentes, las barreras cortavientos pueden ser útiles.

Siempre que sea posible, los huertos no deberían ser establecidos en pendientes fuertes. Los terrenos planos o de pendientes moderadas facilitan y bajan los costos de manejo y de cosecha. Muchas prácticas del manejo del huerto tales como el control de malezas, fertilización, subsolado y cosecha deberían mecanizarse, lo cual sería imposible en terrenos de pendiente fuerte.

Siempre que sea posible, el huerto debería ser ubicado en áreas convenientes y de fácil acceso para visitas y observación frecuente. El fácil acceso para mostrar el huerto al gerente o al directorio de una empresa puede ser muy importante para obtener apoyo para el programa de mejoramiento, pero algunas veces esto no es posible cuando se hace necesario establecer el huerto lejos de la base para lograr la producción de semilla.

No es necesario establecer los huertos en, o cerca de los sitios donde se llevará a cabo la plantación. En algunos casos, puede ser necesario ubicar los huertos incluso fuera del país donde se utilizará la semilla, a fin de lograr la producción de suficiente semilla a bajo costo. En el pasado se ha puesto demasiado énfasis a ubicar el huerto en un lugar cercano, con poca consideración en la producción de semilla. En muchos casos será necesario adquirir nuevas tierras apropiadas para los huertos.

Los huertos de una procedencia dada no deberían ser ubicados en áreas de rodales naturales extensivos o plantaciones de otra procedencia que pueda polinizar el huerto y, por lo tanto, alterar la adaptabilidad y el crecimiento de la descendencia colectada del huerto. Asimismo, los huertos de procedencias o zonas ecológicas diferentes no deberían ser establecidos contiguamente.

El tipo apropiado de suelo dependerá de la especie en particular, aunque para la mayoría de las especies es deseable un suelo limoso profundo y limo-arenoso sobre subsuelo areno-arcilloso. Los suelos muy arcillosos son fácilmente compactados por el tráfico pesado o el equipo comúnmente utilizado en la mayoría de los huertos. El buen drenaje es una necesidad absoluta para la producción de semilla de la mayoría de las especies, no importa cual sea la textura, evitar sectores con anegamiento. Se debería determinar y considerar el rango de pH apropiado para la especie. Se debe considerar la fertilidad del suelo, evitar suelos con fertilidades extremas, es decir, suelos de poca fertilidad por su bajo contenido nutritivo, y suelos altamente fértiles por que se favorecería más el crecimiento vegetativo en desmedro de la producción de flores. Del punto de vista del manejo del huerto semillero, es preferible poder manipular artificialmente la fertilidad del suelo.

Establecer un huerto en tierras agrícolas de buena calidad bien puede justificar el precio, puesto que se garantiza el buen crecimiento y sanidad del huerto y se facilita el manejo. Esto es especialmente válido en especie del género **Eucalyptus**.

Un huerto establecido en el centro del rango natural de la especie o entre plantaciones extensivas de la misma especie tendrá un alto riesgo de contaminación, ya que el polen inferior entrará al huerto y fertilizará un porcentaje significativamente alto de flores receptivas. Los niveles estimados de contaminación con polen varían grandemente, pero no es raro encontrar niveles de 33 a 75% en huertos localizados cerca de rodales de la misma especie. La mayor contaminación ocurre en huertos jóvenes que pueden estar produciendo flores femeninas pero muy poco polen. Las trampas de polen son muy sencillas y pueden ser usadas para estimar los niveles de polen en un sitio potencial. Además, colocando varias trampas dentro y fuera de un huerto ya establecido es posible determinar el nivel de contaminación por polen externo.

Las áreas potenciales para el huerto deberían evaluarse para determinar peligros potenciales. Los huertos de eucaliptos pueden perderse por situaciones climáticas inusualmente severas como heladas y sequías. Cuando exista un peligro significativo, puede ser aconsejable establecer otro huerto de respaldo en caso de que el primero se pierda. Una inversión tan importante no debería dejarse a los designios de la naturaleza. Se deben evitar los lugares con peligros inminentes de plagas, enfermedades, animales silvestres y domésticos, o algún otro tipo de daño.

Se debe asegurar, sin lugar a dudas, que la especie está adaptada a la zona. Si un sitio potencial para el huerto se encuentra en una zona donde las especies no han sido plantadas antes, se deben estudiar otros factores - geográficos, climáticos, edáficos, etc. - para que quede poca duda de la adaptación de la especie.

Se recomienda que la selección de sitios se lleve a cabo entre invierno y primavera.

Preparación del sitio

Es esencial llevar a cabo una buena preparación de sitio y plantación del huerto semillero para lograr una buena producción de semillas. El objetivo más importante en la preparación del suelo es proveer las condiciones óptimas para el desarrollo vigoroso de la raíz del injerto, para mejorar la penetración del agua y la capacidad de retención de humedad del suelo, además de reducir la competencia de las malezas y el sotobosque, y también disminuir la incidencia de la incompatibilidad e inducir a la producción de flores.

El suelo debe ser subsolado siempre y cuando la pendiente lo permita; su efecto se prolonga por varios años, luego de establecida la plantación. Debe realizarse en períodos secos (verano) a una profundidad de 40 cm (Ipinza et al., 1993).

Los suelos aún ligeramente compactados deberían ser subsolados en dos direcciones antes de establecer el huerto, plantando los árboles en las intersecciones (o a un lado del lomo, si existe el peligro de un período de pobre drenaje alrededor del árbol).

El subsolado también se utiliza para romper la compactación originada por el paso frecuente de equipo pesado. Existen estudios que indican que el subsolado puede también aumentar la floración al mejorar las condiciones sanitarias del huerto y posiblemente, al inducir algo de estrés hídrico. Se debe buscar asesoría para realizar el subsolado, especialmente con relación a la frecuencia y a la distancia de los árboles. Cuando se realice, siempre debería colocarse un disco vertical adelante del subsolador, para cortar las raíces. De otra manera, las raíces largas pueden ser reventadas y sacadas a la superficie.

Patrones de pérdida de dominancia apical, de condiciones sanitarias pobres y de rutas de tráfico pesado pueden ser indicaciones de la necesidad del subsolado.

Otra actividad contemplada en la preparación de sitio es la obtención de muestras para análisis químico y densidad aparente y determinar el uso anterior de los suelos.

Por último, se debe considerar un control de malezas preplantación, posterior a la etapa de subsolado para dejar la cama de plantación completamente limpia.

Plantación

Los rametos de cada clon deben ser plantado en hoyos de acuerdo al esquema que se diseñe para el huerto semillero. El espaciamiento inicial en un huerto semillero debería ser suficientemente amplio para facilitar el pleno desarrollo de la copa por un período bastante largo, de modo de asegurar la producción y cosecha de semillas. El espaciamiento depende de la especie, de la precocidad de floración, la forma de la copa (sombra), de la depuración que se realice en el huerto semillero y de la maquinaria a utilizar en él. Normalmente, los rangos de espaciamiento van desde los 4 x 4 m hasta los 6 x 6 m. Ligado al proceso de plantación se efectúa la fertilización de los rametos, de acuerdo al análisis químico del suelo.

Monumentación

Es un trabajo indispensable para la identificación y adecuada toma de datos del material.

La identificación de los rametos de cada clon, tanto en terreno como en registros, permitirá mantener siempre un claro control sobre los antecedentes históricos que se haya acumulado a través del tiempo y dará la seguridad necesaria durante la toma de decisiones (Ipinza et al., 1994). Además, facilita enormemente la actividad de cruzamientos controlados y la cosecha familiar de la semilla cuando los huertos entran en producción.

Orientación de las filas

Para orientar las filas debemos tener en cuenta algunos factores como: iluminación, dirección de los vientos dominantes, contorno de la plantación. De los tres la iluminación es el más importante, esto nos lleva a orientar las filas en dirección norte-sur, pues con ello se consigue una iluminación uniforme en ambas caras de los árboles. El viento puede afectar negativamente al huerto, en particular si se canaliza por las calles, afectando a todos los individuos de la misma. Este inconveniente puede evitarse con la instalación de cortavientos, pero aún así, una disposición de las filas en la dirección perpendicular de los vientos dominantes permite que las primeras filas protejan al resto del huerto (evitando al máximo sacrificar una buena iluminación). Siempre es deseable la máxima utilización del espacio, por el alto costo que involucra el terreno, siempre y cuando no vaya en desmedro de los puntos anteriores (Ipinza, 1993).

MANEJO DE HUERTOS SEMILLEROS CLONALES DE POLINIZACIÓN ABIERTA

Una clave para obtener éxito es efectuar las labores de manejo del huerto semillero en el tiempo adecuado.

Los objetivos y el éxito para el mejor manejo del huerto semillero en los primeros años de desarrollo dependen del reconocimiento de los factores limitantes en la producción de semillas. El problema del

manejo operacional del huerto semillero en los años posteriores se soluciona determinando los puntos óptimos para las acciones a seguir como por ejemplo, cantidad de fertilizante a agregar al suelo o el número de árboles a ser raleados en el proceso de depuración (Balocchi y Delmastro, 1992).

Control de maleza y manejo de la pradera

Significa eliminar la vegetación indeseada, que constituye la competencia de los rametos del huerto semillero.

El control de malezas puede realizarse a través de varios métodos: mecánico, químicos o biológicos, o una combinación de ellos. El método a utilizar depende de las condiciones propias del huerto y de consideraciones económicas, o sea lo que se esté dispuesto a gastar en este aspecto. La recomendación de la Cooperativa de Mejoramiento Genético al respecto, es que el pasto no sobrepase el talón de una persona (Ipinza et al, 1994).

Es aconsejable mantener una cobertura herbácea para prevenir la erosión, mejorar las condiciones para el paso de los equipos y reducir la compactación. En algunos huertos se ha sembrado la pradera con una mezcla de ballica, festuca y trébol blanco.

El control de malezas en la tasa del rameto debe ser total, ya que optimiza la asimilación del fertilizante y la hormonas que se apliquen.

Fertilización

Normalmente, deficiencias nutricionales y compactación del suelo son las causas más comunes en la reducción de la producción de semillas dentro del huerto.

Aplicaciones de fertilizantes ricos en nitrógeno estimulan y aumentan la floración. Aún así, es necesario efectuar estudios que determinen la época y dosis de fertilizantes más apropiadas. Se recomienda aplicar el fertilizante justo antes de la iniciación de las yemas sexuales.

Aparte de la fertilización con nitrógeno, se deben tomar muestras de suelo y foliares para realizar análisis químicos que detecten las deficiencias nutritivas y realizar posteriormente una fertilización correctiva con aquellos nutrientes que presenten deficiencias (Kirkman, 1994).

La Cooperativa de Mejoramiento Genético recomienda un programa para realizar la fertilización cada dos años de acuerdo al siguiente calendario (Ipinza et al., 1993):

AÑO 1:

- Muestreo de follaje (marzo-abril)
- Análisis foliar (mayo-junio)
- Recomendación de dosis de fertilizantes (junio-julio)
- Fertilización (julio-agosto)

AÑO 2:

- Fertilización con la misma dosis y época del año 1 a menos que se especifique lo contrario.

AÑO 3:

- Muestreo de follaje y se repite el ciclo (año 1)

A continuación, en el cuadro 1, se muestran ejemplos de fertilización en Huertos Semilleros de **Pinus radiata**, en Chile.

CUADRO 1
RECOMENDACIONES DE FERTILIZACIÓN PARA HUERTOS SEMILLEROS (PROGRAMA AÑO 1994)

Empresa	Unidad	Recomendación	Productos	Dosis (Kg/ha)	Fecha aplicación
F. Mininco	HSC Escuadrón	N:P ₂ O ₅ :K ₂ O Fósforo	Salitre Superfos S. de Potasio	500	Agosto
F. Copihue	HSC El Membrillo	N:P ₂ O ₅ :K ₂ O 20:26:10	Salitre Superfos S. de Potasio	1.000	Agosto
			Salitre sódico	600	Enero
			Superfos S. de Potasio	300 100	
F. Cholgúan	HSC San Ramón	Fósforo	Superfosfato triple Boronatrocalcita	220	Agosto
				20-30	Agosto
F. Millalemu	HSC San Isidro	Fósforo	Roca Fosfórica (o Superfos)	400	Junio
				300	Julio

Fuente: Ipinza et al. (1994)

Protección del huerto semillero

Según Kirkman (1994), se deben tomar medidas de protección contra:

- insectos y enfermedades
- animales
- fuego
- Insolación

Insectos y enfermedades

Se debe realizar una estricta vigilancia contra plagas de insectos que puedan provocar una pérdida en la producción de semillas. En el caso de **Nothofagus alpina**, puede ocurrir la presencia de un microlepidóptero del género **Perzelia**, cuya larva ataca al fruto y perfora las valvas de la cápsula disminuyendo enormemente el potencial regenerativo de la especie.

También existen enfermedades causadas en pino por los géneros de hongos, tales como **Dothistroma** y **Sphaeropsis** que pueden comprometer la vida y la producción de los rametos.

Animales

El ramoneo de animales puede provocar grandes daños en la plantación, especialmente en los primeros años y cuando éste no está cercado.

Fuego

Deben establecerse cortafuegos de 10 m alrededor del huerto, libre de vegetación inflamable.

También debe existir una vigilancia estricta en períodos de mayor peligro de incendios.

Insolación

En algunas especies, por efecto de la radiación directa sobre el tronco del rameto, se producen grietas que más tarde pueden ser colonizadas por hongos, en casos extremos el rameto puede morir, en casos más leves el mismo árbol va sellando la grieta y sólo queda una fisura como muestra del daño. Este caso se da en Huertos Semilleros Huillilemu (propiedad de la Corporación Nacional Forestal) de raulí, para evitar este daño se aplica constantemente cal apagada como protector solar.

Irrigación

Generalmente, el abastecimiento de agua será importante en los primeros años de vida de los rametos, para asegurar una alta supervivencia y promover el crecimiento inicial. Sin embargo, en años posteriores, cuando los árboles son sexualmente maduros, la irrigación puede promover el crecimiento vegetativo a expensas de la actividad reproductiva. Aun más, se ha mostrado que un estrés hídrico moderado puede inducir una floración de pinos y que los niveles de estrés requeridos no ocurren con irrigación. Se cree que el beneficio de la irrigación temprana es el lograr copas grandes con más sitios potenciales para la floración debido al aumento en ramificación.

Manejo de la floración

Formación de la copa

Los árboles cuando crecen en forma silvestre, sin ningún tipo de intervención, lo hacen siguiendo la arquitectura propia de la especie, y las posibilidades que le ofrece su entorno (competencia). Esto desde el punto de vista de la producción de flores presenta algunos inconvenientes, como pueden ser, el entrecruzamiento de las ramas, que se agrava con la edad del árbol e impide la penetración de la luz solar y un aumento considerable del volumen de la copa (porción vegetativa) en desmedro de la producción de flores. Otro punto es la gran altura que alcanzan los árboles, dificultando la polinización controlada y la colecta de semillas. Por esta razón la poda de formación tiene por objetivo disminuir esos inconvenientes mediante la construcción de un esqueleto base con suficiente solidez mecánica que soporte las cosechas, y los cruzamientos controlados, de una forma tal que permita una mejor penetración de la energía solar.

Tan pronto como el injerto es suficientemente grande para nutrir el sistema radical y mantener buen crecimiento las ramas del patrón deben podarse para prevenir errores en la identificación del injerto y para que estas ramas "no mejoradas" no produzcan polen.

Conforme los árboles crecen, se necesitan más podas para facilitar la cosecha y otras actividades. Las heridas de las podas pueden ser una fuente de infección de muchas enfermedades. La poda no debería ser excesiva, ya que esto puede promover el crecimiento vegetativo y no la actividad sexual y debilitar al árbol si se remueve un gran porcentaje de la copa viva. Las ramas siempre se deben cortar a ras del fuste, en forma oblicua, con una sierra de podar, cuidando de no dañar el anillo de cicatrización.

Inducción de la floración a través de hormonas

El principal factor que afecta la floración es la iluminación.

La floración se puede inducir a través de la utilización de productos químicos, por ejemplo hormonas, que la favorezcan, como el caso de "CULTAR", cuyo ingrediente activo es Paclobutrazol, el cual tiene los siguientes efectos sobre la planta:

- Retarda el crecimiento vegetativo,
- Favorece la formación de yemas y producción de frutos,
- Acelera la entrada en receso
- Floración precoz

Más detalles sobre este tema serán revisados en el capítulo de "Polinización controlada en *Eucalyptus spp.*: Una herramienta de ganancia Genética".

Depuración

Consiste en remover del huerto semillero todos los clones que se muestran genéticamente inferiores de acuerdo a los resultados de sus pruebas de progenie. También deben ser removidos aquellos clones susceptibles a enfermedades o deformaciones, así como aquellos que mueren como consecuencia de la incompatibilidad entre púa y patrón.

La intensidad de la depuración está determinada por la ganancia genética que se espera del huerto semillero, una mayor ganancia genética se obtiene con una intensidad mayor de depuración. Sin embargo, en algunas ocasiones la ganancia genética debe ser sacrificada por la producción de semilla, la eliminación de varias familias o clones causa la reducción de la producción de semilla del huerto, y por lo tanto hay que buscar un equilibrio entre intensidad de depuración y producción de semilla.

Raleos

La necesidad del raleo está estrechamente asociada a la distancia de plantación inicial. Si el distanciamiento es estrecho, habrá una mayor necesidad de raleos para favorecer el desarrollo de la copa de otro árbol vecino. La planificación del raleo debe hacerse con especial cuidado y en estrecha relación con la depuración, ya que no deben quedar espacios muy amplios dentro del huerto, que puedan favorecer la caída de árboles debido al viento.

Los huertos deberían ralearse tan pronto como se inicie la competencia entre copas, con el objetivo de mantener al menos tres lados de la copa abiertos a la luz. Los retrasos en el raleo pueden postergar por varios años la producción de semilla. Basta notar que en las plantaciones densas no hay producción de semillas.

A continuación a modo de ejemplo, se muestra en el cuadro 2, Huertos Semilleros Clonales de Polinización Abierta existentes en el país, los cuales han sido sometidos a raleos y depuraciones.

CUADRO 2
HUERTOS SEMILLEROS CLONALES DE POLINIZACIÓN ABIERTA DE PINUS RADIATA
SOMETIDOS A RALEOS Y DEPURACIONES.

Empresa	Huerto Semillero- Generación	Año de Depuración	Superficie (ha)	Año de plantación	Nº de clones Actual e (Inicial)
UACH	Santa Rosa 1.0	92, 96	8,8	79-81	13 (26)
F. Valdivia	Los Castaños 1.0	91, 93, 95	16,0	84-86	20 (42)
F. Tornagaleones	Bellavista 1.0	91, 93	17,0	81-84-86	33 (42)
F. Mininco	Escuadrón 1.0	91, 92, 95	20,9	78-80	20 (45)
B. Arauco	Cerro Alto 1.0	90, 92, 93	25,0	78-80	30 (49)

Fuente: Ipinza et al. (1996)

Cosecha

El método de cosecha dependerá de la especie. Es absolutamente imperativo estudiar la biología reproductiva en la literatura y en publicaciones sobre métodos de cosecha. Métodos inadecuados de colecta y procesamiento pueden destruir la cosecha. La madurez de la semilla es esencial. En los pinos, hay un periodo muy corto entre madurez de la semilla y apertura del cono, con el vuelo subsecuente de la semilla. Los conos deben ser cosechados cuando alcancen el peso específico adecuado, el cual depende de la especie. El volumen del cono se puede determinar fácilmente mediante la inmersión en agua en un cilindro graduado. El tiempo de cosecha no es tan crítico en los pinos de cono cerrado.

En el caso de **Pinus radiata**, la cantidad promedio de semilla limpia que se cosechó en la temporada 95-96 por hectárea de huerto fue de 29,6 kg (Ipinza et al., 1996).

REFERENCIAS

Balocchi, C. y Delmastro, R. 1992. Principios de Genética Forestal. Impreso de la Central de Publicaciones. Universidad Austral de Chile. Valdivia. 180 p.

Dorman, K. 1976. The genetics and breeding of the southern pines. USDA Forest Service Agricultural Handbook No. 471.

Eldridge, K. 1991. Plan conceptual de Mejoramiento Genético de eucalipto. Csiro. Australia. 50 p.

INFOR - CORFO. 1992. El sector Forestal en Chile, logros y desafíos. Informe Técnico Nº 129. 166 p.

INFOR - CORMA - CONAF. 1993. Estadísticas Forestales, Xª Región. Informe Técnico. 111 p.

Ipinza, R. 1993. Consideraciones básicas para la instalación de Huertos Semilleros clonales de eucaliptos. CMG/UACH/CONAF/Empresas Forestales. Circular Nº 264. 14 p.

Ipinza, R., Pérez, E., Apiolaza, L. y Crespell, P. 1993. Décimo Informe Anual, (1993). CMG/ UACH/ CONAF/ Empresas Forestales. Serie Técnica. Universidad Austral de Chile. Fac. de Cs. Forestales. Valdivia, Chile. 78 p.

Ipinza, R., Pérez, E., Apiolaza, L., Crespell, P. y Morales, E. 1994. Informe Anual Décimoprimer, (1994). CMG/UACH/CONAF/Empresas Forestales. Serie Técnica. Universidad Austral de Chile. Fac. de Cs. Forestales. Valdivia, Chile. 82 p.

Ipinza, R., Apiolaza, L. , Pérez, E., Morales, E. y Vergara, R. 1995. Décimo Segundo Informe Anual, (1995). CMG/UACH/CONAF/Empresas Forestales. Serie Técnica. Universidad Austral de Chile. Fac. de Cs. Forestales. Valdivia, Chile. 58 p.

Ipinza, R., Morales, E. , Pérez, E., Vergara, R. y Dungey, H. 1996. Décimotercer Informe Anual, (1996). CMG/UACH/CONAF/Empresas Forestales. Serie Técnica. Universidad Austral de Chile. Fac. de Cs. Forestales. Valdivia, Chile. 49 p.

Ipinza, R. 1998. Mejoramiento Genético Forestal. CONIF/Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural, República de Colombia/INSEFOR. Serie Técnica N° 42. Santafé de Bogotá, Colombia. 162 p.

Kirkman, P. 1994. Short Course on Tree Breeding Techniques. 2 - 20 Mayo 1994. Forestek, Nelspruit. Division of Forest Science and Technology. Volumen I. 22 p.

Schmidtling, R. 1975. Fertilizer timing and formulation affect flowering in a loblolly pine seed orchard. Thirteenth Southern Forest tree Improvement Conference. Raleigh, North Carolina.

Tibbit, W. 1991. Flowering and seed yields in orchards of **E. nitens** (D & M) Maiden. Proceedings of the 9th Meeting of representative of the Research Working Group 1 of the Australian Forestry Council. Coonawana. 79 p.

Zobel, B. y Talbert, J. 1988. Técnicas de Mejoramiento Genético de Árboles Forestales. Editorial Limusa S.A. de C.V. México. 545 p.

POLINIZACIÓN CONTROLADA EN EUCALYPTUS SPP.: UNA HERRAMIENTA DE GANANCIA GENÉTICA.

Jaime Espejo - Cardemil¹

INTRODUCCIÓN

El aumento demográfico explosivo en este siglo ha provocado una alta demanda de bienes primarios de los cuales la madera y sus derivados no están ajenos. Es así que los bosques naturales han sido cortados irracionalmente y en cierta medida menoscabado gravemente su base genética. Una medida y justificación a lo señalado anteriormente ha sido la forestación y reforestación de superficies con especies de rápido crecimiento como es el caso de los géneros **Pinus** y **Eucalyptus**.

Los **Eucalyptus** originarios en su totalidad del hemisferio Sur (Australia) con las excepciones de **E. deglupta** y **E. urophylla**, han sido introducidos con fines comerciales con mucho éxito en Sudáfrica, Portugal, España, Brasil y Congo. Es tal su espectro de áreas cultivadas que se estima al menos unas 2.000.000 de hectáreas al finalizar este siglo (Eldridge, 1996).

Indudablemente que las primeras plantaciones no contaban con selección y al transcurso del tiempo con algunos objetivos industriales claros, se introdujeron colecciones de procedencias y paralelamente programas de Mejoramiento Genético fueron desarrollados. Estos programas contemplan la producción de semilla mejorada para el establecimiento de las futuras plantaciones el cual es logrado mediante el aporte de semillas de huertos semilleros.

Es en los huertos semilleros, que la polinización controlada manifiesta sus potencialidades y que Santos et al., (1988) describe como la herramienta que presenta **"la mejor estrategia y que nos asegura ganancias genéticas continuas"**. El presente artículo describe técnicas y la metodología de polinización controlada en el género **Eucalyptus** para la síntesis de híbridos inter e intraespecíficos.

TAXONOMIA Y SISTEMÁTICA

El género **Eucalyptus** contiene ocho Subgéneros: **Blakella**, **Corymbia**, **Eudesmia**, **Idiógenes**, **Gaubeae**, **Monocalyptus**, **Telocalyptus** y **Simphyomyrtus** (Pryor y Johnson, 1971; Pryor y Johnson, 1981; Ladiges y Humphries, 1983; Potts, 1993). El subgénero **Simphyomyrtus** es el que presenta la mayor cantidad de especies de interés comercial como es el caso de **E. grandis**, **E. urophylla**, **E. globulus**, **E. nitens** y **E. camaldulensis**.

La afinidad taxonómica es importante al sintetizar híbridos interespecíficos¹ de importancia al programa. Según Griffin (1988), afirma que los híbridos pueden fácilmente ser realizados en el subgénero **Simphyomyrtus** el cual posee más de 350 taxas. (anexo 1)

¹ Forestal y Agrícola Monteaguila S.A. Gerencia Desarrollo. Mejoramiento Genético.
Los Angeles. Casilla 32 D.
e-mail: fmontea@entelchile.net

¹el término se refiere a cruzamientos de especies en diferentes secciones o series.

MORFOLOGÍA FLORAL Y BIOLOGÍA REPRODUCTIVA

Las flores de los **Eucalyptus** generalmente están en la forma de umbela, la excepción ocurre en **E. globulus** (simple). La umbela tiene por origen la axila de la hoja la cual está unida mediante el pedúnculo, las umbelas pueden presentarse en las siguientes formas: axilar simple, axilar pareada, compuesta y terminal compuesta. Según Potts (1993) el amento floral o brote da origen a unidades que van de los 3,7,9,11 y más elementos florales. En el caso de híbridos el número de elementos y tamaño de los mismos parece ser intermedio, como es el caso del híbrido **E. nitens** (umbela de siete flores) x **E. globulus**, el cual produce una umbela con tres flores.

El brote floral se desarrolla en una bractea, que al momento de aumentar el tamaño de las flores se desprende (por lo general el color es café claro). Es en este momento es que podemos apreciar el primer opérculo (el subgénero **Symphyomyrtus** presenta dos) muy característico de la especie y el cual da origen a su nombre: **Eu** (bien) **calyptus** (cubierto). El opérculo es el resultado de la fusión de los pétalos o los sépalos y esto obedece a una estrategia evolutiva adaptativa de la especie.

Las flores de este género, morfológicamente son hermafroditas con acentuada protandria (fase masculina precede a la femenina). Como miembro de las Myrtaceas presenta gran número de estambres, estos al momento de expandirse desprenden el opérculo del resto de la yema floral, este evento es llamado antesis. El término botánico en estricto sentido es la liberación del polen de las anteras. Al pasar de las horas y el acumulo de calor las tecas se abren liberando el polen maduro y el mismo, al transcurso de 5 a 8 días baja su potencial germinativo.

El polen del **Eucalyptus** es pegajoso y bastante rústico tolerando altas temperaturas, en algunos casos la colecta se facilita dado el tamaño de la yema (**E. globulus**).

El ovario está compuesto por varias cámaras (loculos) y en su conjunto aporta una gran cantidad de óvulos (Potts, 1993). El momento de la polinización propiamente tal está dado por el momento en que el estigma se encuentre receptivo. Es fácil apreciar la dilatación del estigma y como el mismo comienza a emitir exudaciones, las cuales permitirán la adhesión, hidratación y germinación del polen. El tiempo que las flores estén receptivas se toma desde el momento de la pérdida del opérculo y por lo general para **E. globulus** y **E. nitens** llega a los ocho días. En el caso de **E. regnans** y **E. urnigera** el comienzo de la exudación es a los catorce días en contraste con **E. melliodora** y **E. macarthurii** con dos a tres días (Davis, 1968 y Griffin y Hand, 1979). Para **E. grandis** la máxima receptividad encontrada en Sudáfrica es entre el cuarto y sexto día (CSIR,1994).

Debemos tener presente que las condiciones climáticas influyen los "timings" de la receptividad, por lo general las bajas temperaturas y menos horas luz retardan el proceso, caso contrario lo aceleran.

La receptividad del estigma no cesa al momento de polinizar ya que este puede permanecer receptivo hasta por cinco días más, lo que permite trabajar nuevamente en polinizaciones suplementarias.

La fecundación comienza al momento que el tubo polínico traspasa el estigma y recorre el estilo entrando al ovario por el micropilo. Las semillas se desarrollan en las cápsulas que van lignificándose hasta el momento en que la parte superior de los loculos experimenta un recogimiento, originando las valvas las cuales se abren exhibiendo los óvulos no fertilizados (parafisis) ubicados siempre al comienzo de los ovarios.

El número de semillas en polinización abierta (PA) para **E. grandis** es de 11 semillas por cápsula en contraste con 30 semillas/cápsula mediante polinización controlada (PC), Jane Harbard (com. pers).

Para **E. globulus** el número de semillas en PA es bastante variable, Hardner et al., (1995) reporta 12 a 16 semillas por cápsula, Espejo (1995), 26 semillas por cápsula.

En los cruzamientos controlados se reportan desde 44 semillas/cápsula (Espejo,1995) hasta 100 semillas/cápsula (Griffin com. pers). En **Eucalyptus nitens** Tibbits (1989), informa 4 semillas/cápsula y en PC el número de 9 semillas/cápsula.

El rendimiento del numero de semillas en PA, está estrechamente vinculado al tiempo de floración como la cantidad y el tipo de vectores presentes.

En Australia el hábitat natural de estas especies, los vectores mas frecuentes son los loros, pequeños marsupiales y numerosos insectos incluyendo las abejas (**Apis mellifera**), citados por Sedgley y Griffin (1989).

Otro aspecto de importancia es la fecundidad y precocidad de los **Eucalyptus spp.** la cual es muy variable, para las especies de zonas mas templadas por lo general es entre los 5 a 7 años **E. globulus** y **E. nitens**) en contraste con **E. grandis** (tropical) el cual tiene floración entre los 2 a 3 años.

INDUCCIÓN Y PRECOCIDAD DE LA FLORACIÓN

La producción de semillas junto a el tiempo que demora la primera floración pueden ser limitantes en los huertos. Para minimizar estos problemas existen en el mercado una serie de químicos, cuyo ingrediente activo (Paclobutrazol) inhibe la síntesis de giberelinas en las plantas y por ende engatilla la inducción de yemas florales. Las formas de aplicación pueden ser foliares, inyección al tallo y aplicación a la tasa. Los mejores resultados obtenidos son con dosis alta con aplicaciones a la tasa. Paclobutrazol es comercializado como Cultar (250 g/L) y Clipper (20 g/L).

FENOLOGÍA

La floración es una de las tantas fenofases de interés en el manejo de los huertos, la duración de la floración y la estimación de las cimas nos permiten programar con eficiencia el programa de cruzamientos y así mismo la cosecha de las cápsulas. Las curvas de floración de **E. globulus** encontradas en Chile muestran un lapso de seis meses con cimas en los meses de Septiembre y Octubre (Espejo et al., (1996)).

Para **E. grandis** en Uruguay la floración comprende cinco meses (Febrero a Mayo) con cimas de Marzo a Abril (Jane Harbard, com. pers). En la localidad de Mogi Guacu SP (Brasil), la floración de **E. grandis** en una Área Productora de Semilla (APS) de diez años, presentó floración durante todo un año con cimas de Diciembre a Mayo.

Las floraciones prolongadas en los huertos semilleros, se debe a las multiprocedencias las cuales presentan asincronia floral dificultando el flujo genico .

POLINIZACIÓN CONTROLADA

El termino polinización se entiende como el transporte de polen de las anteras y su deposición en el estigma de la flor en forma natural los agentes encargados de este proceso son los insectos, animales, viento y el agua.

La polinización controlada o cruzamiento controlado permite combinaciones genéticas que no pueden ser posibles en la naturaleza, es así que la polinización controlada permite el cruzamiento de dos progenitores (madre y padre) genéticamente divergentes tales como: especies, progenies, poblaciones o clones.

Los dos grandes objetivos que persigue la polinización controlada es la producción de semilla de la más alta calidad y ganancia genética, la estimación de parámetros genéticos de los progenitores (aptitudes combinatorias general y específica: "ACG, ACE") para selecciones de futuras generaciones.

Etapas de las Técnicas de Cruzamientos Controlados.

Conocimiento la biología reproductiva y los antecedentes fenológicos de la especie, como primer paso se deben recolectar flores para el procesamiento del polen. Por lo general se recomienda realizar "colectas indirectas" la cual consiste en seleccionar yemas en estadio de antesis en una rama que es cortada y dispuesta en baldes con agua en el laboratorio. A medida que las flores se desprenden del opérculo, los estambres son separados con una tijera o bisturí, para posteriormente remover las anteras con la ayuda de una espátula fina.

Los anteras son sometidas a un proceso de secado, por lo general en un desecador con silica gel por al menos 72 horas. Las anteras son pasadas por una malla muy fina (250 a 350 μm) que solo permite el paso del polen. Una pequeña muestra del polen es sometida a un test de germinación el cual puede ser sólido o líquido. El test tiene por finalidad seleccionar el polen que presente mayores posibilidades de éxito, por lo general se expresa en porcentajes de granos de polen germinado en la población muestreada. Para esto se realizan tres conteos con un número mínimo de granos (100). El polen proveniente de la colecta indirecta presenta mayores porcentajes de germinación en relación a la colecta directa, el inconveniente de esta técnica es que no permite el procesamiento a escalas operacionales, mas bien es recomendada para trabajo de investigación que requieran pocas cantidades de polen. Eldridge (1996) afirma que el procesamiento de una flor, entrega polen para otras diez.

La colecta directa es el retiro del anillo calicinal en el momento de la antesis, el cual es conocido como "emasculación". Esta técnica es recomendable cuando se requiere gran cantidad de polen y permite que el árbol no sea sometido a múltiples cortes de su rama o mas bien que la baja cantidad de yemas en las ramas inhabiliten la colecta indirecta.

Si los cruzamientos son realizados en una misma temporada el polen puede ser almacenado en un refrigerador a 4°C°. De ser utilizado para otra temporada se recomienda almacenar a -18 C°.

Una vez seleccionado el árbol madre, se procede a monitorear y seleccionar las ramas que presenten una buena cantidad de yemas en estadio de antesis. Las yemas inmaduras y flores abiertas son eliminadas, la finalidad es que al momento de polinizar todas las flores presenten sus estigmas receptivos. La rama es sometida a un acondicionamiento y sus hojas son cortadas hasta el 50% de su área, el objetivo es evitar el exceso de evapotranspiración ya que al introducirla en las bolsas de aislación, evita la humedad y la condensación al interior de la bolsa. El número de yemas intervenidas es registrada en un formulario y la rama es identificada mediante una etiqueta.

Al cabo de una semana los estigmas debieran estar receptivos por lo cual se retira la bolsa y con la ayuda de un palito se retira el polen, que es transportado en una cápsula de gelatina o un pequeño frasco y se coloca cuidadosamente en el estigma. Debemos recomendar no utilizar el mismo palito ya que las exudaciones de los estigmas contaminan el polen restante. Una otra forma de trasvasiar el polen es el uso de un pincel fino, este solo es recomendable cuando trabajamos con una fuente de

polen, ya que si trabajamos con colecciones y por muy aséptica que sea la limpieza del pincel, existe la probabilidad de una contaminación de polen no deseado.

Otra técnica que puede utilizarse con éxito, es el uso de yemas florales (cosechadas en antesis) y utilizadas como pincel al momento de polinizar. Esta metodología es recomendable utilizar en especies de flor pequeña como **E. camaldulensis**, **E. nitens** o **E. grandis**.

Una vez polinizada las yemas, nuevamente son registradas en el formulario, y la bolsa es nuevamente colocada con la finalidad de reguardar que el proceso de fecundación se lleve a cabo. El termino de este proceso es cuando el pistilo comienza a desprenderse o el estigma comienza a sufrir necrosis en sus tejidos, por lo general esto ocurre en un lapso mínimo de dos semanas. Es ahí que procedemos a retirar la bolsa definitivamente y realizar un nuevo conteo de las cápsulas resultantes. Es aconsejable realizar monitoreos al largo del desarrollo de la cápsula. La cosecha de las cápsulas fluctúa de los siete a nueve meses.

Es interesante llevar las estadísticas en todas las etapas: emasculación a polinización y monitoreo de cápsulas, con la finalidad de detectar si existe algún problema en la ejecución del trabajo.

Agradecimientos

Se agradece a Jane L. Harbard las sugerencias y comentarios del presente documento.

REFERENCIAS

CSIR. (1994). Short Course on Tree Breeding Techniques. Forestek, Nelspruit.

Davis, G. (1968). Floral morphology and the development of gametophytes in **Eucalyptus stellulata** Sieb. Australian Journal of Botany. 17:177-190.

Eldridge, K.; Davidson, J.; Harwood, C. y Gerrit van Wyk. 1996. **Eucalyptus** Domestication and Breeding. Oxford Science Publications, 288 p.

Espejo, J.; England, N. y Griffin, A. 1995. Results of crossing program with **Eucalyptus nitens** and **E. globulus** in Chile. En: Eucalypt Plantations, Improving Fibre Yield and Quality (ed. B.M. Potts, N.M.G. Borralho, J.B. Reid., R.N. Cromer, W.N. Tibbits and C.A. Raymond). Proc. CRCTHF-IUFRO, Hobart, pp. 239-240.

Espejo, J.; Ipinza, R. y Potts, B. 1996. Manual de Cruzamientos Controlados para **Eucalyptus nitens** (Deane et Maiden) Maiden y **Eucalyptus globulus** (Labill). Cooperativa de Mejoramiento Genético UACH/CONAF/Empresas Forestales. 47p.

Griffin, A. y Hand, F. 1979 Post anthesis developmet of flower of **Eucalyptus regnans** F. Muell and the timing of artificial pollination. Australian Forest Research. 9:9-15.

Griffin, A., Burgess, I. y Wolf, 1988. Patterns of natural hybrisation in the genus **Eucalyptus** L'Herit a review. Australian Journal Botany. 36:41-66.

Hardner, C.; B. Potts y Gore, P. 1995. Relationship between cross success and the geographical proximity of **Eucalyptus globulus** subsp.globulus parents. En: Eucalypt Plantations, Improving Fibre Yield and Quality (ed. B.M. Potts, N.M.G. Borralho, J.B. Reid., R.N. Cromer, W.N. Tibbits and C.A. Raymond). Proc. CRCTHF-IUFRO, Hobart, pp. 239-240.

Jacobs, M. 1981. El Eucalipto en la repoblación forestal. FAO, 723 p.

Ladiges, P. y Humpreys, C. 1987. A cladistic study of **Arillastrum**, **Angophora** and **Eucalyptus** (Mirtaceae). Botanical Journal of the Linnean Society 87, 105-134.

Pryor, L. y Johnson, L. 1971. A clasificación de the **Eucalyptus**. Australian National University Press. Canberra.

Pryor, L. y Johnson, L. 1981. **Eucalyptus** the universal australian. Ecological biogeography of Australia. (Ed. A. Keast), pp. 499-536.

Potts, B. 1993. Biología reproductiva del género **Eucalyptus** y su aplicación en la mejora genética. Cooperativa de Mejoramiento Genético, UACH/CONAF/Empresas Forestales. 106 p.

Santos, P.; Ferreira, M. y Kageyama, P. 1988. Producao de Híbridos. Circular Técnica 156, Programa Cooperativo IPEF, 18 p.

Sedgley, M y Griffin, A. 1989. Sexual reproduction of tree crops. Academic Press. 378 p.

Tibbits, W. 1989. Controlled pollination studies with shining gum (**Eucalyptus nitens** Deane and Maiden) Maiden. Forestry 62. pp. 111-126.

ANEXO 1

EJEMPLO DE SECCIONES Y ESPECIES DE INTERÉS PARA LA SÍNTESIS DE HÍBRIDOS MEDIANTE CRUZAMIENTOS CONTROLADOS, SEGÚN Jacobs (1981).

Subgénero Symphyomyrtus					
Secciones	Transversaria	Equatoria	Adnataria	Exsertaria	Maidenaria
Especies	E.saligna E.deanei E.grandis E.robusta	E.deglupta	E.paniculata	E.camaldulensis E.alba E.urophylla E.pellita E.robusta E.tereticornis	E.globulus E.bicostata E.maidenii E.viminalis E.nitens E.dunnii E.gunnii E.viminalis E.rubida E.bentharii E.badjensis E.dalrympleana E.smithii E.pseudoglobulus

CRUZAMIENTOS CONTROLADOS EN *PINUS RADIATA* D. DON

Rodrigo Vergara Lagos¹

INTRODUCCIÓN

La polinización controlada es una operación que permite la unión sexual específica entre dos individuos, dando origen a una progenie con pedigrí conocido (hermanos completos).

Este tipo de polinización forma parte de una de las actividades más importantes dentro de los programas de mejoramiento genético avanzado. Permite tener un conocimiento exacto del pedigrí de los árboles del programa, hace posible las hibridaciones dirigidas y maximiza las ganancias genéticas futuras, controlando y manteniendo la variabilidad.

Según la información de que se disponga y las cruzas específicas que se realicen, las semillas resultantes de la actividad se ocuparán para el establecimiento de ensayos de progenie de polinización controlada o para la obtención de material de alto valor genético. En el primer caso, los ensayos entregarán valiosa información respecto a la calidad genética de sus progenitores y servirán como base de selección para futuras generaciones de mejoramiento, y en el segundo caso, el material servirá para la producción de plantas madres, maximizando así las ganancias en plantaciones operacionales.

Dadas las características botánicas de ***Pinus radiata***, dentro de las que se incluyen flores unisexuales y dispersión anemófila del polen (Niembro, 1983), la realización de las actividades de cruzamientos controlados difiere bastante de las que se usan en especies como las del género ***Eucalyptus***, de flores hermafroditas y polinización entomófila (Espejo *et al.*, 1996).

Tanto a nivel mundial en el género ***Pinus***, como en ***Pinus radiata*** en Chile, existe basta experiencia e investigación en cuanto al tema. El uso de información obtenida en otras latitudes y la investigación y experiencia local, han permitido un desarrollo importante del tema a nivel nacional lo cual sin embargo, no asegura un total éxito de la actividad, ya que los factores ambientales, muchas veces impredecibles, influyen fuertemente en ella.

Los conocimientos y recopilación de antecedentes que se entregan en este capítulo, están basados principalmente en el "Manual de Cruzamientos Controlados para ***Pinus radiata*** D. Don" publicado por la Cooperativa de Mejoramiento Genético UACH/CONAF/Empresas Forestales, con sede en la Universidad Austral de Chile (Vergara *et al.*, 1995).

PLAN GLOBAL DE CRUZAMIENTOS CONTROLADOS

Como se puede observar en la figura 1, la actividad de cruzamientos controlados puede dividirse en dos grandes quehaceres, el primero se refiere a la obtención de polen viable a través de la cosecha y manipulación adecuada de los estróbilos masculinos, y el segundo, referido a la actividad de polinización controlada, que implica la aislación de las flores femeninas y la aplicación del polen deseado.

¹ Ingeniero Forestal. Instituto de Silvicultura, Universidad Austral de Chile, Casilla # 567, Valdivia, Chile

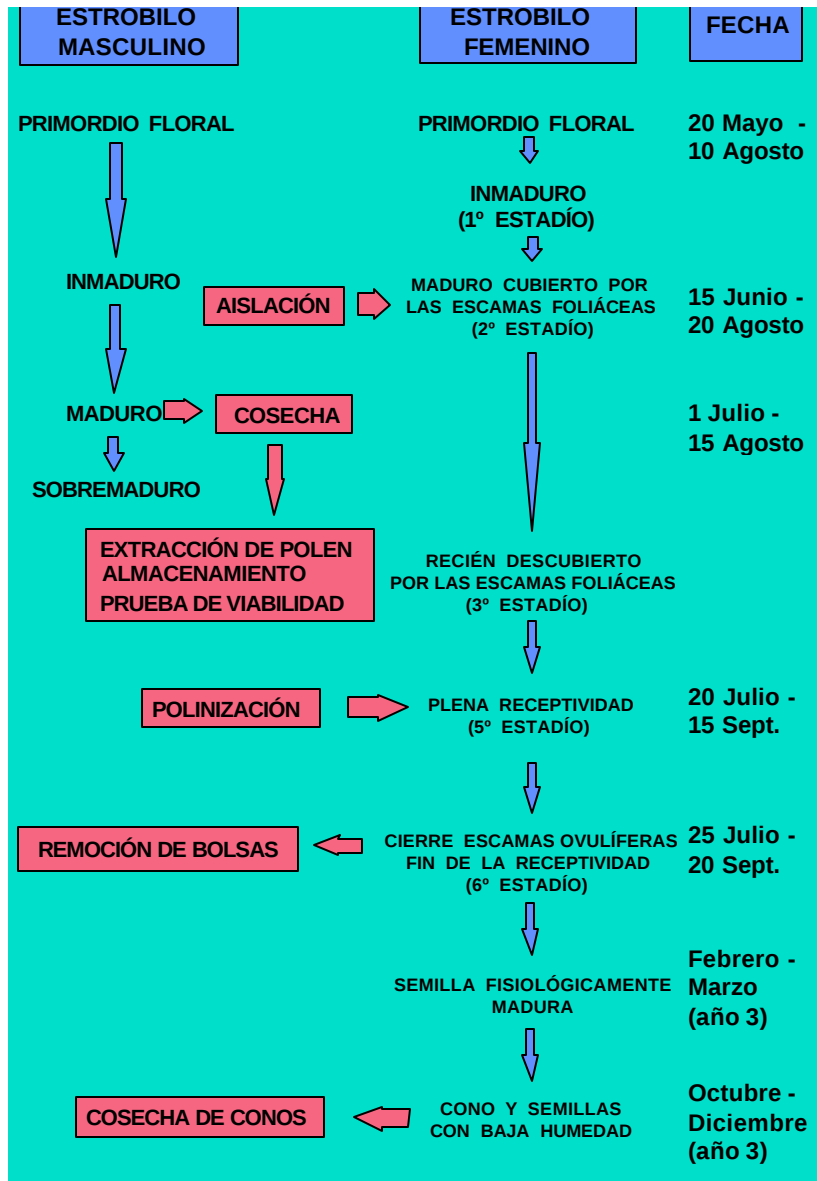


FIGURA N°1
CRONOGRAMA PARA LA EJECUCIÓN DE CRUZAMIENTOS CONTROLADOS
 Fuente: Vergara et al., 1995

Las fechas consignadas en la figura 1 y en lo que queda del capítulo, están sujetas a muchas variaciones, por lo que sólo deben ser tomadas como rangos generales. De estas variaciones destacan la variación latitudinal y altitudinal, sin embargo, variaciones específicas determinadas por el efecto clon y el efecto año son también significativas, lo que queda claramente demostrado en el estudio de Jayawickrama y Pérez (1992).

COSECHA Y MANEJO DEL POLEN

Cosecha de Estróbilos Masculinos

Flor o estróbilo masculino

El estróbilo masculino se forma principalmente en ramas de primer y segundo orden en la zona inferior de la copa. Nace de las yemas axilares y se agrupa en racimos subterminales.

Al igual que los estróbilos femeninos, cada estróbilo masculino se compone de escamas distribuidas helicoidalmente en torno a un eje central. La diferencia está en que estas escamas, llamadas escamas polínicas, son delgadas y membranosas y en ellas están los sacos polínicos.

Cuando están maduros y en diseminación activa, los estróbilos masculinos son de color amarillo y miden entre 5 y 15 mm de longitud.

Momento de la cosecha

La cosecha de estróbilos masculinos constituye una labor de mucho cuidado y precisión, que sólo es posible realizar adecuadamente manteniendo un continuo monitoreo o seguimiento de su desarrollo.

Las yemas florales masculinas se comienzan a distinguir visualmente entre mediados de Mayo y mediados de Junio, algo antes que las femeninas. Miden alrededor de cinco milímetros, son aovadas, están cubiertas totalmente por escamas foliáceas de color café y se ven muy apegadas al eje central del racimo.

Luego de un mes, los estróbilos masculinos han emergido totalmente de las escamas foliáceas, presentan color verde claro, consistencia dura, y han comenzado a engrosarse y separarse del eje central del racimo. En este estadio no se deben cosechar, ya que el polen aún contiene demasiada humedad y su rendimiento y viabilidad es muy bajo.

Entre 10 y 20 días después, el estróbilo masculino alcanza su menor contenido de humedad, termina su maduración y comienza a ocurrir la dehiscencia de los sacos polínicos para producir la dispersión a través del viento. **Al iniciarse esta etapa, es el momento preciso de la cosecha**, el estróbilo masculino tienen un color verde amarillento con puntos color café, es elástico, alargado y recto.

Para precisar en terreno el momento en que se debe hacer la cosecha, además de mirar color y forma, se puede ir probando el contenido de humedad de los estróbilos mediante el apriete de los mismos, observando la consistencia y la cantidad de líquido que liberan.

La cosecha se realiza manualmente, desprendiendo los estróbilos del racimo y depositándolos en bolsas de papel de aproximadamente 20x40 cm. En cada bolsa se debe colocar una cantidad de estróbilos tal que permita a éstos no quedar excesivamente amontonados. Se recomienda no almacenar más de 2,5 cm de estróbilos de espesor en cada bolsa. Finalmente, en la bolsa se debe registrar el código único que identifica al clon, la posición del rameto en el banco o huerto y la fecha de cosecha.

Después de iniciada la dispersión del polen, éste comienza a captar humedad del ambiente, los estróbilos masculinos llegan a su máxima elongación, cambian de color a amarillo oro, se sueltan y se curvan en el extremo. La mayoría del polen ya a dejado los sacos polínicos. En este estadio los estróbilos masculinos han soltado gran cantidad de polen y han vuelto a captar humedad del ambiente, por lo tanto ya no deben ser cosechados.

Extracción del Polen

Para desarrollar esta actividad es necesario contar con una infraestructura que permita asegurar un buen manejo del polen. La extracción del polen se realiza de acuerdo al siguiente procedimiento:

Presecado

Las bolsas que llegan de terreno deben someterse a un presecado que permitirá la primera liberación de humedad. Para ello las bolsas se distribuyen sobre esterillas metálicas en una pieza con rangos de temperatura y humedad relativa de 22°C a 28°C y 20% a 40% respectivamente. El tiempo de permanencia en la sala de presecado depende del contenido de humedad con que se haya cosechado el polen, pero en general va desde 24 a 48 horas. Para acelerar el proceso, dentro de cada bolsa se puede poner papel absorbente y se debe cuidar de no sellar las bolsas, las que pueden cerrarse mediante un doblez y corchetes.

Fase final de secado

Después del presecado, el contenido de cada bolsa se vierte homogéneamente sobre embudos extractores y permanece en repisas en una sala con las mismas condiciones de temperatura y humedad del presecado. El tiempo de permanencia en esta sala no debe superar las 48 horas. En estas condiciones, los estróbilos terminarán de liberar humedad y el polen caerá a un frasco adosado a la parte inferior del embudo. La extracción debe hacerse en forma clonal y por rameto, y antes de cambiar de clon se debe limpiar exhaustivamente y esterilizar materiales y equipos.

El embudo de extracción cuenta con un cedazo para sostener los estróbilos y una cubierta de género para evitar contaminación. En el inicio del cono de salida del embudo existe una malla muy fina para filtrar impurezas y en el extremo inferior una tapa rosca donde se conecta el frasco que recibirá el polen. El cedazo del embudo extractor mide alrededor de 30 cm de diámetro, y no debe llenarse con estróbilos más de 2,5 cm de fondo.

Almacenamiento

Luego del tiempo de extracción los frascos se recogen, se identifican y se registra muy claramente los antecedentes del polen.

Para su almacenamiento, o bien para ser usado de inmediato, luego de la extracción se debe controlar la humedad del polen. Normalmente en el mismo proceso de extracción, la humedad llega a un nivel aceptable, pero existen casos en los que se deberá secar nuevamente.

Para el almacenamiento en el corto y mediano plazo, el polen puede considerarse seco cuando tiende a comportarse como un fluido y no se adhiere a las paredes del envase. Para el largo plazo, es necesario realizar una determinación más precisa del contenido de humedad en base al peso seco. Para almacenamientos de largo plazo es mejor llevar al polen a un contenido de humedad entre 6% a 8%.

Ya sea para corto, mediano o largo plazo, el polen contenido dentro de frascos debidamente etiquetados, se guarda en refrigerador a 4°C. Esta temperatura se debe mantener constante, evitando cortes de energía y evitando usar el refrigerador para otros propósitos. Se recomienda mantener el polen de corto y largo plazo en refrigeradores separados.

Para su utilización posterior, el polen debe someterse a un proceso de rehidratación destinado a activarlo, ya que ha permanecido sometido a frío. Este proceso consiste en mantenerlo en un ambiente húmedo a 25°C por 24 horas antes de su uso.

Prueba de Viabilidad

Los análisis de viabilidad consisten básicamente en proporcionar al polen la humedad y temperatura que le permita germinar, y entregar de esta forma su capacidad real como progenitor. Se debe recordar que el uso de polen de baja viabilidad irá en desmedro de la producción de semillas, lo que sólo se podrá evaluar al momento de la cosecha, dos años más tarde.

Este análisis debe llevarse a cabo con posterioridad a la extracción y almacenamiento, los días anteriores a la polinización.

Procedimiento de cultivo

En primer lugar se debe rehidratar el polen mediante la mantención en ambiente húmedo a 25°C por 24 horas. Posteriormente, en un gel de agar-agar se procede a la siembra, utilizando un pincel o algodón que se unta de polen y se sacude sobre el medio de cultivo procurando que éste quede distribuido en forma homogénea en la placa, en una sola capa y sin aglomeraciones, lo que es vital para el posterior conteo. Finalmente la placa se sella.

Determinación de la germinación

La germinación se logra poniendo la muestra en horno durante 48 horas a 28°C. Después de este período se extraen las placas del horno, se dejan enfriar y se observa la viabilidad al microscopio. Por lo general se cuentan 100 granos de polen por placa, los cuales se considerarán germinados si el desarrollo del tubo polínico es mayor que el diámetro del grano.

En los cruzamientos controlados se sugiere usar únicamente polen con más de un 50% de germinación.

POLINIZACIÓN

La polinización es la fase principal de los trabajos de cruzamientos controlados. El momento en que ésta se ejecute y la calidad del polen que se emplee redundará directamente en el rendimiento de semillas por cono polinizado.

La labor de polinización controlada se inicia en cuanto comienzan a distinguirse las yemas florales femeninas. Para ello es necesario preparar materiales y comenzar el monitoreo que permita detectar el momento preciso de aislación. El seguimiento del desarrollo del estróbilo femenino se basa en la definición de seis estadíos de desarrollo.

Biología de la polinización

Los granos de polen pueden llegar al estróbilo femenino desde el momento en que este último empieza a emerger de las escamas foliáceas. En las etapas de receptividad que se explican más adelante (Estadíos 3, 4 y 5), el polen penetra a través de los canalículos hasta la boca micropilar. La receptividad puede durar entre 1 y 13 días en cada estróbilo femenino. Desde la boca micropilar los granos de polen son capturados por el óvulo mediante un líquido mucilaginoso (la gota del micrópilo) secretado por el óvulo para atraer el polen hacia el micrópilo y mantenerlo apegado a la nucela. En esta posición, cada grano comenzará a desplegar el tubo polínico (Lill y Sweet, 1977; Niembro, 1986).

Se cree que al final del período de receptividad, cada micrópilo (cavidad formada entre los tegumentos del óvulo y la nucela, que mediante una abertura se comunica con el exterior y tiene la función de recibir a los granos de polen durante la polinización), puede llegar a tener entre uno a siete granos de polen que, sin importar su orden de llegada, tienen las mismas probabilidades de participar en la fecundación (Lill y Sweet,1977).

Elección y Aislación de Estróbilos Femeninos

Flor o estróbilo femenino

El estróbilo femenino se genera en la zona superior de la copa. Nace en yemas laterales o subterminales, por lo general en grupos de dos a tres. Es frecuente encontrar cinco o seis estróbilos femeninos por verticilo (Smulders,1988), y en forma excepcional hasta ocho (Bollmann,1983).

El estróbilo femenino se compone de un eje central sobre el cual se distribuyen helicoidalmente escamas ovulíferas gruesas y carnosas, cada una de las cuales contiene dos óvulos desnudos (Lill,1976; Niembro,1986).

En el período de receptividad del estróbilo femenino, sus escamas ovulíferas son de color rosado intenso y mide alrededor de 15 a 20 mm de longitud.

Estadíos de crecimiento del estróbilo femenino

El momento en que se empiezan a distinguir visiblemente las yemas florales femeninas, puede ocurrir entre fines de Mayo y principios de Agosto. En ese momento el estróbilo femenino comienza su desarrollo, que puede dividirse en seis estadíos (Bramlett y O'Gwynn, (s.a.); Smulders, 1988; Matheson y Brown, 1983; Steyn,1994)

Estadío 1. Las yemas florales, localizadas justo debajo de las yemas vegetativas en los brotes apicales, están aún cubiertas por sus escamas foliáceas, pero ya es posible distinguirlas por su ápice agudo, curvado hacia el interior y por su coloración café amarillenta, más clara que las yemas vegetativas. Este estadío ocurre entre Junio y mediados de Agosto.

Estadío 2. Se ha producido el alargamiento e hinchamiento de las yemas florales. El estróbilo femenino aún está cubierto por las escamas foliáceas y la punta se ha vuelto roma y brillante. Esto ocurre desde mediados de Junio hasta la segunda mitad de Agosto. **En este estadío corresponde aislar la flor, antes que comience a emerger de las escamas foliáceas.**

Estadío 3. El estróbilo femenino comienza a emerger de las escamas foliáceas. Aparecen las primeras escamas ovulíferas rudimentarias con una coloración rosado pálido. En este estadío el polen que llega al estróbilo femenino permanece adherido a las escamas ovulíferas, esperando la apertura de los micrópilos para polinizar. Esto sucede dentro de la semana que sigue al estadío 2. Si la flor llega a esta etapa antes de ser aislada, ya no debe ser utilizada para ese fin, ya que la contaminación con polen extraño es muy probable.

Estadío 4. Una semana después del estadío 3, el estróbilo femenino emerge totalmente y comienza a hacerse receptivo. Las escamas ovulíferas son aún pequeñas y en su mayoría permanecen cerradas. El color rosado se hace más intenso.

Estadío 5. Es el estadío de **máxima receptividad**. Las escamas ovulíferas están separadas y perpendiculares al eje, y los micrópilos están abiertos al paso de polen hacia el óvulo. Las escamas ovulíferas presentan un color rosado intenso y el eje se ve amarillo. Esto ocurre entre la segunda

mitad de Julio y mediados de Septiembre. **Si la flor está aislada, este es el momento preciso para polinizar.**

Estadío 6. Los espacios entre las escamas del estróbilo femenino recién se han cerrados debido al crecimiento y a los cambios de humedad, con lo cual ya **ha acabado la receptividad**. El color del estróbilo femenino ha cambiado a rojo púrpura. Esto puede verse desde fines de Julio a fines de Septiembre.

Aislación

Como un primer paso es necesario seleccionar rametos vigorosos, sin signos de incompatibilidad o daños bióticos o abióticos que comprometan su normal desarrollo y puedan provocar abortos. De la misma forma, las ramas a seleccionar deben ser gruesas, vigorosas, con ángulo de inserción agudo y estar situadas en la parte superior de la copa.

Al encontrarse las flores de un verticilo en estadío 2, se debe poner la bolsa de aislación sobre ellas, mediante el montaje de una estructura de alambre que sostiene una bolsa transparente que impide la llegada a las flores de polen extraño.

En el momento de hacer la aislación se procede a la anotación en formulario de: El clon madre, la ubicación del rameto, la fecha de aislación y la fecha estimada de la primera aplicación de polen.

Materiales para la aislación

- Bolsa para aislación, de fibras celulósicas, transparente y permeable a los gases.
- Estructura metálica para proteger los estróbilos y soportar la bolsa.
- Algodón hidrófobo. Proteger a la rama de daños por roce con la estructura metálica.
- Etiquetas de identificación permanente (Lámina de aluminio cobre o plástico).
- Adhesivo para sellar el orificio que se hace a la bolsa en la polinización.
- Cordel para sujetar la estructura metálica y la bolsa a la rama.

Aplicación del Polen

Un acabado seguimiento del desarrollo del estróbilo femenino desde la aislación, es de primera importancia para que la polinización realmente sea hecha en el momento adecuado. Este seguimiento debe hacerse diariamente.

Inyección

Cuando el primer estróbilo dentro de la bolsa llega al estadío 5, se hace la primera aplicación de polen. Dependiendo de las diferencias en el desarrollo de los estróbilos aislados en una bolsa, se debe hacer una o dos aplicaciones adicionales esperando dos a cuatro días entre aplicaciones sucesivas.

El polen es aplicado usando un inyector de ciclón. El sistema funciona en base a una entrada de aire al depósito del polen, la cual produce una nube de polen que es impulsada a salir por otro conducto hacia la aguja del instrumento. La cantidad de polen en cada aplicación debe fluctuar entre 0,5 cm³ y 1 cm³ totalizando no más de 3 cm³ en cada aislación, ya que aplicar más que eso, afecta negativamente el desarrollo posterior del estróbilo femenino.

Sellado de la bolsa e identificación del cruzamiento

Posterior a la aplicación del polen, el orificio dejado por la aguja se tapa colocando un trozo de tela adhesiva, luego se identifica la cruz utilizando etiquetas de aluminio donde se anota el clon madre y padre, la fecha de polinización y el número de estróbilos polinizados. Además estos datos deben quedar registrados en formularios.

Extracción de la bolsa de aislamiento

Cuando se llega al fin de la receptividad (Estadio 6), se procede a la extracción de la bolsa. En este momento y en las semanas siguientes, se debe observar la aparición de estróbilos femeninos nuevos en el verticilo polinizado o cerca de él, con el objeto de eliminarlos.

DESARROLLO DEL CONO

Cono

El cono es el resultado de la fecundación y lignificación del estróbilo femenino. Es de constitución leñosa, color café claro y llega a medir entre 7 y 14 cm de longitud. Tiene forma aovada y es de base asimétrica.

El cono es del tipo serotino, es decir, tiene la facultad de almacenar la semilla viable por varios años antes de diseminarla, dependiendo de las condiciones de temperatura y humedad (Niembro,1986). En cada escama ovulífera se puede dar origen a dos semillas aladas, pero en la sección basal del cono es normal que sólo una semilla se desarrolle completamente.

Desarrollo

Formación de la oósfera

Entre seis y diez semanas después de la polinización, se da origen al gametófito femenino o endosperma, el cual sufre múltiples divisiones mitóticas en su núcleo y va aumentando su volumen durante aproximadamente un año (Lill,1976). En ese momento se origina la oósferas o células sexuales femeninas (Niembro,1986).

Fecundación y Embriogénesis

Al originarse las oósferas, alrededor de 15 meses después de la polinización (entre fines de Octubre y mediados de Diciembre del segundo año), y ya iniciado el crecimiento del cono, se da inicio al proceso de fecundación o unión íntima de las células sexuales dentro del óvulo (Lill,1976; Sweet y Bollmann,1970).

En ***Pinus radiata*** se produce el fenómeno de poliembrionía policigótica, que implica la participación de más de un grano de polen en la fecundación de un óvulo.

Los óvulos, alojados en el extremo interno de las escamas ovulíferas, poseen entre dos y seis arquegonios que al ser fecundados en forma individual podrían llegar a ser, cada uno, una entidad genética independiente.

Sin embargo, en el proceso de embriogénesis ocurre una abortición proembrionica o embrionica, que finalmente permitirá sobrevivir a un solo embrión por óvulo, el cual tardará alrededor de cuatro a cinco

meses en transformarse en un embrión fisiológicamente maduro (Febrero a Marzo del tercer año). Se cree que éste es un mecanismo destinado a asegurar la heterozigosis, ya que en el proceso de aborción se discrimina a los cruzamientos emparentados (Lill y Sweet, 1977).

Crecimiento externo

Un par de meses antes de la fecundación, el cono tiene un año, ha iniciado su crecimiento y ha cambiado su color a un verde característico. Luego de ser fecundado, sigue creciendo paralelamente con la embriogénesis y el desarrollo morfológico de la semilla. La maduración de las semillas culmina en el momento que el cono ha alcanzado su tamaño final en marzo del tercer año, 22 meses después de la aparición de las primeras estructuras florales.

A pesar que la semilla está madura, en este momento el contenido de humedad interior del cono es muy alto, por lo cual no disemina. En esta etapa del ciclo la semilla puede extraerse y ser viable, mediante un proceso de secado controlado.

Para la diseminación se debe esperar al verano siguiente, el que debe ser lo bastante caluroso y seco como para permitir la abertura de los conos. En total, desde la aparición de las yemas florales hasta la diseminación de las semillas, transcurren 30 meses.

RECOMENDACIONES GENERALES

El éxito de un programa de cruzamientos controlados depende del grado de contaminación con polen extraño en la polinización y del porcentaje de estróbilos femeninos que logra finalmente dar semillas.

El primer factor es de mucha gravedad, ya que si existe contaminación, el análisis de los datos será erróneo y el error imposible de detectar.

El segundo factor se puede observar a simple vista pero no deja de ser grave, ya que cada aborción o bajo rendimiento en semillas de un estróbilo femenino polinizado aumenta los costos directos del programa.

A continuación se resumen las recomendaciones tendientes a evitar problemas en la actividad:

Contaminación y confusión de material

La contaminación con polen indeseable y la confusión de material se puede evitar cuidando de:

- No usar bolsas de aislación rotas o defectuosas.
- No dejar puntas de alambre del armazón que puedan dañar la bolsa de aislación.
- No se debe aislar los estróbilos femeninos que ya han comenzado a emerger, puesto que granos de polen pueden haber llegado a algunas escamas ovulíferas y posteriormente participar en la polinización.
- No extraer las bolsas de aislación mientras no se esté seguro de que las escamas del estróbilo femenino están cerradas.
- En el momento de la cosecha de polen, cuidar de mantener el material de cada clon separado y perfectamente identificado. Si existen dudas respecto al origen del polen, es mejor que se elimine.
- Chequear las etiquetas de identificación y la ubicación de los cruzamientos.
- Eliminar los estróbilos femeninos posteriores a la bolsa de aislación.

Aborción y bajo rendimiento de semillas

Los problemas que inducen la aborción y el bajo rendimiento de semillas en los estróbilos femeninos pueden ser evitados considerando las siguientes pautas:

- Seleccionar ramas con estróbilos femeninos vigorosos ubicadas en partes soleadas del rameto.
- En sitios que frecuentemente presentan heladas, no utilizar estróbilos femeninos ubicados en ramas bajas, cercanas al suelo.
- No llevar a cabo la aislación en una etapa muy temprana, ni dejar la bolsa demasiado tiempo después del fin de la receptividad. Se corre el riesgo de que los estróbilos femeninos no lleguen a desarrollarse completamente.
- El polen no debe ser colectado en días de lluvia o muy húmedos, ya que corre el riesgo de agumarse.
- No se debe colectar polen inmaduro.
- El polen debe manejarse con bajos contenidos de humedad, y si va a ser almacenado para próximas temporadas, además debe mantenerse a una temperatura baja y constante.
- Usar polen fresco en lugar de polen que estuvo almacenado.
- Lograr una buena distribución de polen dentro de la bolsa de aislación.
- Aplicar polen en cantidad suficiente como para llenar los estróbilos femeninos. Esta cantidad tendrá que ser mayor en lotes de polen que presenten baja viabilidad, manteniendo constante la proporción de polen viable, pero sin aplicar más de 3 cm³ en total por aislación.
- Se debe abarcar todo el período en que el estróbilo femenino está receptivo, siendo necesario aplicar polen espaciadamente, dos o tres veces.
- La aplicación de polen debe hacerse a una hora del día de baja humedad relativa, en la que no exista condensación de humedad dentro de la bolsa de aislación.
- Hay que asegurar la completa maduración fisiológica del cono antes de colectarlo.

REFERENCIAS

Bollmann, M. 1983. Morphology of long-shoot development in **Pinus radiata**. New Zealand Journal of Forestry Science 13(3):275-290.

Bramlett, D.; O'Gwynn, C. (s.a.). Controlled Pollination. In: Pollen Management Handbook. U.S.D.A. Forest Service.

Espejo, J.; Ipinza, R.; Potts, B. 1996. Manual de Cruzamientos Controlados para **Eucalyptus nitens** (Deane et Maiden) Maiden y **Eucalyptus globulus** (Labill). Cooperativa de Mejoramiento Genético. Universidad Austral de Chile. 47 p.

Jayawickrama, K.; Pérez, E. 1992. Estabilidad de la fenología reproductiva de clones de *Pinus radiata* D. Don. In: II Simposio del **Pinus radiata**: Investigación en Chile. Valdivia, 28-30 de Octubre, 1992.

Lill, B. 1976. Ovule and seed development in **Pinus radiata**: Postmeiotic development, fertilization, and embryogeny. Canadian Journal of Botany 54:2141-2154

Lill, B. y Sweet, G. 1977. Pollination in **Pinus radiata**. New Zealand Journal of Forestry Science 7(1):21-34.

Matheson, A.; Brown, A. Eds. 1983. Radiata Pine Breeding Manual. División of Forest Reserch, CSIRO. Australia.

Niembro, A. 1986. Mecanismos de Reproducción Sexual en Pinos. Editorial Limusa, Mexico. 130 p.

Smulders, D. 1988. Desarrollo vegetativo y reproductivo del huerto semillero "Los Venados" de Forestal CELCO Ltda. Informe de Práctica Profesional. Escuela de Tecnología Forestal. Pontificia Universidad Católica de Chile. Sede Talca. 64 p.

Steyn, S. 1994. Controlled Pollination. In: Short Course on Tree Breeding Techniques. Vol 1, cap 8. Forestek, Nelspruit. South Africa.

Sweet, G.; Bollmann, M. 1970. Seasonal growth of the female strobilus in **Pinus radiata**. New Zealand Journal of Forestry Science 1(1):15-21.

Vergara, R.; Ipinza, R.; Pérez, E. 1995. Manual de Cruzamientos Controlados para **Pinus radiata** D. Don. Cooperativa de Mejoramiento Genético. Universidad Austral de Chile. 50 p.

LA MULTIPLICACIÓN CLONAL EN EL MEJORAMIENTO GENÉTICO FORESTAL

Braulio Gutiérrez Caro¹
Roberto Ipinza Carmona²

INTRODUCCIÓN

La propagación vegetativa, también denominada propagación asexual, agámica o clonal, se ha utilizado en el campo forestal desde la antigüedad. Los japoneses la han empleado en la multiplicación de **Cryptomeria japonica** desde antes que el mejoramiento genético fuese reconocido como tal, mientras que en China **Cunninghamia lanceolata** ha sido producida por enraizamiento de estacas durante varios siglos.

Existen antecedentes bibliográficos acerca de la utilización de estacas enraizadas de **Cryptomeria japonica** para plantación desde el siglo pasado, si bien los métodos de enraizamiento se desarrollaron mucho antes de esa época, y la plantación comercial de estacas ha sido un procedimiento común para esta y otras especies por muchos años. Aún así, con excepción de algunos géneros como **Cryptomeria**, **Salix** y **Populus**, la propagación vegetativa no se ha utilizado ampliamente en programas operativos de plantación forestal.

En la actualidad la propagación vegetativa de especies forestales se ha constituido rápidamente en un tema de interés creciente, en el cual se reconocen muchas potencialidades y alternativas de uso como herramienta de investigación y práctica de manejo operacional.

Sin duda sus aplicaciones en el campo del mejoramiento genético y la silvicultura clonal son las más destacables, aunque también son las responsables de una gran controversia. Temas como los beneficios de la productividad clonal y los riesgos de la reducción de la base genética cobran cada vez mayor vigencia, llegando incluso a configurarse en posiciones irreconciliables. Al respecto, si bien es difícil presentar una posición de consenso, lo importante es destacar que esta situación se reduce a un análisis de beneficio-riesgo, los cuales deben analizarse objetivamente antes de adoptar un programa operativo de propagación vegetativa.

¹ 1 Ingeniero Forestal. Instituto Forestal. Casilla 109-C, Concepción, Chile.
e-mail: bgutierr@infor.cl

² Ingeniero Forestal. Dr. Ingeniero de Montes. Instituto de Silvicultura. Universidad Austral de Chile.
Casilla # 567. Valdivia, Chile
e-mail: ripinza@valdivia.uca.uach.cl

Por último, y como se verá en resto del documento, la propagación vegetativa normalmente no representa una alternativa excluyente para la propagación sexual, sino que por el contrario, se constituye en un complemento orientado a la satisfacción del mismo objetivo, el cual es explotar en la forma más eficiente los mejores genotipos identificados o generados dentro de un programa de mejoramiento genético.

Atendiendo a tales consideraciones en este capítulo se analizará el uso de la propagación vegetativa, discutiendo sus ventajas y desventajas como herramienta de producción e investigación, y analizando los esquemas operativos de utilización de esta forma de propagación. El énfasis estará puesto en los procedimientos tradicionales de propagación, particularmente en el enraizamiento de estacas de especies de eucalipto, por cuanto los aspectos de la micropropagación se tratan en otro capítulo de este manual.

DEFINICIONES Y CONCEPTOS BÁSICOS

Propagación Vegetativa

La reproducción asexual es la generación de nuevos individuos a partir de células, tejidos u órganos, sin que se manifieste el proceso fecundación que implica la fusión de los gametos o células sexuales. Esta forma de reproducción, también conocida como clonación, se basa en el concepto de **totipotencialidad** de las células, y se presenta en forma natural en algunos organismos inferiores y plantas.

La totipotencialidad es la propiedad de cada célula vegetativa viviente de contener toda la información genética necesaria para regenerar al organismo completo del cual forma parte.

En la actualidad la clonación experimental de animales superiores ha despertado un nuevo interés por el tema, si bien en organismos vegetales es una técnica conocida desde la antigüedad.

En vegetales, la reproducción asexual es la obtención de un nuevo individuo a partir de partes vegetativas de la planta original.

En su concepción tradicional esta forma de propagación puede ocurrir mediante la formación de raíces o tallos adventicios en **estacas** y **acodos**, o a través de la unión de partes vegetativas en un **injerto**. Adicionalmente, es posible obtener estas nuevas plantas cultivando en forma aséptica porciones muy pequeñas de células o tejidos de la planta madre en un tubo de ensayo, u otro tipo de recipiente en que se puedan controlar las condiciones ambientales y de nutrición. Estos procedimientos se denominan colectivamente como **cultivo de tejidos**, expresión que suele usarse como sinónimo de **micropropagación**. Esta forma de cultivo debe realizarse en condiciones denominadas **in vitro**, en instalaciones o laboratorios especiales, utilizando técnicas asépticas de manipulación y cultivo del material.

Clones

La propagación vegetativa genera copias genéticamente idénticas de la planta madre original. El conjunto de descendientes de una planta, obtenidos mediante la aplicación de una técnica de propagación vegetativa, es un **clon**. Cada uno de los integrantes de ese clon se denomina **rameto**, los cuales son genéticamente idénticos entre sí, e idénticos a la planta madre que los originó. A su vez la planta original que da origen a un clon recibe el nombre de planta madre u **ortet**.

El proceso de clonación representa uno de los principales avances de la agricultura primitiva, mediante el cual los mejores individuos de plantas alimenticias importantes como la vid, el olivo o la higuera, podían reproducirse en forma simple encajando en el suelo segmentos de sus tallos y

dejándolos enraizar. Posteriormente el desarrollo de invernaderos y otros elementos auxiliares de la propagación han permitido la multiplicación clonal a gran escala de una amplia gama de plantas usadas para alimentación u otros fines productivos.

La clonación permite el aprovechamiento de un genotipo único, seleccionado de entre muchas otras plantas por su superioridad en algún aspecto de interés para el hombre, y multiplicarlo para obtener nuevos individuos con el mismo genotipo. Los miembros de este clon exhibirán tendencia a la uniformidad fenotípica y presentarán en general el mismo aspecto, tamaño, época de floración, de maduración etc.

Aún así, el comportamiento y apariencia de un individuo es consecuencia de su constitución genética y del ambiente en que se desarrolla. Por lo mismo, la identidad genética de los rametos no es garantía de que estos exhibirán exactamente las mismas características. La modelación ambiental del genotipo da origen al fenotipo, el cual puede ser considerablemente distinto entre miembros de un mismo clon. Este concepto fundamental debe permanecer presente en todo momento y será abordado con mayor detalle en el resto del documento.

USOS Y VENTAJAS DE LA PROPAGACIÓN VEGETATIVA

El uso tradicional de la propagación vegetativa, que ha sido empleado cientos de años en ciertas especies forestales, es la propagación masiva como estacas de los mejores clones.

Cuando una especie es más fácil de propagar vegetativamente que por semilla, entonces la propagación clonal es el método más obvio a utilizar

La ventaja característica de esta forma de propagación la constituye su capacidad para capturar y transferir a los nuevos individuos todo el potencial genético de la planta madre (ortet), posibilitando la pronta utilización de sus características genéticas, pues no se requiere esperar a la producción de semillas para obtener sus descendientes vegetativos.

Las ventajas de la utilización de propagación vegetativa en el desarrollo de material genéticamente mejorado se puede expresar en dos áreas diferentes; Producción operacional e Investigación.

En investigación, las plantas clonadas reducen la variabilidad genética, al permitir disponer de material homogéneo para ensayos y experimentos. Lo anterior permite disminuir la variación residual en las pruebas estadísticas, consiguiéndose una mejor interpretación de los efectos de los tratamientos en estudio. En este sentido, la propagación asexual también permite disponer de copias de las plantas de interés en un área centralizada, como un laboratorio o invernadero, para estudios intensivos; también posibilita la preservación de genotipos o combinaciones específicas de genes en bancos clonales para propósitos científicos o posibles usos posteriores en programas operacionales.

En el área operacional o productiva propiamente tal, la propagación asexual permite el desarrollo de huertos semilleros o bancos clonales orientados a la producción de semillas o propágulos vegetativos a gran escala, así como el uso directo del material vegetativo para el establecimiento de plantaciones clonales.

Sin duda, la principal ventaja asociada al uso de la propagación vegetativa se encuentra en el campo del mejoramiento genético, debido a que permite transferir aquellas características que por su baja heredabilidad no se traspasan eficientemente a la descendencia por vía sexual. Por esta razón resulta particularmente interesante su utilización para lograr ganancias genéticas en características

con un alto componente de variación genética no aditiva, como normalmente lo son el crecimiento, peso seco, contenido de celulosa y otros caracteres de interés forestal.

La propagación vegetativa puede jugar varias funciones en un programa de mejora, incluso varias dentro de un único programa. Dentro de estas posibles funciones están: la mantención de "paquetes de genotipos" en archivos, la formación de un huerto semillero clonal, propagación masiva de clones seleccionados para cultivos homogéneos y el aprovechamiento total de la varianza genética no aditiva, o la propagación vegetativa de plántulas que provienen de semillas escasas o de alto costo; entrega información genética al probar los genotipos para una propagación clonal masiva o para seleccionar las semillas de los padres sobre la base de su valor de mejora o para estimar parámetros genéticos; entrega material para la investigación de la fisiología y patología de las plantas, además de otras aplicaciones potenciales (por ejemplo, la ingeniería genética)

La función o la combinación de funciones dentro de un programa dependerá de un conjunto de circunstancias, las que pueden incluir: restricciones biológicas de la especie a las distintas formas de propagación, la naturaleza del criterio de selección y los parámetros genéticos de estos criterios y varios factores silviculturales. En un programa de mejora estas funciones pueden ser complementarias o alternativas a la propagación por semilla.

Varias funciones de la propagación vegetativa pueden ser complementarias entre ellas y con la propagación por semilla, y como tales, ellas pueden contribuir a un sistema integrado para la producción de material genéticamente mejorado. El uso de propagación vegetativa, por ejemplo, crearía una necesidad especial por información genética que puede ser sólo satisfecha por los ensayos con propágulos vegetativos, aunque esa información pueda también ser útil para la propagación por semilla. Es más, la propagación vegetativa es central en mucha de la tecnología de los huertos. Además archivos clonales serán necesarios independientemente del modo de propagación.

DESVENTAJAS DE LA PROPAGACIÓN VEGETATIVA

Las desventajas o inconvenientes presentados por la propagación vegetativa se pueden resumir en dos categorías, desventajas a nivel de individuos y desventajas a nivel de población.

Desventajas a nivel individual

A nivel individual el principal inconveniente de la propagación vegetativa lo constituye la dificultad que encuentra para propagar árboles fisiológicamente maduros. En este sentido, cuando los posibles árboles madres han alcanzado una edad suficiente como para demostrar su superioridad y han sido reconocidos como individuos deseables de clonar, estos normalmente ya han perdido su capacidad de ser replicados vegetativamente. Lo anterior es una restricción que dificulta la clonación de árboles adultos de características superiores y obliga a la implementación de técnicas de rejuvenecimiento, o complejos procedimientos de propagación, que demandan un gasto adicional de tiempo y recursos y que pueden llegar a hacer inviable la clonación económicamente conveniente de tal individuo. Otros problemas asociados al uso operativo de propágulos vegetativos se relacionan con el efecto de la posición del propágulo en la planta madre y su incapacidad para crecer como árbol.

Por otra parte expectativas insatisfechas se producen al asumir en forma demasiado optimista que los propágulos vegetativos de un árbol sobresaliente se comportarán exactamente de la misma forma que él. Esto no siempre ocurre así, y la ausencia de acabados ensayos clonales antes del uso operacional de un clon determinado, normalmente acrecientan este problema.

Efectivamente los miembros de un clon son idénticos al ortet en el sentido de que poseen el mismo genotipo, pero aún así la expresión de los genes y su activación está condicionada por el ambiente en que cada planta se desarrolla y está particularmente influenciado por la edad y posición dentro de la planta madre así como por tratamientos externos. Como consecuencia de esto, los propágulos no siempre crecerán con el mismo patrón o no tendrán la misma forma que el árbol original.

El fenómeno descrito se conoce como "variación dentro del clon" y es el responsable en gran medida de los niveles de ganancia genética obtenida en esquemas clonales de producción. Frecuentemente se manifiesta como diferentes comportamientos del rameto dependiendo de características fisiológicas o morfológicas de la fuente de propágulos al momento de realizar la reproducción clonal (efectos "C")

Los efectos "C" reciben esta denominación aludiendo a una tercera fuente de variación, donde las primeras, A y B, son el genotipo y el ambiente. En rigor los efectos "C" son formas muy particulares de efectos ambientales internos o microambientales. Ellos comprenden a la ciclófisis o variación dentro del clon como consecuencia de la edad de la planta madre, y la topófisis o efecto de la localización de la estaca en el árbol madre, fenómeno responsable de que algunas veces los propágulos enraizados mantengan por algún tiempo un hábito de crecimiento igual al del órgano que ellos constituían en el ortet.

Ambos incluyen variación no sólo en el crecimiento sino que también provocan cambios fisiológicos y morfológicos menos perceptibles, los que en su totalidad pueden ser aminorados en la medida en que se utilice material más juvenil o se proceda al rejuvenecimiento del ortet antes de su clonación.

En general la variación dentro del clon aumenta con la edad del ortet, y en la medida que se acentúa la diferenciación entre órganos tejidos y células en los rametos. Esta variación aumenta en cada una de las características individuales y particularmente para la velocidad de enraizamiento de cada estaca. A diferencia de las características genéticas, la variación dentro del clon está fuertemente influenciada por el medio ambiente y por el estado nutricional de los rametos.

Otra eventual desventaja asociada al uso operacional de plantas obtenidas por enraizamiento de estacas, dice relación con la calidad inferior de la arquitectura de sus sistemas radiculares en relación al exhibido por plantas de semillas. Efectivamente existen situaciones en que las raíces adventicias desarrollados en propágulos vegetativos son superficiales y desbalanceados, lo que los hace menos eficientes como estructuras de soporte mecánico del árbol. Aún así no existen suficientes antecedentes que permitan generalizar un juicio respecto a la superioridad o inferioridad del comportamiento del material vegetativo en relación al de semillas. Antecedentes al respecto se resumen en el cuadro 1.

CUADRO 1
COMPARACIÓN DE CRECIMIENTO ENTRE ESTACAS Y PLANTAS DE SEMILLA DE PINO
RADIATA

Edad del Ortet (años)	Edad de la Medición (años)	Prom. estacas X 100 Prom. plantas		Calidad de estacas respecto a plantas
		altura	diámetro	
2	7	99.3	107.1	Similar
4	1	136.9	--	Inferior
	2	128.9	--	
	3	117.6	120.1	
	5	110.3	114.1	
5	5	98.1	85.0	Inferior
5	6	104.5	93.1	Inferior
5	1	101.5	--	Similar
	2	102.1	--	
	5	107.0	109.2	
	8	103.4	105.0	
	14	103.9	104.4	
6-7	4	113.6	109.8	Superior
7	5	97.7	88.1	Superior
7-8	4	112.3	102.1	Superior
8	1	119.6	--	Inferior
	2	105.8	--	
	3	109.2	90.2	
	5	102.9	81.2	
8	5	111.8	--	Superior
	10	103.6	104.9	
	11	102.8	105.9	
	13	102.0	105.4	
11-14	5	92	72.1	Similar
17	1	98.9	--	Inferior
	2	87.8	--	
	3	93.0	72.4	
	5	92.6	64.7	

(Fuente: Frampton y Foster, 1993)

Desventajas a nivel de población

La estructura genética de una población influye en su productividad, estabilidad y resistencia a enfermedades. Al establecer poblaciones clonales se altera esa estructura con los consiguientes beneficios y riesgos que ello implica.

En teoría, una población genéticamente heterogénea produce más biomasa y otorga una mayor estabilidad a la productividad dentro de un rango de condiciones ambientales. Por el hecho de existir árboles genéticamente distintos, ocupando nichos ecológicos ligeramente diferentes, se produce una utilización más eficiente del espacio ecológico por parte de la población, la que además tendrá una mejor capacidad de respuesta y adaptación frente a cambios producidos en el medio ambiente. Por el contrario una población clonal, genéticamente homogénea no podrá superar con la misma plasticidad las modificaciones en las condiciones ambientales.

La utilización masiva de clones para establecer extensas plantaciones está sujeta a muchas críticas, especialmente en el caso de las plantaciones monoclonales que presentan las ventajas y riesgos de un sistema extremo de monocultivo.

Un rodal altamente productivo se puede obtener propagando vegetativamente al clon de mayor rendimiento, sin embargo, este será altamente vulnerable experimentar pérdidas masivas debido a insectos, enfermedades u otros cambios adversos en el medio ambiente. Esta situación si bien ha sido manejada efectivamente en cultivos agrícolas, es especialmente grave y azarosa en las plantaciones forestales, donde el largo período de rotación aumenta la potencialidad de las pérdidas.

A pesar de lo anterior, es posible encontrar clones con genotipos que resistan cambios sin afectar su productividad, manteniendo una buena producción en un rango de condiciones ambientales más amplio, pero esta situación se lograría sólo después de intensos y largos ensayos clonales en distintos sitios.

CRITERIOS PARA SELECCIONAR ESTRATEGIA DE PROPAGACIÓN

De las ventajas y desventajas asociadas al uso de la propagación vegetativa, se desprende que esta no es un sustituto para la primera en todas las circunstancias. Por el contrario, ambas deben complementarse dentro de un programa esquematizado de mejoramiento para conseguir los objetivos de producción y estabilidad en el largo plazo.

La ganancia genética obtenida en operaciones clonales es la mayor posible para un clon dado, pues no existe otra fuente de variación genética que pueda ser explotada. Aún así, la búsqueda de los productos de mejor calidad y mayor rendimiento debe ser continua, de modo de adaptarse a los cambios que se generen en las exigencias del mercado, o en el ambiente en que los árboles serán establecidos. Esta variación sólo se puede obtener a través de los procesos de segregación independiente y recombinación genética asociados a la reproducción sexual. Por lo mismo, esta técnica debe seguir utilizándose y combinada con programas de selección y evaluación de los cruzamientos individuales, se generarán las combinaciones genéticas de interés que posteriormente podrán ser propagadas por la vía vegetativa.

Se debe destacar que es un error decidir la inversión en silvicultura clonal en base a los beneficios potenciales de un clon determinado, pues los riesgos de pérdidas por factores ambientales serán también de gran envergadura.

Al tener una población con mayor diversidad genética, ésta estará mejor protegida contra los cambios adversos en el medio ambiente, si bien el valor medio de aquellas características de valor económico,

como consecuencia de la variación, será menor. Por esta razón, la decisión de invertir en propagación clonal no deberá efectuarse antes de analizar cuidadosamente los beneficios y los riesgos involucrados.

En términos genéticos, el fenotipo (P) o apariencia y comportamiento de un árbol, está determinado por su genotipo (G) y el ambiente (E), lo que se representa en la siguiente ecuación:

$$P = G + E$$

De la misma forma, la varianza fenotípica (σ_p^2) se define como la suma de las varianzas genotípicas (σ_g^2) y ambientales (σ_e^2)

$$\sigma_p^2 = \sigma_g^2 + \sigma_e^2$$

A su vez, la varianza genética (σ_g^2) se compone de varianza genética aditiva (σ_{ga}^2), que es aquella porción de la varianza genética que se transfiere desde los progenitores a los hijos; y de un complemento no aditivo (σ_{gna}^2), que corresponde a aquella porción que no se traspa a los descendientes por vía sexual.

$$\sigma_g^2 = \sigma_{ga}^2 + \sigma_{gna}^2$$

De esta forma la varianza fenotípica se puede expresar como:

$$\sigma_p^2 = \sigma_{ga}^2 + \sigma_{gna}^2 + \sigma_e^2$$

Estos elementos son requeridos para determinar un parámetro genético denominado **heredabilidad**, cuya interpretación es una ayuda para determinar la estrategia de propagación a utilizar. Este parámetro es una proporción entre varianzas, fluctúa entre cero y uno, y expresa la proporción de la variación de la población que es atribuible a diferencias genéticas entre los individuos. Por lo mismo, es una proporción que indica el grado en el cual los progenitores transmiten una determinada característica a sus descendientes.

La heredabilidad puede expresarse en sentido estricto (h^2) como el cociente entre la variación genética aditiva y la variación fenotípica o total; o en sentido amplio (H^2), como la relación entre la varianza genética total y la fenotípica.

$$h^2 = \sigma_{ga}^2 / (\sigma_{ga}^2 + \sigma_{gna}^2 + \sigma_e^2)$$

$$H^2 = \sigma_g^2 / (\sigma_{ga}^2 + \sigma_{gna}^2 + \sigma_e^2)$$

Dado que la ganancia genética para una determinada característica depende de la heredabilidad, en el caso de la propagación sexual el componente fundamental es la varianza genética aditiva. En esta situación si se conoce de antemano que el carácter que se pretende mejorar posee una gran proporción de varianza aditiva, vale decir una heredabilidad en sentido estricto alta, la propagación por vía sexual puede ser una estrategia adecuada para fijar el carácter que se busca mejorar. Por el contrario, si la mayor proporción de la varianza genética es no aditiva, entonces la mejor estrategia deberá considerar la propagación clonal de los individuos seleccionados.

Considerando que la varianza genética se compone de variación aditiva y no aditiva en distintas proporciones, los valores de H^2 serán siempre mayores o iguales que los de h^2 . Por lo tanto, para un

mismo diferencial de selección, las estimaciones de ganancia genética esperada, a través de propagación vegetativa, usando H , serán mayores o iguales que las ganancias esperadas de la propagación por semillas donde se utiliza h^2 .

Dentro de estos planteamientos, se puede afirmar que mientras exista varianza genética aditiva, los cruzamientos entre padres superiores tienden a producir una descendencia superior, y que las ganancias genéticas serán mayores en la medida de la superioridad (diferencial de selección) de los padres. Sin embargo, en las características de interés forestal normalmente existe una proporción importante de variación de carácter genético no aditivo, que impide la transmisión de la superioridad de los padres a su descendencia a través de propagación por semillas, esta restricción no afecta a la propagación vegetativa donde se traspa todo el genotipo a los descendientes.

En términos económicos, la decisión de usar la opción vegetativa o sexual para propagar operativamente el material genéticamente mejorado dependerá en última instancia de una evaluación económica. Esta evaluación deberá considerar la valoración económica de las ganancias genéticas esperadas asociadas a cada alternativa de propagación, y las inversiones en infraestructura y costos de operación de cada una de ellas. Un elemento adicional de juicio lo debe constituir el número de clones propagables y el análisis de riesgos vinculados a los progresivos niveles de ganancia genética esperada en la medida que se concentre la producción de plantas en los mejores clones del ranking.

MÉTODOS DE PROPAGACIÓN VEGETATIVA

Todos los métodos de propagación vegetativa han sido probados en árboles forestales, aún cuando el más difundido lo constituye el enraizamiento de estacas. La amplia preferencia manifestada a nivel mundial por este procedimiento obedece a varias razones, entre las que se cuenta la gran cantidad de descendientes que se puede obtener de un árbol individual, evitando los problemas de incompatibilidad de los injertos y costos generalmente más bajos que el de los sistemas de micropropagación. Sin embargo, los efectos de la maduración a menudo desalientan el uso de estacas a gran escala.

La técnica de arraigamiento de estacas se usa en varios países. Un ejemplo clásico lo constituye el programa de producción de pulpa de eucalipto en Brasil. Aquí se han instalado extensas plantaciones clonales, homogéneas, de muy alta productividad, excelente poda natural, contenidos de celulosa superiores al 50% e incrementos medios anuales superiores a los 70 m³/ha/año, características que en conjunto han significado un aumento en el rendimiento de los bosques del orden del 112%.

Actualmente en el mundo se producen millones de plantas de eucalipto por el sistema de estaquillado, principalmente especies subtropicales, como **E. grandis**, y una proporción menor, pero creciente, de especies de zonas templadas como **E. globulus**. Esta técnica de propagación vegetativa se está desarrollando muy velozmente y ha sido adoptada por empresas como CELBI y SOPORCEL en Portugal y ENCE en España, las cuales exhiben programas operativos de clonación y establecimiento de plantaciones clonales de **E. globulus**.

La injertación puede conducir a una propagación más rápida de los padres seleccionados. Sin embargo, generalmente es caro y a menudo, de una forma u otra, es amenazado por incompatibilidad del injerto, incluso después de un buen comienzo. Algunos avances han sido realizados contra los problemas de injertación. Estas características confinan el uso del injerto a huertos semilleros y archivos de material, pero ahora pareciera tener aplicaciones para el rejuvenecimiento de clones.

La propagación in vitro, la que casi puede integrarse con el enraizamiento de estacas, ofrece la perspectiva de una muy rápida multiplicación. También puede ser un medio de lograr el

rejuvenecimiento. Todavía existen algunos problemas con la técnica que deben solucionarse, y cuando se ha tenido éxito, no se ha desarrollado al punto de convertirse en un medio de propagación masiva. Aunque la multiplicación del material mejorado y el rejuvenecimiento son aplicaciones potenciales obvias de la propagación vegetativa in vitro, existe una amplia gama de otras posibilidades, aunque es demasiado pronto para juzgar qué tan importantes serán estas posibilidades. La propagación in vitro ha probado ser valiosa para la eliminación de los virus provenientes de clones de especies angiospermas y evitar las barreras al cruzamiento, debido a la ausencia de incompatibilidad genómica. Los procedimientos de cultivo de tejido pueden producir, en distintas especies vegetales, variantes genéticas que tienen toda la apariencia de mutaciones, pero en frecuencias mucho más altas que las tasas de mutación normales. Algunas de estas variantes muestran notables factores de resistencia a las enfermedades. Mientras este fenómeno no sea confirmado con varias especies forestales y mientras la utilidad de estas variantes sea mera conjetura, las posibilidades de crear material genético original siguen siendo investigadas.

AREAS DE MULTIPLICACIÓN CLONAL: GENERALIDADES

En términos generales un programa de propagación clonal a nivel operativo presentará características propias determinadas fundamentalmente por la especie con que se trabaja, los volúmenes de producción proyectados, las técnicas utilizadas y la implementación disponible. Aún así, ellos presentan algunos elementos comunes, que para el caso del enraizamiento de estacas se presentan en la figura 1.

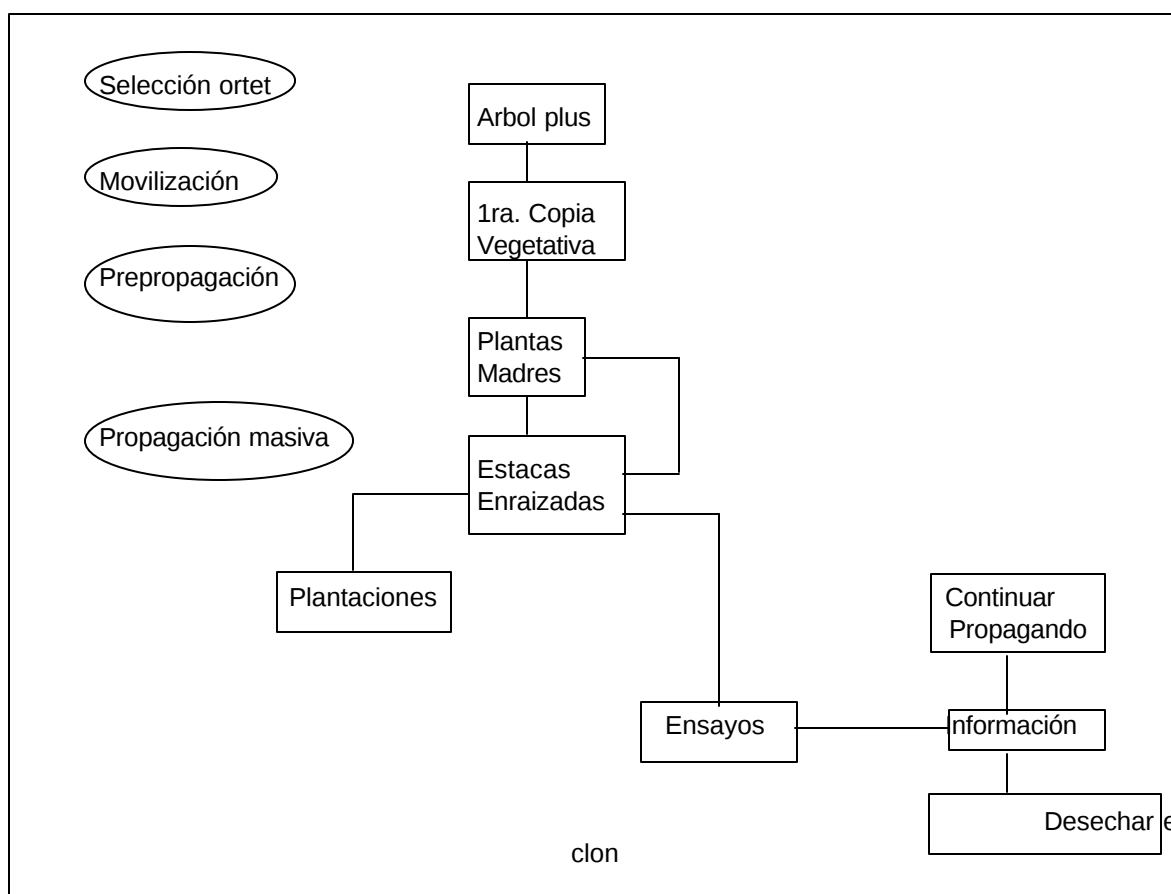


FIGURA 1

ESQUEMA GENERAL DE PROGRAMA DE PROPAGACIÓN CLONAL

Un aspecto fundamental del programa es su relación con los ensayos clonales, los cuales en función del desempeño del clon en terreno determinarán que continúe siendo propagado o que se deseche. En el intertanto, mientras se esperan los resultados de estos ensayos, las plantaciones deben ser efectuadas con mucha cautela y conciencia de los riesgos involucrados.

Obviamente, si se utiliza una propagación clonal masiva, la selección puede ser realizada a partir de pruebas sobre los mismos candidatos. Existen, sin embargo, posibles complicaciones. La maduración y la topófisis podrían crear serias variaciones dentro de los clones. En particular los efectos de una maduración progresiva, podrían volver irrelevante la información clonal, debido a que los clones ya no serían capaces de propagarse vegetativamente en el tiempo en que la información esté disponible, o también debido a que los rankings clonales no serán los mismos en una etapa juvenil.

Selección del ortet

Una vez adoptada la propagación clonal como alternativa de multiplicación se deberá enfrentar como primera actividad la evaluación y selección de los árboles a propagar. Esta selección tendrá diferentes características en función del estado de avance del programa de mejoramiento. Inicialmente podrá tratarse de una selección fenotípica, mientras que en estados más avanzados la selección podrá basarse en evaluaciones genéticas del material y estar respaldada por ensayos clonales de distinta edad.

En esta etapa la selección es muy intensa, en el caso de los eucaliptos, cerca del 2% de los árboles superiores seleccionados cumplirá todas las restricciones para llegar hasta la etapa de propagación masiva

Movilización

Esta etapa equivale a la primera propagación del ortet seleccionado en la fase anterior y tiene por objeto obtener las copias vegetativas iniciales que aseguren la transferencia del clon al área de producción de estacas.

Considerando que el ortet fue seleccionado en una etapa avanzada de desarrollo, en la mayoría de las especies manifestará dificultades para enraizar, lo que motiva la aplicación de procedimientos especiales para efectuar la movilización. Esta situación normalmente no se presenta cuando el material que se pretende clonar es de origen juvenil, como en el caso de la multiplicación de progenies de individuos elite.

En el primer caso la obtención de la primera copia vegetativa pasa por una etapa previa en la que se busca rejuvenecer el material para hacerlo más compatible con la propagación. En estas circunstancias constituyen procedimientos comunes el volteo del árbol para posteriormente utilizar su rebrote como fuente de estacas y la realización de injertos para usar los brotes desarrollados en la púa como material enraizable. Otra opción menos difundida es la utilización de técnicas de micropropagación para generar tanto las primeras copias vegetativas como las plantas madres que posteriormente se propagarán por estaquillado tradicional.

Pre-propagación y propagación masiva

El objetivo de la pre-propagación es manipular las primeras copias vegetativas del ortet seleccionado, con la finalidad de obtener nuevas réplicas vegetativas de mayor juvenilidad, más reactivas y preparadas para la fase siguiente o de propagación masiva.

En esta fase se producen las plantas madres que se utilizarán en la propagación a gran escala del árbol seleccionado. Es también en esta fase donde se elimina del proceso de producción a aquellos clones difíciles de enraizar, o que presentan porcentajes de enraizamiento inferiores a un mínimo previamente determinado.

La pre-propagación presentará distintas características dependiendo, entre otras, de la manera en que se realizó la movilización.

En el caso de eucaliptos, cuando la movilización se ha efectuado mediante el enraizamiento de retoños de tocón, las estacas obtenidas de estas primeras copias generarán excelentes plantas madres para las sucesivas propagaciones que demande la multiplicación masiva del árbol selecto. Por otra parte, cuando el árbol seleccionado se ha movilizó mediante copias injertadas, sus brotes experimentan un fugaz y escaso rejuvenecimiento por lo que no constituyen buen material para confeccionar estacas enraizables, haciéndose necesario iniciar el rejuvenecimiento del clon.

Entre las medidas de rejuvenecimiento utilizadas está el manejo de los injertos con podas severas que estimulen la formación de brotes juveniles. También es frecuente utilizar la injertación sucesiva como alternativa de rejuvenecimiento, si bien el procedimiento demanda bastante tiempo y una manipulación intensiva y costosa del material vegetal. A pesar de esto, se pueden obtener grados progresivos de rejuvenecimiento al repetir esta operación, de modo que después de la 3ra a 5ta iteración se obtiene un nivel de rejuvenecimiento compatible con el requerido para producir estacas enraizables a partir de los brotes de la planta injertada.

Posteriormente, en la etapa de propagación masiva se reproduce a gran escala al árbol seleccionado, de modo de disponer de las copias suficientes para establecer las plantaciones comerciales.

En esta etapa es importante no propagar a las plantas agotadas por excesivas cosechas de material, así como también ir eliminando de inmediato a aquellas que entregan estacas de pobre enraizamiento, con el objeto de evitar la inclusión de líneas con mala capacidad rizogénica en el clon.

Entre las alternativas para efectuar la masificación del material están la propagación **en cascada** y la propagación **en serie**. Generalmente el primer método se utiliza durante el primer año y la propagación en serie en años posteriores.

AREAS DE MULTIPLICACIÓN CLONAL: PROGRAMAS OPERATIVOS

El procedimiento usado para la propagación masiva y pruebas de material clonal de pino radiata en la empresa Australiana Tree Genes International Pty Ltd, se describe a continuación.

La propagación en cascada se usa para obtener tantas plantas como sea posible a partir de una plántula joven de semilla mejorada durante su primer año en vivero. Las estacas obtenidas se destinan a establecer un pequeño archivo clonal de respaldo; Instalar las primeras pruebas en terreno de los clones y familias; y a la producción del jardín clonal de plantas madres.

Posteriormente, a partir del segundo año se comienza la propagación en serie. Para ello las plantas madres se mantienen como setos bajos y se manejan para producir brotes semilignificados, que se usan para la confección de las estacas.

Las estacas de los clones selectos generalmente se demandan en gran cantidad durante varios años, por lo mismo para incrementar el nivel de producción, se deben producir nuevas plantas madres a partir de las existentes. Lo anterior hace que se requieran varios ciclos de propagación de las plantas madres, de aquí se deriva el nombre de propagación en serie.

Un esquema operativo de propagación por enraizamiento de estacas de **Eucalyptus globulus** en España, se representa en la figura 2. En ella se representa el esquema de propagación utilizado por la Empresa Nacional de Celulosa de España (ENCE), para **Eucalyptus globulus**. Este programa se caracteriza por un intenso proceso de selección de los árboles a propagar, el cual se basa fundamentalmente en la capacidad de resistencia a la sequía y la habilidad para ser enraizado. Es así como de cerca de 2.000 árboles preseleccionados, sólo se utilizan 16 para la propagación operacional.

El énfasis del proceso de propagación se centra en el manejo de las plantas madres, por cuanto el proceso de enraizamiento resulta simple para los clones seleccionados. Al respecto los aspectos fundamentales del manejo de las plantas madres dicen relación con su estado nutricional y grado de juvenilidad. Ambos aspectos se relacionan a través del manejo de la fertilización. En este esquema se controla rigurosamente el aporte de nutrientes a las plantas madres, de modo de compensar las pérdidas que experimentan con las cosechas de estacas y a su vez evitar el envejecimiento fisiológico de estas.

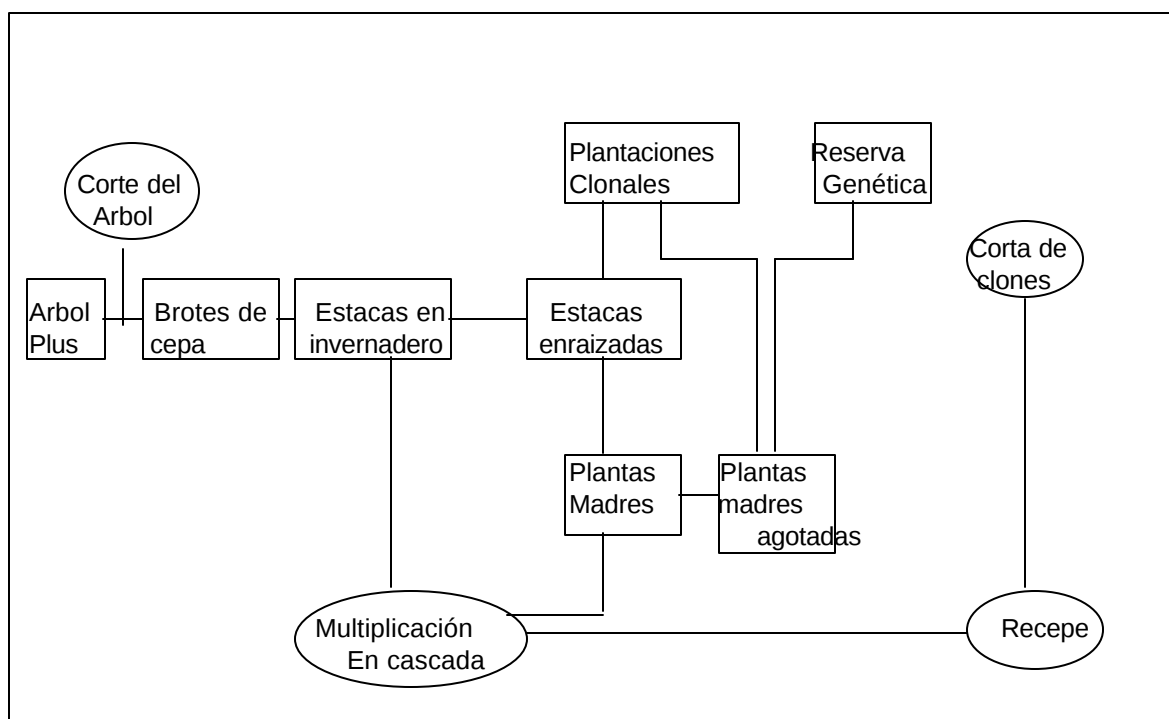


FIGURA 2
ESQUEMA PROGRAMA OPERATIVO DE PROPAGACIÓN CLONAL DE E. GLOBULUS

Una especie de **Eucalyptus** ampliamente propagada por estacas es el **E. grandis**. En términos generales se pueden describir dos esquemas de manejo de las áreas de multiplicación clonal de esta especie. El primero es un esquema extensivo, donde las plantas madres se establecen a partir de estacas enraizadas de rebrotes de tocón de árboles volteados. Ellas se establecen en un parque de propagación a un espaciamiento similar al de una plantación. Después de dos años se cortan a una altura de aproximadamente 15 cm sobre el suelo y el rebrote que se genera en sus tocones se utiliza para la confección de estacas. Con este procedimiento se acostumbra efectuar dos cosechas de estacas en el año, con un periodo de 8 semanas entre ellas. En la última cosecha se extraen todos los brotes dejando prevalecer dos o tres de ellos, los cuales se dejan crecer por dos años para repetir el ciclo.

El segundo esquema es una concepción más moderna que corresponde a un manejo intensivo del área de multiplicación. Su desarrollo obedece a la necesidad de introducir constantemente nuevos clones al proceso y de hacer un aprovechamiento más eficiente del espacio.

En este esquema las plantas madres se obtienen por enraizamiento de estacas de rebrotes de tocón. Ellas se establecen con un menor espaciamiento (normalmente 1 X 0,5 m) y se les deja crecer por seis a ocho semanas, para luego ser podadas a una altura de 20 cm sobre el suelo y manejarlas posteriormente como un seto. En este enfoque las aplicaciones de fertilizantes, el riego y el control de malezas son esenciales, aunque varían entre compañías y localidades.

REFERENCIAS

Cañas, I. 1990. Selección individual y multiplicación clonal del *Eucalyptus globulus*. Jornadas Técnicas Forestales "Materiales Forestales de Reproducción en España". Huelva, España. 8 y 9 de febrero, 1990

Cauvin, B. 1982. Réjuvénilisation-Multiplication de ortets séniles *Eucalyptus*. Annales AFOCEL. pp 74-105

CELBI. 1982. Propagacao vegetativa do *Eucalyptus globulus*. Enraizamiento de estacas. Celulosa Beira Industrial. Dpto. Florestal. Figueira da Faz, Portugal. 7 p.

Chaperon, H. 1979. Maturation et bouturage des arbres forestiers. AFOCEL. Etudes et Recherches 12(6): 19-31.

Chaperon, H. 1983. Clonal propagation of eucalypt by cutting in France. En: Proceeding of a workshop on eucalypts in California. Sacramento, California. June, 14-16, 1983. Pp 108-114.

Frampton, L. y Foster, G. 1993. Field testing vegetative propagules. In: Clonal Forestry I: Genetic and Biotechnology. Ahuja, M y Libby, W Eds. Ed. Springer-Verlag, Berlin. Germany. 277 p.

Franclet, A. 1979. Rejeunissement des arbres adultes en vue de leur propagation vegetative. AFOCEL. Etudes et Recherches 12(6):1-8.

Franclet, A. 1983. Rejuvenation: Theory and practical experiences in clonal silviculture. En: Proceeding of the 19th Meeting of the Canadian Tree Improvement Association. Part 2: Symposium on Clonal Forestry. Its impact on the improvement and our future forest. Toronto, Ontario. August, 22-26, 1983. pp 96-134.

García, L. 1984. The new eucalypt forest. Lecture given by the 1984 Marcus Wallemberg Prize Winners at the Symposium in Falun Sweden on september 14, 1984. 13 p.

Gutiérrez, B., Ipinza, R. y Chung, P. 1994. Propagación vegetativa y silvicultura clonal en eucaliptos. *Ciencia e Investigación Forestal* 8(1):139-175.

Gutiérrez, B. 1995. Consideraciones sobre la fisiología y el estado de madurez en el enraizamiento de estacas de especies forestales. *Ciencia e Investigación Forestal* 9(2):261-277.

Hartney, V. 1980. Vegetative propagation of eucalypts. *Aust. For. Res.* 10(3):191-211.

Heth, D.; fanger-Vexler, L. y Reuveni, O. 1986. Mass production of cutting of *Eucalyptus camaldulensis*. *Commonwealth Forestry Review* 65(3):215-225.

Ipinza, R. y Gutiérrez, B. 1992. Resultados preliminares de un ensayo de enraizamiento de estaquillas de *Eucalyptus globulus* tratadas con altas dosis de ácido indolbutírico. *Ciencia e Investigación Forestal* 6(1):61-79.

Lindgren, D. 1977. Possible advantages and risks connected with vegetative propagation for reforestation. En: *Symposium, Vegetative Propagation of Forest Tree. Physiology and Practices.* Uppsala, Sweden. February, 16 – 17, 1997. pp 9-16.

Rauter, R. 1983. Current status of macropropagation. *Proceeding of the 19th. Meeting of the Canadian Tree Improvement Asociation. Part 2: Symposium on Clonal Forestry. Its Impact on the Improvement and our Future Forest.* Toronto, Ontario. August, 22-26, 1983. pp 58-74.

Shimizu, J. 1988. La propagación vegetativa en el mejoramiento de las plantaciones industriales. *Ciencia e Investigación Forestal* 2(2):27-33.

Wignall, T.; Brown, S. y Purse, J. 1992. The intensive cultivation of *Eucalyptus grandis* clonal stockplant. En: *Proceedings of IUFRO Symposium. Mass Production Technology for Genetically Improved Fast Growing Forest Tree Species.* Bordeaux, France. 14- 18, September, 1992., pp 295-302.

Zobel, B. 1992. Vegetative propagation in production forestry. En: *Journal of Forestry.* Abril 1992., pp 29-33.

Zobel, B.; Ikemori, I. y Campinhos, E. 1983. Vegetative propagation in *Eucalyptus*. *Proceeding of the 19th. Meeting of the Canadian Tree Improvement Asociation. Part 2: Symposium on Clonal Forestry. Its Impact on the Improvement and our Future Forest.* Toronto, Ontario. August, 22-26, 1983, pp 136-144.

MACRO Y MICROPROPAGACION EN ESPECIES FORESTALES

Ana María Sabja Giacaman¹

INTRODUCCIÓN

El beneficio potencial del uso de plantaciones clonales en programas de reforestación ha sido largamente reconocido. Se ha determinado que al menos un 10% de ganancia genética puede esperarse en plantaciones clonales seleccionadas que respecto a plantaciones con semillas de familias seleccionadas. La ganancia genética en un programa de mejora es mayor cuando se aplican la reproducción sexual y asexual. La producción sexual permite introducir nuevos genes, se logra ganancia genética de características controladas por genes aditivos. La propagación asexual o vegetativa por otra parte, permite la multiplicación de familias, individuos de una familia que exhiben una ganancia significativa debido a los efectos de genes no aditivos (Thorpe et. al., 1991).

La propagación vegetativa, aplicada a través de la macropropagación y micropropagación, es considerada una componente esencial en muchos programas de mejora genética de empresas forestales en diversos países y ha sido utilizada con el propósito de optimizar la captura y el envío de las ganancias genéticas (aditivas y no aditivas) desde los programas de mejoramiento genético a las plantaciones y por sobretodo, agregar valor a la madera. (Menzies, 1992; MacRae y Cotteril, 1997). Esta técnica, se emplea extensivamente para generar propágulos de semillas o secciones de tejidos vegetales y de este modo, hacer un mejor uso de las semillas valiosas obtenidas en los programas de mejora genética, las que generalmente se producen en cantidad reducida. Los métodos de propagación vegetativa más utilizados para la producción de plantas de especies forestales para macropropagación son las estacas enraizadas, fascículos o braquiblastos (pino) y en micropropagación corresponde a la organogénesis y embriogénesis somática.

En este documento se describe la macropropagación y micropropagación aplicada a especies forestales, las ventajas y desventajas de estos sistemas y los beneficios de la aplicación integrada de estas técnicas en un programa de mejoramiento genético para lograr la máxima ganancia genética.

PROPAGACIÓN VEGETATIVA

Macropropagación

La macropropagación ha sido utilizada en la producción masiva de plantas en diversas empresas forestales. En la propagación comercial se emplean las estacas de tallo, fascículos o braquiblastos (pino) y ha sido aplicado con gran éxito en diversos países como Nueva Zelandia, Portugal, España, Brasil, Chile, Australia, Sudáfrica.

Existen una serie de factores endógenos y exógenos que influyen en el enraizamiento de estacas. Los factores endógenos incluyen la especie, estado de maduración y estado nutricional de la planta madre, posición del propágulo en la planta donadora, tipo de propágulo, condiciones fisiológicas durante la época de recolección, sin embargo el más importante es el grado de madurez de la planta madre, razón por la cual la mayoría de los sistemas de propagación se realiza con material juvenil o

¹ Ingeniero Forestal, M Sc. Horticulture. CEFOR S.A . Universidad Austral de Chile. Pedro Aguirre Cerda # 2.150, Valdivia, Chile.
e-mail: asabja@valdivia.uca.uach.cl

utilizando setos que se manejan de modo de mantener al máximo la juvenilidad (Menzies, 1992). El porcentaje de enraizamiento declina con el incremento de la edad fisiológica, grado de madurez y envejecimiento de las plantas madres lo que hace que la propagación asexual sea impracticable en algunos casos. En **E. nitens** y **P. radiata** se ha observado que la habilidad de enraizar es mayor en material juvenil que en adulto (Maile y Nieuwenhuis, 1996; Menzies, 1992). En especies recalcitrantes, la incidencia de cambios fisiológicos afecta el porcentaje de enraizamiento, tiempo maduración, número de raíces y supervivencia.

En algunas especies forestales como **Salix** y **Populus**, se presentan primordios de raíz (raíces preformadas o latentes), donde el éxito dependerá principalmente de lo favorable de las condiciones ambientales de propagación (Hartmann et al., 1990)

Sin embargo, en coníferas y otras especies, las raíces se inician en dos estados distintos: iniciación de raíces y elongación y crecimiento de raíces. Las condiciones que favorecen cada proceso pueden ser bastante distintas; con la iniciación de raíces particularmente influenciada por la genética y por el estado fisiológico de la planta (MacRae y Cotterill, 1997) y la elongación de raíces afectada por factores ambientales. En **E. globulus**, se ha determinado que la habilidad para enraizar está determinada por control genético y varía entre clones y familias (MacRae y Cotterill, 1997). El estado nutricional de la planta puede afectar tanto la iniciación como la elongación de raíces, mientras que la nutrición después de establecido, afecta solamente al crecimiento de las raíces.

Entre los factores exógenos se incluye manejo de la planta madre, aplicación de nutrientes, estado fitosanitario, tipo de sustrato, temperatura ambiental y del suelo, humedad, fotoperíodo, intensidad luminosa, calidad de nutrientes aplicados, sustancias reguladoras de plantas y tratamientos químicos (MacRae y Reiss, 1997; Menzies, 1992).

El enraizamiento se puede realizar en una serie de ambientes. El más simple es colocar las estacas en platabandas, para regenerar plantas a raíz desnuda de 1 año de edad, tal como se aplica en **P. radiata**. Sin embargo, es más común el establecer estacas en contenedores que se pueden dejar fuera o mantener en invernaderos con control de humedad y temperatura (Menzies, 1992).

Empresas como Stora Celbi en Portugal, desarrollaron sus plantaciones operativas de **E. globulus** a partir de estacas, sobre la base de 20 a 30 clones seleccionados de entre 5.000 a 7.000 árboles plus iniciales. Constantemente han ido incorporando nuevos clones, ya sea de nuevas selecciones de campo, o a través de los programas de cruzamientos controlados que provienen de sus programas de mejoramiento genético. La propagación comercial de **E. globulus**, generalmente se inicia con plantas madres mantenidas en platabanda en el exterior o en invernadero, es una operación estacional donde la mayor actividad de propagación se concentra en primavera y verano (MacRae y Cotterill, 1997). Sin embargo, MacRae y Cotterill (1997) han reportado que en evaluaciones realizadas en plantaciones establecidas desde estacas, el crecimiento es menor respecto a plantaciones a partir de semillas, debido a una estructura de raíces deficiente o una temprana aparición de madurez foliar, lo que ha motivado detener la producción comercial de estacas de **E. globulus** hasta lograr mejores avances en la investigación. En Brasil, Champion Papel e Celulose Ltda, tiene un programa clonal donde combina la macro y micropropagación con híbridos de "urograndis" (**E. grandis** x **E. urophylla**).

En **P. radiata**, estacas obtenidas desde plantas de un año de edad forman raíces si se colocan en platabandas. Para inducir la producción de estacas de tallo, las plantas madres se podan cuando tienen 4 meses de edad. Con este sistema se logra una tasa de multiplicación relativamente baja 3 a 5 veces por planta, en el primer ciclo, para producir 20 o más estacas el segundo año. En general la plantas madres se manejan con podas y fertilización para mantenerlas en producción durante 4 a 5 años (Menzies y Aimers-Halliday, 1997).

Entre los sistemas de multiplicación que se está utilizando recientemente en Nueva Zelandia, está la propagación por medio de fascículos de **P. radiata**, que consiste en inducir brotes de fascículos o braquiblastos al remover las yemas apicales de la planta madre. Los fascículos son inducidos después de una poda apical en otoño. Los que se colocan durante el invierno en contenedores en invernadero y luego se trasladan a platabanda o contenedores más grandes. El costo de producción del fascículo sería mayor que a través de estacas porque incluye la fase de invernadero. Más de 80 estacas de fascículos pueden producirse desde 1 planta de 8 meses de edad y la eficiencia de enraizamiento es de un 90% o más en invernadero (Menzies y Aimers-Halliday, 1997). El comportamiento y uniformidad de las plantas obtenidas por esta técnica se está evaluando en terreno y comparando con plantas de semillas y de estacas. Actualmente el FRI en un join-venture con Forestry Corporation of New Zeland están produciendo a escala piloto 1 millón de estacas de fascículo al año (Smith, 1997).

Ventajas de la macropropagación

Las ventajas específicas de esta técnica comparada con la propagación por semillas son:

- Preservar genotipos a través del uso de banco clonales.
- Facilitar la multiplicación de los genotipos seleccionados a ser utilizados en huertos semilleros.
- La clonación captura todo el genotipo de una planta donadora seleccionada (genes más la combinación en los cromosomas) con toda la transferencia de los efectos genéticos aditivos y no aditivos.
- La ganancia genética por unidad de tiempo, implica obtener en forma más rápida las ganancias genéticas.
- Obtener una mayor uniformidad de tamaño, calidad y propiedades de la madera de una plantación que la que se obtendría a través de la propagación por semilla

Desventajas de la macropropagación

- No todos los genotipos seleccionados se pueden propagar, algunos son difíciles de macropropagar por la dificultad que presentan para enraizar. Esta situación se presentan en **E. globulus**, en la empresa Stora Celbi, donde desde 500 clones solamente 7 clones mostraron una habilidad para enraizar compatible con la producción comercial de estacas (sobre 70% de éxito de enraizamiento).
- En especies de **Eucalyptus**, algunos clones enraizados de **E. globulus** presentan deformaciones en su sistema de raíces (MacRae y Cotterill, 1997). Aunque al rejuvenecer el material se logra un mejoramiento en su habilidad para enraizar, en muchos casos, el rejuvenecimiento por medio de técnicas hortícolas resulta insuficiente para una propagación comercial.

MICROPROPAGACIÓN

La micropropagación es una técnica de propagación vegetativa **in vitro**. Esta técnica ha sido aplicada con éxito en alrededor de 1.000 especies. En especies forestales, Thorpe et al., (1991), detallan un listado de alrededor 70 angiospermas y 30 gimnosperma propagadas exitosamente por medio de cultivo de tejidos.

Los beneficios potenciales de la aplicación de estas técnicas de micropropagación a un programa de mejoramiento genético se refieren a la alta tasa de multiplicación que es posible obtener en un corto período, ofreciendo por lo tanto ventajas comparativas respecto al incremento de las

ganancias genéticas obtenido por macropropagación (Carson et al., 1992; Haines, 1992; Nikles, 1992) y la reducción del período para iniciar ensayos de progenies de cruzamientos controlados, donde la producción de semillas es escasa y el éxito de su aplicación depende de disponibilidad inmediata de plantas (Cheliak, 1991).

No todas las plantas leñosas pueden ser inducidas a diferenciarse **in vitro**, algunas son recalcitrantes. Existe además un control genotípico de la organogénesis y también la maduración restringe la diferenciación **in vitro**. Esto último, ha determinado que diferentes tipos de explantes juveniles, incluyendo cotiledones, embriones, brotes apicales y secciones nodales se empleen extensivamente en la propagación clonal de especies forestales nivel comercial, para amplificar eficientemente el material vegetal mejorado (Smith, 1984, Nairn, 1993).

Las técnicas de micropropagación que usualmente han sido aplicadas en diversas especies forestales, como alternativas comerciales a la propagación por estacas de familias o clones superiores, son la organogénesis (brotes axilares, brotes adventicios) y embriogénesis somática, (Ahuja, 1997, Haines, 1992; Thorpe et al., 1991). Estas técnicas se han utilizado también en la manipulación de estados de maduración, conservación de germoplasma e ingeniería genética de plantas (Libby y Ahuja, 1993).

Organogénesis

La organogénesis implica la diferenciación monopolar de un órgano (brotes o raíces) para dar origen a una planta bajo condiciones estériles de laboratorio. Usualmente esta diferenciación monopolar ocurre al colocar un explante (brote o raíz) en un medio nutritivo enriquecido con sustancias hormonales (citoquininas/ auxinas). Los envases con los cultivos son mantenidos durante todo el proceso de multiplicación en ambientes controlados con iluminación artificial, fotoperíodo, y temperatura. Cuando los brotes alcanzan un tamaño adecuado se colocan en un medio con auxinas para estimular el enraizamiento. El proceso de la organogénesis está influenciado por el genotipo, estado fisiológico del explante, edad y condiciones in vitro (luz, temperatura y constitución del medio nutritivo, principalmente las concentraciones hormonales (Ahuja, 1983). Dentro de la organogénesis, los sistemas más empleados en especies forestales corresponden a la producción de brotes axilares (estimulación de yemas preexistentes) y brotes adventicios.

En **P. radiata** la organogénesis es exitosa en un 60% de los genotipos, por lo tanto un gran número de genotipos deben iniciarse para asegurar una cantidad suficiente de clones por familia (Nairn, 1993). Inicialmente durante los primeros ensayos en plantaciones con plantas micropropagadas, se detectó problemas de aceleración de la maduración con una reducción en el tamaño inicial y crecimiento diametral, sin embargo ensayos recientes no han mostrado diferencias respecto a plantaciones a partir de semillas (Menzies y Aimers-Halliday, 1997).

Producción de brotes axilares

El método de propagación de plantas a través la multiplicación de brotes axilares, ha sido ampliamente utilizado en la producción comercial de numerosas especies forestales, a partir de explantes juveniles (Ahuja, 1997; Haines, 1992; Nairn, 1993). Se incluyen en esta categoría las especies de **Eucalyptus**, y **Pinus radiata**, aunque algunos de los brotes múltiples tienen origen adventicios. (Le Roux y Van Staden, 1991; Lakshmi Sita, 1979). El método ha sido aplicado en material adulto pero con menor éxito, lográndose en algunos casos un cierto grado de rejuvenecimiento en especies como **Sequoia**, **Quercus**, **Eucalyptus** (Ahuja, 1997, Arnaud et al., 1993). Comparado con otros métodos de micropropagación, la tasa de multiplicación es baja 5 a 10 propágulos por subcultivo en las operaciones comerciales. (MacRae y Cotterill, 1997). La respuesta favorable en Pino está limitada a árboles juveniles y la tasa de multiplicación es menor (Thorpe et al, 1991).

Empresas como Fletcher Challenge Co., Nueva Zelanda, están produciendo anualmente a escala comercial con este método, entre 2 y 3 millones de plantas micropropagadas de pino radiata (Nairn, 1993; Gleed et al. 1995). La empresa Stora Celbi, Portugal, desde 1996 a la fecha está utilizando en forma rutinaria este proceso en **E. globulus**. La micropropagación se logra por la proliferación de brotes axilares o adventicios en explantes nodales desde plantas juveniles, rebrotes o injertos. La empresa Vivero de Herdade de Espirra, Portugal, ha integrado un laboratorio de micropropagación de **E. globulus** para rejuvenecer el material vegetal y obtener plantas madres de mayor vigor, rebrotación y capacidad de rebrotación, además de conservar de germoplasma (Guimaraes et al. 1997). El éxito de los resultados de multiplicación y enraizamiento con esta técnica está gobernada intrínsecamente por el potencial del clon y el grado de juvenilidad del explante inicial.

Brotes adventicios

Este sistema implica la inducción directa de brotes a partir de callo o nódulos meristemático. En especies como **Populus**, (Ahuja, 1987) **P. radiata** (Aitken-Christie et al., 1988; Horgan, 1987), **Pseudotsuga menziesii** (Aboel-Nil, 1987; Mohamed y Patel, 1989), se ha empleado como sistema de producción de plantas, e implica la formación y regeneración de plantas a partir de agregados esfeirales que muestran diferenciación y vascularización de tejidos (Aitken-Christie et al., 1988). En aquellas especies con buenas respuestas de multiplicación la producción de brotes es mayor que utilizando la vía de inducción de brotes axilares. En pino radiata por ejemplo, se ha estimado que a partir de un embrión, los mejores clones pueden producir 260.000 plantas listas para plantación en 2.5 años (Aitken-Christie et al., 1988).

Las plantas micropropagadas de angiospermas derivadas de brotes axilares y adventicios, se comportan satisfactoriamente en plantaciones; en coníferas, estudios detallados en Pino oregón han sugerido que plantas micropropagadas muestran una fase de vacío con respecto a la altura y crecimiento diametral y muestran características de madurez morfológicas (Haines, 1994).

Embriogénesis somática

Este proceso es análogo a la embriogénesis zigótica, donde una sola célula o grupo vegetativo de células es inducido a diferenciarse para formar embriones somáticos. En contraste con la organogénesis donde los brotes y raíces se desarrollan en distintos medios de cultivo, la embriogénesis somática envuelve el desarrollo de embriones teniendo un desarrollo simultáneo de raíces y tallo (diferenciación bipolar), como en los embriones zigóticos. En coníferas la embriogénesis somática ha sido originada principalmente desde embriones zigóticos y en angiosperma se han obtenido también a partir de otros órganos (Ahuja, 1993).

Las líneas embriogénicas son establecidas desde el cultivo de embriones zigóticos inmaduros y maduros y desde explantes de plantas juveniles (Lelu et al., 1990). Una vez formados los embriones somáticos, estos deben pasar por el proceso de maduración, germinación y formación de plantas (Fowke y Attree, 1996). Para aumentar la eficiencia de este sistema, los embriones somáticos pueden ser encapsulados para producir semillas sintéticas o artificial que se pueden guardar o almacenar como semillas (Ahuja, 1997; Attree y Fowke, 1993). La eficiencia del proceso varía dependiendo del genotipo, así, entre un 5% a un 30% de explantes de megagametofitos forman plantas viables (Smith, 1997).

Desde los primeros embriones somáticos logrados en coníferas en 1985, esta tecnología ha sido aplicada en una amplia variedad de especies leñosas, 20 familias de angiosperma y alrededor de una docena de gimnosperma (Arnaud et al., 1993; Cyr et al. 1994; Fowke y Attree, 1996; Lelu et al., 1990; McKellar et al., 1996; Nagmani et al., 1987; Thorpe et al., 1991). Entre estas especies se incluyen, **Picea glauca**, **Picea abies**, **Pseudotsuga menziesii**, **Larix sp**, **Pinus radiata**,

Sequoia, Pinus patula y algunos **Eucalyptus**. Para muchas especies de coníferas, las respuestas favorables han sido obtenidas desde explantes embriogénicos o a partir de plantas muy juveniles (Attreé y Fowke, 1993; Thorpe et al., 1991). El potencial que posee esta técnica está dada por la alta tasa multiplicación, los embriones somáticos pueden crecer en medio líquido y se ha estimado que un litro de cultivo embriogénico contiene aproximadamente 100.000 embriones somáticos (Ahuja, 1993, Haines, 1992). La tasa de conversión de plantas sin embargo permanece baja, con la mayor tasa de eficiencia 4% en Picea. En pino radiata, esta tasa es de 37% a 95% (Walter et al., 1994). La proporción de genotipos que responden a un sistema de embriogénesis somática es importante, en el caso de picea el 75% de los embriones responde a la formación de tejido embrionario (Haines, 1994) y de un 3% en Pino oregón 3% (Aboel-Nil, 1987). Se ha observado en algunas especies, que las plantas derivadas de embriones somáticos muestran avanzados signos de edad fisiológica. En pino radiata una buena manipulación en invernadero y vivero ha mejorado la calidad de la planta producida por embriogénesis (Menzies, 1991).

El desarrollo comercial de este sistema se ha reportado en pino radiata en la empresa Carter Holt Harvey en Nueva Zelanda (Aitken-Cristie et al., 1994; Smith, 1997). Es posible mantener estas líneas embriogénicas almacenadas en estado juvenil por períodos prolongados, utilizando la criopreservación, mientras se realizan los ensayos clonales (Cyr et al., 1994, Smith, 1997).

Ventajas de la micropropagación

Las ventajas de la micropropagación son similares a las mencionadas para la macropropagación, bajar el costo de producción de semillas, captura temprana de las ganancias genéticas desde familias de cruzamientos controlados, envío a plantación de plantas ya evaluadas clonalmente y obtenidas de tejido criopreservado además de la posibilidad de transformar clones genéticamente mejorados y probar en forma más rápida y eficiente estos clones en terreno.

Al micropropagar material vegetal adulto, permite rejuvenecer en un cierto grado el material vegetal que se está cultivando (Arnaud et al., 1993; MacRae y Cotterill, 1997; Yang et al., 1995).

En algunas especies como **Eucalyptus** se ha determinado que el sistema de raíces iniciado en la micropropagación se presenta más fibroso y por lo tanto, más parecido a una planta de semilla.

La micropropagación permite lograr un rejuvenecimiento del material vegetal lo que resulta en un mejoramiento de la capacidad de enraizar, pero en algunos casos es insuficiente para la iniciar la propagación comercial del genotipo.

La micropropagación permite obtener una gran cantidad de individuos genéticamente iguales en corto y mediano plazo. Es una herramienta operativa en programas de mejoramiento genético y permite acelerar determinadas fases como los ensayos clonales de progenies.

La alta tasa de multiplicación ofrece un potencial de lograr la cantidad de plantas deseadas rapidamente. En el caso de las coníferas se logra a través de embriogénesis somáticas un alto porcentaje de multiplicación, del mismo modo el sistema de nódulos meristemáticos resulta potencialmente significativo.

Desventajas de la micropropagación

Una de las desventajas es que esta técnica no es aplicable a una considerable proporción de genotipos y es de costos más elevados que la macropropagación.

La capacidad de enraizar es un factor crítico al igual que con macropropagación. Se ha observado en **E. globulus** que la variación clonal en el enraizamiento es independiente de la fuente de origen del material (semillas o rebrote).

La aclimatación es un factor limitante y puede haber hasta un 50% de pérdida. Las plantas micropropagadas deben readaptarse a condiciones ambientales de menor humedad.

Costos de producción

En la selección de un método de propagación para un programa clonal, se deben considerar como parámetros los costos de producción, fidelidad genética, rendimiento y comportamiento de las plantas regeneradas.

El éxito de la aplicación de estos métodos en la propagación clonal depende de la posibilidad de producir una alta multiplicación de plantas idénticas al genotipo original y del costo efectivo del sistema de propagación, es decir que funcione para la mayoría de los genotipos, que entregue una cantidad uniforme de plantas por clon, con un envejecimiento fisiológico mínimo, después de los ensayos clonales.

Ninguno de los métodos de propagación es el ideal de acuerdo a los criterios mencionados anteriormente, pero una opción mixta de propagación se visualiza como el mejor sistema. La macropropagación y la micropropagación, en conjunto, permiten obtener plantas para establecer ensayos probando las aptitudes del material seleccionado y también obtener plantas para llevar a las plantaciones operacionales, el material genético seleccionado con mayor ganancia (Libby y Ahuja, 1983; Menzies y Aimers-Halliday, 1997).

Una alternativa de multiplicación sería producir embriones somáticos para lograr inicialmente un alto número de individuos por clon, los que posteriormente se utilizarían como plantas madres para la obtención de estacas, estas últimas con una tasa de multiplicación más baja pero a un menor costo.

Del mismo modo, el alto costo de las plantas micropropagadas por medio de organogénesis, puede reducirse agregando un ciclo a la producción y utilizar estas plantas para la producción de fascículos o estacas. Este sistema puede resultar interesante en el futuro en plantas transformadas genéticamente.

En el Cuadro 1 se presentan los costos estimados de producción de plantas de **P. radiata** utilizando los distintos métodos de propagación, semillas, estacas, fascículos, brotes axilares o adventicios y embriogénesis somática (Smith, 1997). La potencialidad de aplicación de los métodos de micropropagación (organogénesis) y embriogénesis somáticas en la mantención de juvenilidad transformación genética, a pesar de los altos costos, permite pensar que a futuro estas técnicas tendrán una mayor participación en las plantaciones forestales.

CUADRO 1
COMPARACIÓN DE LOS SISTEMAS DE PROPAGACIÓN DE PLANTAS UTILIZADOS PARA
PINUS RADIATA

	Semillas	Estacas de tallo	Fascículos	Organogénesis	Embriogénesis
Tasa multiplicación	x 1	x 5	x 80 +	x miles	Potencial no probado
Genotipos dentro de familias en que técnica funciona	95% +	95% +	95% +	90% +	2-30%
Mantenimiento juvenilidad	No	No	No probado	Almacenamiento en frío	Criopreservación
Transformación	No	No	No	No probado	Si
% plantación N.Z. 1995	90%	8%	<0.1%	2%	<0.1%
Costo producción /1.000	\$100 a	\$150-200 b	\$200-300 c	\$500-650 c	\$600-1.000 c

a: basado en el costo de semillas de huerto.

b: desde operaciones comerciales

c: estimado de datos no publicados

Fuente: Smith (1997)

CONCLUSIONES

Las técnicas de macro y la micropropagación constituyen, las opciones que más rápidamente permiten llevar el mejor material genético a las plantaciones forestales. La utilización de estas técnicas en un programa de mejoramiento forestal se fundamenta solamente si está integrada a programas convencionales de mejoramiento.

Las técnicas de micropropagación a través de brotes axilares, brotes adventicios y embriogénesis somática están teniendo un fuerte impacto en el mejoramiento genético y plantaciones forestales. Estas técnicas están siendo utilizadas en varias empresas forestales de diversos países por la alta tasa de multiplicación que se obtiene y la posibilidad de almacenar los genotipos seleccionados en estado juvenil, mientras se efectúan los ensayos clonales en terreno.

REFERENCIAS

Aboel-Nil M. 1987. Tissue culture of Douglas Fir and western North American Conifers. En: Bonga J.M y D.J. Durzan(eds.) Cell and Tissue Culture in Forestry. General Principle v3. Martinus Nijhoff Publishers. pp. 80-100

Ahuja M. 1983. In vitro micropropagation of Poplar and Aspen. En: Bonga J.M y D.J. Durzan(eds.) Cell and Tissue Culture in Forestry. General Principle v3. Martinus Nijhoff Publishers. pp. 207-223

Ahuja M. 1983. Micropropagation à la carte En: Micropropagation of woody plants, Forestry Science. v.41. Ahuja M.R. (ed). Kluwer Academic Publishers. pp. 3-9

Ahuja M. 1997. Biotechnology in Forestry: Expectations and challenges. En: Perspective of Forest Genetics and Tree Breeding in a Changing World. Csaba Mátyás (ed.). IUFRO Woeld Series vol.6, Vienna, Austria, 1997. pp. 45-55

Arnaud Y., Franclet A., Travan H. y M. Jacques. 1993. Micropropagation and rejuvenation of **Sequoia sempervirens** (Lamb) Endl: a review. Ann Sci. For. pp. 273-295

Aitken-Cristie J., Maddocks D., Sigley M., Hodder V., Burger F. y P. Carter. 1994. Embryogenesis of Radiata Pine. International Wood Biotechnology Symposium. August 31–September 1, 1994, Hokutopia (Convention Hall) Tokyo Japan. pp: 91 - 98

Attree S. y L. Fowke. 1993. Embryogeny of gymnosperm: advances in synthetic seed technology of conifers. Plant Cell, tissue and Organ. June 35 pp:1-35

Borman C. 1987. **Picea abies**. En: Bonga J.M y D.J. Durzan(eds.) Cell and Tissue Culture in Forestry. General Principle v3. Martinus Nijhoff Publishers.

Browne R., Davidson C., Steeves T. y Dunstan D.I. 1997. Effects of ortet on adventitious rooting of jack pine (**Pinus banksiana**) long-shoot cuttings. Can. J. For. Res. 27:91-96

Carson M., Vincent T. y A. Firth. 1992. Control pollinated and meadow seed orchards of Radiata Pine. Mass Produccion technology for genetically improved fast growing forest tree species. Synthesis IUFRO Symposium, Bordeaux. France. pp. 100-109

Cheliak W. 1991. Impact of biotechnology on forest genetic and physiology. International Symposium on Applications of Biotechnology to Tree Cell Culture, protection and Utilization. General Technical Report EN-152. US Forest service. pp. 3-4

Cyr D., Lazaroff W., Grimes S., Quan G., Bethune T., Dunstan D. y D. Roberts. 1994. Cryopreservation of interior spruce (**Picea glauca engelmanni** complex) embryogenic cultures. Plant Cell Report 13: 574-577.

Fowke L. y S. Attree. 1996. Conifer somatic embriogénesis: studies of embryos development and the cell biology of conifer cells and protoplast. Plant Tissue Culture and Biothechnology. September, 1996. v.2 nº3. pp. 124 – 130.

Gleed J., Darling D., Muschamp B. y B.J. Nairn. 1995. Commercial production of tissue cultures **Pinus radiata**. Tappi Journal September, 1995. v.78. Nº9. pp. 147-150

Guimaraes M., Correia C. y F. Coucelo. 1997. Integration of a **Eucalyptus globulus** micropropagation laboratory in a nursery of a company from the portuguesse pulp sector. IUFRO Conference on Silviculture and Improvement of **Eucalyptus** v2: Biotechnology applied to genetic improvement of tree species Salvador, Brazil, August 24 tp 29, 1997. pp. 79

Haines R. 1992. Mass propagation by cuttings biotechnologies and the capture of genetic gain. Mass Produccion technology for genetically improved fast growing forest tree species. Synthesis IUFRO Symposium, Bordeaux. France. pp. 128-144

Haines R. 1994. Biotechnology in Forest tree improvement with special reference to developing countries. FAO Forestry Paper Nº118. Roma. 229 p.

Hartmann H., Kester D., y F. Davies. 1990. Plant Propagation: Principles and Practices. Regents-Prentice Hall. 5 edición. 647 p.

Horgan K. 1987. **Pinus Radiata**. En: Bonga J.M y D.J. Durzan (eds.) Cell and Tissue Culture in Forestry. General Principle v3. Martinus Nijhoff Publishers. pp. 128-145

Iannelli, C.; Cardoso, N. y M. Ortiz. 1997. Sistema radicular de mudas de eucalypto produzidas por macroestacas e microestacas. IUFRO Conference on Silviculture and Improvement of **Eucalyptus** v2: Biotechnology applied to genetic improvement of tree species Salvador, Brazil, August 24 tp 29, 1997. pp. 178-182

Lakshmi Sita G. 1979. Morphogenesis and plant regeneration from cotyledonary cultures of **Eucalyptus**. Plants Science Letters. 14 pp. 63-68

Le Roux J. y J. Van Staden. 1991. Micropropagation and tissue culture of **Eucalyptus**- a review. Tree Physiology 9. pp. 435-477

Lelu MA., Boulay M. y C. Bornman. 1990. Somatic embryogenesis in cotyledons of **Picea abies** is enhanced by an adventitious bud-inducing treatment. New Forest 4(2) pp. 125-135

Libby W. y M. Ahuja. 1993. Micropropagation and clonal options in forestry. En: Micropropagation of woody plants, Forestry Science. v41. Ahuja M.R. (ed). Kluwer Academic Publishers. pp. 425 - 440.

MacRae S. y Cotterill P. 1997. Macropropagation and micropropagation of **E. globulus**: Means of Capturing genetic gain. Proceedings of the IUFRO Conference on Silviculture and Improvement of **Eucalyptus** v2: Biotechnology applied to genetic improvement of tree species Salvador, Brazil, August 24 tp 29, 1997. pp. 102-110

MacRae S. y Reis J. 1997. Seasonality effect on the propagation of **Eucalyptus globulus** by stem cuttings. IUFRO Conference on Silviculture and Improvement of **Eucalyptus** v2: Biotechnology applied to genetic improvement of tree species. Salvador, Brazil, August 24-29, 1997. pp. 172-177

McKallar D., Herman B. y M. Watt. 1994. Towards a protocol for the micropropagation of **Pinus patula**. South African Forestry Journal N° 171 December 1994. pp. 33-41

Maile N. y M. Nieuwenhuis. 1996. Vegetative propagation of **Eucalyptus nitens** using stem cuttings. South African Forestry Journal N° 175 March 1996. pp. 29-34

Menzies, M. 1992. Increasing value through technology: Improving the productivity of radiata pine plantations. IAC Conference, Auckland, New Zealand, 2-3 December 1992. pp. 15

Menzies, M. 1992. Management of stock plants for the production of cutting material. Mass Produccion technology for genetically improved fast growing forest tree species. Actes Proceeding of IUFRO Symposium, Bordeaux. France. pp. 257-270

Menzies M. y Aimers-Halliday. 1997. Propagation options for clonal forestry with **Pinus radiata**. Deployment Systems and Strategies. Proceedings of IUFRO 97, Genetics of Radiata Pine, Rotorua, New Zeland 1-4 December 1997 (FRI bulletin N°203). Burdon R.D. y J.M. Moore. (eds.) pp. 256-263

Mohammed G. y K. Paetl. 1989. Tissue culture micropropagation of Douglas-fir. New Forest 3 pp. 125-139

Nagmani R., Becwar M. y S. Warnn. 1987. Single-cell origin and development of somatic embryos in **Picea Abies** (L.) Karst. (Norway spruce) and **P. glauca** (moench) Voss. (White spruce). Plant Cell Reports (1987)6 pp. 157-159.

Nairn B. 1993. Commercial micropropagation of radiata pine. En: Micropropagation of woody plants, Forestry Science. vol 41. Ahuja M.R. (ed). Kluwer Academic Publishers. pp. 383-394.

Niklews D. 1992. Influences of developments in breeding propagation, molecular markers, gene transfer and others technologies on genetic improvement strategies for forest tree in commercial plantation projects. Mass Production technology for genetically improved fast growing forest tree species. Synthesis IUFRO Symposium, Bordeaux. France. pp. 68-79

Smith D. 1984. Tissue Culture for Clonal Forestry: Present and future technologies. Forest Industries and Biotechnology Proceedings of the 16th New Zealand Conference, Massey University, Palmerston North. pp. 9-20.

Smith D. 1997. The role of in vitro methods in pine plantation establishment: the lesson from New Zealand. Plant Tissue Culture and Biotechnology. June, v. 3 nº 2,. pp. 63-73

Timmis R. y M. Abo El-Nil. 1987. Potencial genetic gain through tissue culture. En: Bonga J.M y D.J. Durzan(eds.) Cell and Tissue Culture in Forestry. General Principle v2. Martinus Nijhoff Publishers. pp. 198-215

Thorpe T., Harry I. y P. Kumar. 1991. Application of Micropropagation to Forestry. En: Micropropagation: technology and application. Debergh P.C. & P.H. Zimmerman (eds.) Kluwer Academic Publisher. pp. 311-336

Walter C., Smith D., Grace L., Hargreaves O., Stewart, y A. Warr. 1984. Plant Regeneration and Transformation studies with **Pinus radiata** embryogenic tissue. International Wood Biotechnology Symposium. August 31 September 1, 1994, Hokutopia (Convention Hall) Tokyo Japan. pp. 99 - 106

Yang J-C., Chung J-D. y Z-Z. Chen. 1995. Vegetative propagation of adult **Eucalyptus grandis x urophylla** and comparison of growth between micropropagated plantlets and rooted cuttings. Plant Cell Report 15:170-173.

DISEÑOS DE CRUZAMIENTOS

Roberto Ipinza Carmona¹

INTRODUCCIÓN

La elección de un diseño de cruce es una actividad crítica para el cumplimiento de los objetivos establecidos para una prueba genética. Los diseños de cruce determinan el tipo de información genética y el material que estará disponible en un programa de mejora. Los objetivos de los diseños de cruce y de las pruebas genéticas son:

- Entregar el valor de mejora para jerarquizar a los padres y depurar el huerto semillero
- Entregar estimaciones de los parámetros genéticos para el desarrollo de estrategias de mejora
- Definir una población base en la que se pueda seleccionar genotipos para la siguiente generación de mejora.

La elección del diseño en un programa de mejora depende de consideraciones prácticas, de los costos, de los parámetros en que se está interesado (sólo aptitud combinatoria general o aptitud combinatoria general y específica) y de las estrategias de selección y mejoramiento para las generaciones avanzadas.

Los diseños o esquemas de cruce pueden dividirse en dos grupos principales: diseños individuales y diseños complementarios. La utilidad de los esquemas de cruce para la selección de padres depende de si se usa uno de estos diseños. En un esquema individual, la elección del tipo de diseño está determinada por la estrategia de mejora.

La efectividad de un método de mejora depende de la heredabilidad del rasgo a ser mejorado. Aunque la selección combinada de familias e individuos dentro de las familias es siempre más eficiente, para heredabilidades bajo 0.5 la contribución predominante viene de la selección familiar, mientras que para heredabilidades sobre este valor la contribución predominante viene de la selección dentro de las familias (Falconer, 1986). Debido a que la mayoría de las características de interés forestal parecen tener bajas heredabilidades, los diseños de cruce deben ser juzgados principalmente por su utilidad con respecto a la selección familiar. El énfasis, sin embargo, en la selección familiar crea problemas para la futura generación de mejora.

Nanson (1974) ha desarrollado tablas que muestran la eficiencia relativa de la selección individual, selección familiar y selección dentro de familias con respecto a una selección combinada.

En este capítulo sin embargo serán estudiados los siguientes diseños:

1. Polinización abierta
2. Mezcla de polen (Polimix)
3. Factorial
4. Factorial desconectado
5. Dialelo completo
6. Dialelo parcial
7. Dialelo parcial desconectado

¹ Ingeniero Forestal. Dr. Ingeniero de Montes. Instituto de Silvicultura. Universidad Austral de Chile. Casilla # 567. Valdivia, Chile.
e-mail: ripinza@valdivia.uca.uach.cl

8. Cruzamientos circulares (single pair mating, double pair mating, etcétera)
9. Anidados
10. Cruzas complementarias

PEDIGRÍ INCOMPLETO

Polinización abierta (madre conocida, varios padres desconocidos).

PADRE	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	
MADRE																
1																X
2																X
3																X
4																X
5																X
6																X
7																X
8																X
9																X
10																X
11																X
12																X
13																X
14																X
15																X

La polinización abierta consiste en semillas producidas por la polinización natural de la nube de polen en una plantación o bosque natural, y entre los rametos de un huerto semillero.

Este diseño tiene el inconveniente de que la polinización aleatoria rara vez se presenta en huertos jóvenes. Su gran ventaja, por otra parte, es que se obtienen estimaciones de la aptitud combinatoria general en forma simple y a bajo costo.

Las pruebas de progenie de polinización abierta pueden ser obtenidas a partir de ortet o ortetos como los que se presentan en los bosques o a partir de rametos en un huerto semillero. El material del huerto semillero puede estar emparentado y por lo tanto, las cruas poseen endogamia y todos los problemas asociados a la depresión endogámica. Las semillas de polinización abierta provenientes de ortetos en los bosques pueden ser usadas, sin embargo, se pierde la ganancia asociada a la selección del progenitor masculino

Mezcla de polen (polimix).

PADRE	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	
MADRE																
1																X
2																X
3																X
4																X
5																X
6																X
7																X
8																X
9																X
10																X
11																X
12																X
13																X
14																X
15																X

La mezcla de polen es en muchas formas similar a la polinización abierta, pero en vez de depender de una mezcla natural de polen, se recurre a una mezcla predeterminada para realizar cruzamientos controlados.

Si uno está interesado en evaluar a los padres con base en su aptitud combinatoria general (ACG), no es necesario realizar cruza individuales. El diseño polimix es satisfactorio y altamente eficiente para este propósito. Otros diseños como los dialelos completos, dialelos parciales y parciales desconectados, además de los factoriales, también servirán, pero a un costo mayor. La desventaja del polimix es que no permite la estimación de la aptitud combinatoria específica.

Burdon y Shelbourne (1971) han presentado una detallada descripción de la mezcla de polen y sus modificaciones. Estos cruzamientos usan una mezcla del polen de un grupo dado de padres, la que es usada en todos los árboles que van a ser probados. Esto da una buena evaluación de los valores de mejora de los padres y la covarianza de la ACG, pero las progenies están sujetas a las mismas desventajas que presenta un huerto semillero de polinización abierta. La mayoría de las selecciones serán progenies de los mismos pocos padres que participan en la mezcla de polen. Modificaciones a este diseño pueden evitar este problema. Se podría usar un diseño complementario, utilizando una mezcla generalizada de polen para la estimación de la ACG y una mezcla del mismo grupo de mejora como un medio para realizar nuevas selecciones. Los diseños complementarios se han popularizado en los programas de mejoramiento avanzado.

PEDIGRÍ COMPLETO

Los diseños de cruza que incorporan cruzamientos controlados deben ser utilizados si se pretende utilizar la varianza genética no aditiva en el corto plazo. Hasta que sea desarrollado un método práctico de propagación vegetativa, las fuentes de variación genética no aditiva sólo pueden ser utilizadas mediante la prueba y réplica de las mejores cruza específicas.

Factorial (Sistema probador).

PADRE	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
MADRE															
1															
2															
3															
4															
5	x	x	x	x	x										
6	x	x	x	x	x										
7	x	x	x	x	x										
8	x	x	x	x	x										
9	x	x	x	x	x										
10	x	x	x	x	x										
11	x	x	x	x	x										
12	x	x	x	x	x										
13	x	x	x	x	x										
14	x	x	x	x	x										
15	x	x	x	x	x										

Diseño utilizado en la Cooperativa de la Universidad de Carolina del Norte y en la Cooperativa de Mejoramiento Genético en Chile, sólo adecuado para grandes programas de mejora con posibles intercambios de material.

Pepper y Namkoong (1978) han realizado una detallada evaluación económica de los diseños factoriales para las pruebas de progenie. Utilizando sus supuestos, es ventajoso a bajas heredabilidades usar el mayor número de padres que sea posible, aun a costa de la precisión. A altas heredabilidades, el número óptimo de padres es cerca de 50. El diseño factorial es ligeramente superior al diseño anidado. Se puede dividir la población y tener factoriales desconectados. Además puede usar un número balanceado de padres y madres

Es valioso para probar padres e información genética pero de limitado valor como base de generaciones avanzadas

Factorial desconectado.

PADRE	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
MADRE															
1			x	x	x	x	x								
2			x	x	x	x	x								
3			x	x	x	x	x								
4			x	x	x	x	x								
5			x	x	x	x	x								
6															
7															
8															
9									x	x	x	x	x		
10									x	x	x	x	x		
11									x	x	x	x	x		
12									x	x	x	x	x		
13									x	x	x	x	x		
14															
15															

Un diseño factorial desconectado sigue el mismo principio que el dialelo desconectado. La población nuevamente es subdividida en grupos y los árboles dentro de cada grupo son cruzados de acuerdo al diseño factorial

Todos los diseños factoriales pueden estimar bien la aptitud combinatoria general y específica y por lo tanto ser útiles en la evaluación de los árboles padres. Pero no son adecuados para desarrollar una población de generación avanzada para realizar selecciones, debido a que todas las selecciones estarían relacionadas a un limitado número de padres, es decir hay una disminución del tamaño efectivo de la población. Un conjunto de pequeños factoriales desconectados evita este problema aunque sufrirán los mismos problemas presentes en los dialelos desconectados.

Dialelos Completos.

PADRE MADRE	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
2	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
3	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
4	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
5	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
6	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
7	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
8	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
9	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
10	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
11	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
12	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
13	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
14	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
15	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x

Los dialelos completos contemplan todas las cruzas posibles entre los padres disponibles.

El dialelo completo y los dialelos parciales modificados no son prácticos desde el punto de vista económico, debido a la inmanejable cantidad de cruzas que se generan. Sin embargo, algunos de los dialelos más pequeños parecen ofrecer un buen compromiso si uno desea estimar tanto la aptitud combinatoria general (ACG), como la aptitud combinatoria específica (ACE) para familias específicas y producir una población de generación avanzada para realizar selecciones. Si N es el número de progenitores entonces el número de cruzamientos es N^2 .

Dialelos Parciales.

Los dialelos parciales omiten las cruzas recíprocas y los autocruzamientos. Pueden tomar varias formas, pero usualmente consisten de una o más conjuntos siguiendo las diagonales a través de la tabla del dialelo. Algunas veces pueden arreglarse para formar un diseño factorial.

Si N es el número de progenitores este tipo de dialelos origina $N(N-1)/2$ familias.

PADRE	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
MADRE															
1		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
2			x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
3				x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
4					x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
5						x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
6							x	x	x	x	x	x	x	x	x
7								x	x	x	x	x	x	x	x
8									x	x	x	x	x	x	x
9										x	x	x	x	x	x
10											x	x	x	x	x
11												x	x	x	x
12													x	x	x
13														x	x
14															x
15															

Dialelos Parciales Desconectados.

En un diseño de dialelo parcial desconectado los padres son divididos en pequeños grupos y un dialelo parcial es desarrollado dentro de cada grupo. No se realizan cruza entre los grupos.

PADRE	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
MADRE															
1		x	x	x	x	x									
2			x	x	x	x									
3				x	x	x									
4					x	x									
5						x									
6															
7								x	x	x	x	x			
8									x	x	x	x			
9										x	x	x			
10											x	x			
11												x			
12															
13															
14															
15															

Este diseños tienen la ventaja de utilizar un diseño completo, mientras mantienen el número total de cruza dentro de un límite razonable.

La mayor limitación de estos diseños es su dificultad para jerarquizar a los progenitores entre los distintos grupos, de una manera confiable. Existe un término llamado "grupo o set" en el modelo del ANDEVA para diseños desconectados el que puede considerar un cuarto de la varianza genética aditiva, dependiendo del número de padres por grupo. Este componente de varianza del efecto "grupo o set" no puede ser usado en la mayoría de los diseños de campo. Por otro lado, es cuestionable utilizarlo como componente de varianza ya que no corresponde a un grupo genético. La mejor solución aparente es incluir uno o varios genotipos estándar entre los "grupos o set", para propósitos

de comparación. Incluso esto puede no ser enteramente satisfactorio, a menos que se cuente con genotipos estándar confiables.

Este problema de comparación también está presente en los diseños de cruza complementarios si el número de familias involucradas es grande y las progenies están separadas en el tiempo (años) o en el espacio (sitios). Algunas modificaciones para resolver este problema incluyen el uso de pequeñas parcelas y una reducción en el número de progenitores. Aunque ninguna de estas alternativas parece ser enteramente satisfactoria.

Cruzamientos circulares (single pair mating).

Muchos autores lo consideran como un tipo particular de dialelo, y también se le conoce como "biparental". Permite el máximo número de cruzas no relacionadas con el menor esfuerzo. Su desventaja radica en que no es adecuado para estimar el valor de mejora

PADRE	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
MADRE															
1		x													
2			x												
3				x											
4					x										
5						x									
6							x								
7								x							
8									x						
9										x					
10											x				
11												x			
12													x		
13														x	
14															x
15															

Cruzamientos circulares (double pair mating).

PADRE	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
MADRE															
1		x	x												
2			x	x											
3				x	x										
4					x	x									
5						x	x								
6							x	x							
7								x	x						
8									x	x					
9										x	x				
10											x	x			
11												x	x		
12													x	x	
13														x	x
14															x
15															

Este tipo de diseños circulares es de bajo costo, permiten hacer selecciones en generaciones avanzada una vez que la ACG sea conocida, son de alta eficiencia.

Anidados.

Este diseño es también conocido como diseño jerárquico. En este esquema un solo padre es cruzado con varias madres.

MADRE	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
PADRE															
1															
2															
3	x	x	x	x	x										
4															
5															
6															
7						x	x	x	x	x					
8															
9															
10															
11															
12															
13											x	x	x	x	x
14															
15															

Como un simple diseño de cruza, los diseños anidados no son muy adecuados para una selección en generación avanzada, debido a que la selección familiar es débil. Sin embargo, si es usado un diseño complementario donde la selección familiar sea manejada con un diseño distinto, como una mezcla de polen, el diseño anidado puede ser adecuado. Esto podría ser particularmente cierto si algunos de los progenitores ya son conocidos, en este caso la mejor aptitud combinatoria podría asignarse al padre más sobresaliente.

Complementarios.

Combinan dos o más tipos de diseños para aprovechar los beneficios de cada uno de ellos; usualmente se combinan la polinización abierta y la mezcla de polen con un sistema de cruce controlada.

PADRE	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	
MADRE																					
1		x	x	x	x	x															x
2			x	x	x	x															x
3				x	x	x															x
4					x	x															x
5						x															x
6																					x
7								x	x	x	x	x									x
8									x	x	x	x									x
9										x	x	x									x
10											x	x									x
11												x									x
12																					x
13														x	x	x	x	x			x
14															x	x	x	x			x
15																x	x	x			x
16																	x	x			x
17																		x			x
18																					x
19																					x
20																					x

Este diseño permite determinar la aptitud combinatoria general. Además cruza a padres que tiene alta aptitud combinatoria general y combina prueba de progenie y selección dentro de familias

Los diseños que crean un gran número de familias tienen una clara ventaja, mientras que los diseños con una población efectiva pequeña debido a la relación entre las familias, son menos efectivas de lo que el número de familias pudiera indicar. Cuando se utiliza un diseño complementario, la situación es diferente. La evaluación familiar probablemente ya ha sido realizada por un efectivo método como el Polimix, y sólo se debe considerar ahora la efectividad del diseño para la selección dentro de las familias. Un diseño cuyo objetivo es crear una progresiva población de mejora puede ser parcialmente separado de estos diseños.

En el anexo 1 se muestra un simple ejercicio para estimar la ACG y la ACE. A continuación se indican en el cuadro 1, una comparación entre algunos diseños de cruzamiento.

CUADRO 1
RESUMEN DE LAS CARACTERÍSTICAS DE LOS DISEÑOS DE CRUZA

	Pedigrí Incompleto		Pedigrí Completo				
Objetivo	Polinización abierta	Polimix	Factorial	Factorial Desconectado	Dialelo completo	Dialelo parcial	Dialelo parcial desconectado
Prueba de progenie	sí	sí	sí	Sí	sí	sí	sí
Población base para la selección	no	no	no	No	sí	sí	Sí
Parámetros genéticos	ACG	ACG	ACG ACE	ACG ACE	ACG ACE	ACG ACE	ACG ACE
Costos	Barato	Barato	Intermedio	Intermedio	Costoso	Costoso	Costoso

EFICIENCIA DE ALGUNOS DISEÑOS

Huber et al., (1992), realiza un exhaustivo estudio mediante simulación de la eficiencia de tres tipos de diseño: el de polinización abierta, dialelo medio y circular, en función de la heredabilidad en sentido restringido (h^2), la correlación tipo B (r_b), y el cuociente entre la varianza de dominancia y la varianza aditiva (γ).

Se requiere un conocimiento a priori del control genético para elegir el óptimo diseño de cruce y diseño de campo para la estimación de h^2 , r_b y γ . Dado que este conocimiento no está disponible, la elección se basa entonces en los más robustos diseños de cruce que permitan la estimación de ciertos cuocientes genéticos. Si h^2 es el único cuociente considerado, entonces el diseño de medios hermanos es el mejor. La estimación tanto de h^2 como de r_b requiere elegir entre los diseños de medios hermanos y circular. Si no existe conocimiento previo entonces la selección del diseño de cruce depende de que cuociente tenga mayor prioridad. Para los experimentos en los que h^2 recibe la más alta ponderación, los diseños de medios hermanos son preferidos y en el caso alternativo, el diseño circular es una apropiada elección. Si se desea información sobre los tres cuocientes en el mismo experimento o sobre el pedigrí de la progenie, entonces debe elegirse el diseño circular, ya que es más eficiente para que el diseño de medios hermanos.

En resumen, para la estimación de h^2 siempre el diseño de cruce de medios hermanos es óptimo o muy cercano al óptimo en términos de la varianza de la estimación y la eficiencia. En la estimación de r_b y γ , el diseño circular es siempre óptimo o cercano al óptimo en la reducción de la varianza y en la eficiencia. De este modo, si la estimación de h^2 es el principal objetivo de la prueba genética, entonces un diseño de cruce de medios hermanos es la elección correcta. Además, si la estimación de r_b es más importante que h^2 , el diseño circular es la decisión apropiada. Finalmente, si se requiere un diseño de hermanos completos para obtener información acerca de la varianza de dominancia o del pedigrí completo de la progenie, el diseño circular entrega casi siempre mejores eficiencias para h^2 , r_b y γ , que el dialelo parcial.

REFERENCIAS

Burdon, R. y Shelbourne, A. 1971. Breeding populations for recurrent selection: conflicts and possible solutions. N. Z. J. For. Sci. 1:174-193.

Bridgwater, F. 1992. Mating designs. En: Handbook of Quantitative Forest Genetics. Lauren Fins, Sharon T. Friedman, Janet V. Brotschol editors. Kluwer Academic Publishers. pp 69-95..

Espejo, J., Ipinza, R. y Potts, B. 1996. Manual de cruzamientos controlados para **Eucalyptus nitens** (Deane et Maiden) Maiden y **Eucalyptus globulus** (Labill). Cooperativa de Mejoramiento Genético UACH/CONAF/EMPRESAS FORESTALES. Instituto de Silvicultura, Facultad de Ciencias Forestales. Universidad Austral de Chile. 50 p.

Falconer, D. 1986. Introducción a la Genética Cuantitativa. Nueva Edición. CECSA. 383 p.

Huber, D., White, T. y Hodge, G. 1992. The efficiency of half-sib, half-diallel and circular mating designs in the estimation of genetic parameters in Forestry: A simulation. Forest Science, Vol. 38, No. 4, pp. 757-776.

Ipinza, R., Apiolaza, L., Morales, E., Pérez, E., Vergara, R. y Alvear, C. 1995. Curso: Aspectos Cuantitativos para el Mejoramiento Genético. Concepción, 24 al 26 de abril de 1995. Cooperativa de Mejoramiento Genético. UACH/CONAF/ EMPRESAS FORESTALES. 188 p.

Ipinza, R. 1998. Mejoramiento Genético Forestal. Serie Técnica No. 42. Santafé de Bogotá, Agosto de 1998. Programa CONIF - Miniagricultura. 162 p.

Nanson, A. 1974. Tables comparatives de l'efficiencie de le selection individuelle, inter-famille par rapport a la selection combinee. Revue Biometrie-Praximetrie 14(1-2):1-11.

Pepper, W. y Namkoong, G. 1978. Comparing efficiency of balanced mating designs for progeny testing. Silvae Genetica 27:161-169.

Van Buijtenen, J. y Namkoong, G. 1983. Mating Designs. En: Progeny Testing of Forest Trees. Southern Cooperative Series Bulletin No. 275. Dept. of Agric. Communications, Texas A&M Univ., College Station, TX. pp. 7-13.

Vergara, R., Ipinza, R. y Pérez, E. 1995. Manual de cruzamientos controlados para **Pinus radiata** D. Don. Cooperativa de Mejoramiento Genético UACH/CONAF/EMPRESAS FORESTALES. Instituto de Silvicultura, Facultad de Ciencias Forestales. Universidad Austral de Chile. 50 p.

Zobel, B. y Talbert, J. 1984. Applied forest tree improvement. Wiley and Sons, Inc., New York. 505 p.

ANEXO 1

Cuadro resumen mostrando los promedios del DAP de la progenie de **Pinus radiata** para varias cruza. Ensayo "El Feliz".

	MADRE					
PADRE	A	B	C	D	E	Promedio de la progenie
F	12.46	12.45	10.79	12.54	12.54	12.16
G	11.73	12.35	10.40	11.30	12.49	11.65
H	11.29	11.20	14.10	11.00	11.38	11.79
I	12.34	12.63	12.26	10.98	11.97	12.04
J	12.37	9.56		12.56	12.32	11.70
Promedio de la progenie	12.04	11.64	11.88	11.68	12.14	11.87

Este Cuadro puede ser utilizado para calcular la aptitud combinatoria general (ACG) para los progenitores, por ejemplo:

$$\begin{aligned}
 ACG_A &= \bar{X} \text{ de la progenie del progenitor A} - \bar{X} \text{ de la prueba} \\
 &= 12.04 - 11.87 \\
 &= 0.17
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 ACG_B &= \bar{X} \text{ de la progenie de la progenitor B} - \bar{X} \text{ de la prueba} \\
 &= 11.64 - 11.87 \\
 &= - 0.23
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 ACG_F &= \bar{X} \text{ de la progenie del progenitor F} - \bar{X} \text{ de la prueba} \\
 &= 12.16 - 11.87 \\
 &= 0.29
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 ACG_G &= \bar{X} \text{ de la progenie de la madre D} - \bar{X} \text{ de la prueba} \\
 &= 11.65 - 11.87 \\
 &= - 0.22
 \end{aligned}$$

Por lo tanto el comportamiento promedio de la progenie de las familias A y F está por sobre el promedio de todas las progenies. Por el contrario, para la familias B y G, la progenie está por debajo del promedio general.

También es posible calcular la Aptitud Combinatoria Específica (ACE). Por ejemplo, para la cruza AxF se tiene:

$$\begin{aligned}
 ACG_A &= 0.17 \\
 ACG_F &= 0.29
 \end{aligned}$$

Luego estos valores se suman a la media total entregando un valor esperado, que significa que el valor será predicho con las aptitudes combinatorias generales, entonces en ausencia de cualquier conocimiento acerca de la aptitud combinatoria específica, tenemos que:

$$\begin{aligned}\text{Valor esperado} &= \bar{X} \text{ de la prueba} + ACG_A + ACG_F \\ &= 11.87 + 0.17 + 0.29 \\ &= 12.33\end{aligned}$$

Luego, la diferencia entre los valores observados y esperado estima la aptitud combinatoria específica de los dos progenitores en combinación:

$$\begin{aligned}ACE_{AxF} &= 12.46 - 12.33 \\ &= + 0.13\end{aligned}$$

Esto significa que la craza AxF se comporta 0.13 cm de diámetro mejor de lo que podría esperarse basados en la ACG de los padres A y F. Este mismo cálculo puede realizarse para cada una de las cruza del cuadro de este anexo.

DISEÑO DE ENSAYOS GENÉTICOS

Roberto Ipinza Carmona¹

INTRODUCCIÓN

Las pruebas genéticas son el corazón del programa de mejoramiento genético, el espíritu de las pruebas genéticas es determinar las diferencias inherentes de las distintas categorías genéticas a probar tales como: familias, procedencias, clones etcétera.

Los objetivos de las pruebas pueden ser generalmente establecidos en términos del uso que se hará de la información (Bridgwater, Talbert y Rockwood (1983)).

1. Pruebas de progenie: evaluar el genotipo de los padres, usualmente para depurar un huerto semilleros.
2. Estimación de parámetros genéticos: descomponer la varianza ambiental y genética aditiva y no aditiva para escoger el mejor método de mejoramiento o para calcular heredabilidades y correlaciones entre los rasgos para ayudar a decidir qué rasgos deben recibir mayor atención en la selección.
3. Producción de una población base: desarrollando cada cruce y ciclo de prueba de forma que finalmente resulte una población adecuada para mayor selección.
4. Estimación de la ganancia genética: medir el progreso de la selección comparándola a alguna medición estándar.

Cada árbol es el producto de su potencial genético y el ambiente que afecta su expresión. Como los genotipo no pueden ser observados directamente, los efectos ambientales que enmascaran estas diferencias deben ser controlados, removidos o estimados. En la práctica es imposible controlar el ambiente en una prueba genética debido a que aún no entendemos totalmente los factores ambientales. Además estos factores ejercen su influencia durante muchos años sobre los árboles, lo que implica una larga interacción con estos factores ambientales.

Por esta razón, es crucial hacer un trabajo de la mayor calidad posible tanto en la instalación de la prueba genética como en su mantención. El mejorador forestal debe minimizar la variación ambiental mediante la elección de sitios uniformes, agrupamiento de las categorías genéticas de forma tal que las diferencias ambientales dentro del área ocupada por los grupos sea pequeña, minimizando las diferencias entre dichas categorías debidas a factores no genéticos. Esta misma clase de variación puede ser estimada a través de la repetición las que permiten muestrear las diferencias inducidas entre categorías genéticas debida a factores ambientales.

La elección del diseño de una prueba genética depende de consideraciones prácticas y estadísticas, por lo que el desafío que tiene el mejorador es encontrar un diseño experimental de buena relación de beneficio - costo, que permita generar una máxima información con el mínimo costo.

La selección del diseño de campo para las pruebas genéticas de árboles forestales a menudo se complica por la necesidad de cumplir con varios objetivos simultáneamente. Dado un objetivo

¹ Ingeniero Forestal, Dr. Ingeniero de Montes, Universidad Austral de Chile. Casilla # 567, Valdivia, Chile.
e-mail: ripinza@valdivia.uca.uach.cl

particular, un diseño particular puede ser escogido para maximizar la eficiencia, sin embargo, en los programas de mejora operacionales, un diseño apropiado es una combinación de muchas consideraciones prácticas que son tan importantes como las estadísticas (Bridgwater, Talbert y Rockwood (1983).

PROCEDIMIENTO EXPERIMENTAL

Una **unidad experimental** es una unidad de material sobre la cual se asigna un tratamiento, en la práctica la unidad experimental es llamada parcela.

Diferentes configuraciones de unidades experimentales pueden ser usadas en ensayos de mejoramiento genético, por ejemplo de 1 árbol, 5 árboles en hileras, 9 árboles en parcelas cuadradas y 12 árboles en parcelas rectangulares (figura 1).

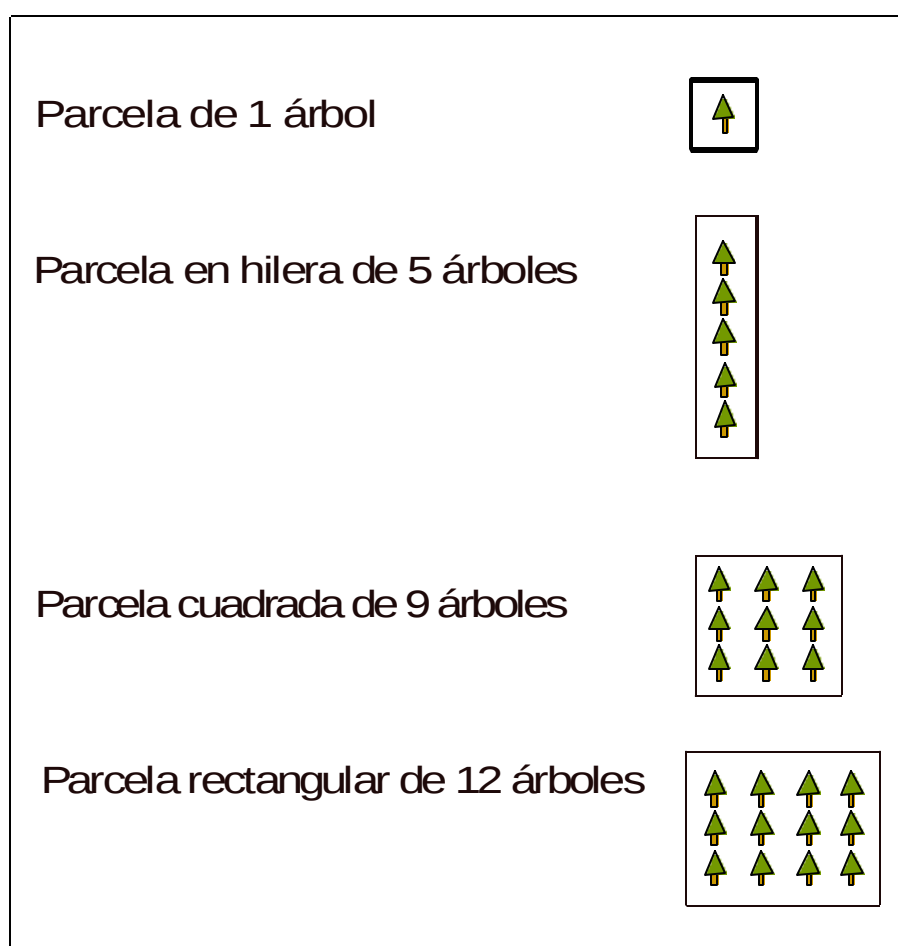


FIGURA 1
DIFERENTES TIPOS DE PARCELAS

Cada unidad experimental (parcela) puede estar formada por una o varias unidades muestrales (ejemplo, un árbol, dos árboles, etcétera).

Un **tratamiento** es un procedimiento cuyo efecto será medido y comparado con otro tratamiento, ejemplos de tratamientos son: familias, procedencias, tipos de plantas, tipo de fertilizantes, entre

otros. El efecto de un tratamiento es medido en la **unidad muestral** (árbol). La asignación de los tratamientos en las parcelas es al azar.

El **error experimental**, es una medida de la variación que existe entre observaciones de las unidades experimentales. La variación proviene de dos fuentes principales:

- La variabilidad inherente que existe en el material experimental a la cual el tratamiento es aplicado
- La variación resultante de la ausencia de uniformidad cuando se lleva a cabo el experimento.

Es importante que el mejorador realice el máximo de esfuerzo posible, para reducir el error experimental, en orden de mejorar la potencia de la prueba. Existen dos procedimientos para reducir el error experimental:

- Manipular el material experimental de manera que los efectos de la variabilidad inherente sean reducidos
- Redefinir el diseño experimental.

Cuando un tratamiento aparece más de una vez en un experimento se dice que está repetido.

REPETICIÓN

Las repeticiones de un tratamiento se realizan para:

- **Proveer una estimación del error experimental.** Cuando no hay un método de estimación del error experimental, no hay forma de determinar si las diferencias observadas indican diferencias reales o son debidas a la variabilidad inherente.
- **Aumentar la precisión de un experimento**, a través de la reducción de la desviación estándar de la media del tratamiento.
- **Aumentar el nivel de inferencia del experimento.** Al permitir capturar una mayor variabilidad de las unidades experimentales proporcionando resultados más consistentes.
- **Afectar el control de la varianza del error.** La repetición permite al mejorador agrupar unidades experimentales de acuerdo a la respuesta esperada en ausencia de tratamiento. El sentido es asignar la variación total entre unidades experimentales de tal forma que esta sea maximizada entre los grupos y simultáneamente minimizada dentro de los grupos. El error experimental es una medida para detectar la diferencia real en los tratamientos.

El número de repeticiones para un experimento depende de varios factores: variabilidad del sitio, precisión estadística requerida, tipo de diseño experimental, entre otros.

El diseño experimental puede afectar la precisión del experimento y el número requerido de repeticiones. Dado un sitio variable en términos de pendiente, fertilidad y un número grande de tratamientos, las unidades experimentales tenderán a ser heterogéneas y por ende el error experimental por unidad aumenta. Si utilizamos diseños apropiados, éstos pueden controlar parte de esta variación.

Si hay limitaciones de dinero o tiempo las soluciones son posponer el experimento hasta contar con suficientes fondos o bien reducir el número de tratamientos, para que suficientes repeticiones estén disponibles y la precisión no sea afectada.

CONTROL DEL ERROR

Existen diferentes formas para controlar el error, entre ellas están:

- **Diseño experimental.** Un primer factor para controlar el error consiste en proponer un adecuado diseño de experimentos, que permita reducir en parte las variaciones propias del terreno (sitio, pendiente, exposición, entre otros) donde se establecerá el ensayo, de tal manera que en el análisis estadístico si existen diferencias entre los tratamientos, ésta sea atribuible a la progenie y no a factores externos al experimento. El control del error experimental se logra con un adecuado balance, uso de bloques y agrupamiento de las unidades experimentales.
- **Uso de variables concomitantes (covariables).** Otra forma de controlar el error es mediante el análisis de covarianza. Supongamos que en un experimento la variable de respuesta "y" está relacionada linealmente con la variable independiente "x". Además el experimentador no puede controlar la variable "x" pero puede medirla al mismo tiempo que la variable "y". A la variable "x" se le conoce como variable concomitante o covariable. Con el análisis de covarianza se busca descontar el valor observado de la respuesta al considerar el efecto de la variable concomitante. Si no se lleva a cabo dicho ajuste, la variable concomitante puede aumentar la media de cuadrados del error, con lo que hay mayor dificultad en la detección de diferencias reales en la respuesta debidas a los tratamientos. Por lo tanto, el análisis de covarianza es un método que toma en cuenta el efecto de alguna variable que no puede ser controlada.

Para efectos de análisis estadísticos, se supone que el error experimental es uniforme para todas las parcelas, su distribución es normal, con media igual a cero y varianza conocida (σ^2).

No se puede eliminar el error experimental, pero sí reducir sus efectos con el fin de obtener una mejor estimación de los efectos de los tratamientos.

Para reducir el error experimental en un ensayo se recomienda lo siguiente:

- Adecuar el diseño experimental al sitio donde se instalará el ensayo.
- Estimar mediante un procedimiento objetivo (estadístico) el número de localidades, bloques y familias que tendrá un ensayo.
- La variabilidad del suelo, pendiente y exposición dentro de un bloque debe ser mínima, sin embargo puede existir variabilidad entre bloques.
- Eliminar el efecto borde, a través de la incorporación de a lo menos dos hileras de borde.
- Eliminar las malezas existentes en el ensayo.
- Si se aplica un fertilizante las dosis correctiva para cada árbol debe ser la misma.

- En forma ideal las pruebas genéticas deben instalarse en sitio muy homogéneos tipo suelo agrícola clase I, donde la fertilidad, pendiente, profundidad del suelo no son factores limitantes para el desarrollo de la planta. En este sentido la planta tenderá a expresar todo su potencial genético en un tiempo mínimo. Lamentablemente esta idealización en muchas ocasiones esta en conflicto con la realidad de los terrenos forestales y el mejorador para reducir el error experimental tiene que alcanzar una situación de compromiso, es decir dentro de los sitios que se disponen para la instalación de un ensayo, el mejorador debe seleccionar lo mejor.

Aleatorización

La **aleatorización** es la base fundamental para el uso de los métodos estadísticos en el diseño de experimentos. Se entiende por aleatorización el hecho de que tanto la asignación del material experimental como el orden en que se realizan las pruebas individuales o ensayos se determinan aleatoriamente. Una adecuada aleatorización de los tratamientos, permitirá reducir en parte los efectos extraños que pudieran estar presente en un ensayo.

CONFIGURACIÓN DE LA UNIDAD EXPERIMENTAL

La primera decisión que debe tomarse es si la parcela será de un árbol o de varios árboles. Parcelas de un árbol (es decir, un árbol por familia por bloque, STP=single tree plot) dan una máxima eficiencia por árbol con respecto al costo y a la habilidad para distinguir entre registros. Parcelas de un árbol son más difíciles de establecer que parcelas de varios árboles, debido a que cada árbol debe ser tratado individualmente. Parcelas no contiguas pueden ser definidas como parcelas de varios árboles en donde cada registro (familia) es representado por varios individuos en cada bloque los que son distribuidos en forma aleatoria o de acuerdo a un patrón definido. Parcelas no contiguas además son más eficientes por árbol plantado que las parcelas en fila debido a que con parcelas no contiguas cada registro muestrea en forma más completa la variación ambiental dentro de bloques, reduciendo así la interacción registro x bloque. Ninguna parcela de un árbol o de varios árboles no contiguos es tan adecuada para el raleo como la parcela contigua, si se desea el mismo espaciamiento y el mismo número de registros después del raleo. Si se desean parcelas contiguas de varios árboles, debe decidirse cuáles son mejores, las parcelas en bloque o en fila. La necesidad de tomar esta decisión surge por tres motivos. Estos relacionan los efectos de competencia entre genotipos, la necesidad de determinar la productividad por unidad de área y el máximo tamaño de bloque que puede ser usado sin un crecimiento indebido en la variación ambiental dentro de bloques.

De acuerdo a estas consideraciones generales, una unidad experimental o parcela puede definirse como un grupo de árboles de una sola familia, procedencia, clon o especie, que varía en tamaño y forma. Cada combinación puede producir variabilidad e incrementar el error experimental. Las implicancias de variar el tamaño y forma de la parcela se analizan a continuación.

Tamaño de la parcela

Existen parcelas con $i=1, \dots, n$ árboles. Con una parcela de tamaño reducido es posible lograr gran uniformidad dentro de la unidad experimental, donde el caso límite ($n=1$), es decir "un árbol una parcela" (la terminología en inglés es STP = Single Tree Plot). No obstante, si por alguna causa se produce mortalidad en la prueba genética que exhibe esta configuración, la pérdida de información produce estimaciones sesgadas e imprecisas. Si es posible prever la mortalidad o algún tipo de daño, la configuración que puede ser utilizada es una parcela de un tamaño moderado (5 a 10 árboles).

Con frecuencia se plantea la interrogante ¿es mejor tener más repeticiones en parcelas de tamaño más pequeña o bien, menos repeticiones con parcelas más grandes?. La respuesta depende de muchos factores, que se explicarán más adelante, aunque en la mayoría de los casos de 6 a 10

repeticiones son adecuadas en sitios razonablemente uniformes. No se obtiene mucha información adicional si se utilizan más de 10 repeticiones en un ensayo (Zobel y Talbert, 1988). Cuando se tienen dudas, la opción es utilizar parcelas pequeñas con un mayor número de repeticiones, teniendo presente que rara vez se aceptan menos de tres repeticiones.

El éxito en capturar la variabilidad ambiental del terreno, a través de la parcela no depende tanto de su tamaño, sino de la uniformidad del ambiente dentro de una repetición y de cuan bien las parcelas representen el ambiente dentro de la misma.

Existen diferentes factores, que pueden decidir en el tamaño de una parcela:

- Área del terreno disponible para el ensayo.
- Recursos económicos.
- Homogeneidad del suelo.
- Objetivo perseguido en el experimento.
- Tipo de diseño de experimento.

Forma de la parcela

La forma de la parcela (figura 2) varía dependiendo de los objetivos y recursos del investigador. Puede consistir en:

- Árboles individuales
- Hileras de árboles,
- Bloques cuadrados de árboles
- Bloques rectangulares de árboles.
- Parcelas de árboles múltiples no contiguas.

Las **parcelas de árboles individuales** (como ejemplo un árbol una parcela = STP), estadísticamente suelen ser más eficientes. Permite la máxima eficiencia con respecto a los costos y para distinguir diferencias entre familias, también es estadísticamente más eficiente en sitios variables.. Sin embargo, cuando se utiliza este tipo de parcelas, la muerte de un solo árbol puede complicar el análisis estadístico por la falta de identificación. Las parcelas de árboles individuales son las más apropiadas en aquellas situaciones donde a cada árbol se le brindan los mejores cuidados y las estimaciones se hacen antes de que se inicie la competencia o la mortalidad. Uno de los usos más generalizados de este tipo de configuración es establecer "ranking" familiares.

Las **parcelas en hileras de árboles**, (o parcelas contiguas), se utilizan para probar diferencias genéticas, entre familias y para seleccionar individuos para generaciones avanzadas tanto en ensayos de polinización abierta y controlada. Los ensayos de progenie establecidos en Chile para la primera generación de **Pinus radiata** por las empresas forestales, usan parcelas de cinco árboles en hileras. Las parcelas de los ensayos de progenie y procedencias de especies de eucalipto de primera generación -establecidos por el Instituto Forestal-se usaron parcelas en hileras de cuatro árboles.

Las **parcelas en bloques cuadrados o rectangulares de árboles**, (o parcelas contiguas), al igual que las parcelas en hileras son más fáciles de establecer y mantener que las parcelas de árboles individuales. En la elección entre parcelas en hileras y en bloques se deben considerar varios factores:

- Objetivo de la prueba. Las parcelas en hileras son más eficientes en la evaluación de genotipos, se pueden incluir más genotipos con menos error experimental. La interacción bloque*familia permite una mejor información acerca del rendimiento por unidad de área, y tiene algunas ventajas para la selección de individuos dentro de las familias.

- Competencia intergenotípica. Los árboles pueden expresarse en forma diferente cuando experimentan competencia con individuos dentro de su misma familia que con individuos de diferente familia. La información de la competencia intergenotípica es relevante cuando el mejorador utiliza mezcla de semilla de huerto para sus plantaciones operacionales. Como los genotipos de las parcelas en hileras pueden competir con miembros de otras familias a ambos lados, parece ser que este tipo de parcelas exhiben un compromiso entre parcelas de un árbol o no contiguas y las parcelas en bloques. Sin embargo, si los árboles son plantados en un bloque monofamiliar en un programa operacional, la parcela en bloque da una información más precisa. Normalmente se recomienda que los ensayos de procedencia y de fuentes de semilla se planten en parcelas en bloques para evitar la competencia con otras fuentes.
- Variación ambiental. A medida que aumenta el tamaño del bloque, aumenta la variación ambiental. Las parcelas de árboles individuales y las parcelas no contiguas de árboles múltiples son más eficientes bajo condiciones de variación ambiental.

Las parcelas en bloques se utilizan en ensayos de procedencias e introducción de especies, ya que de esta forma pueden reducirse al mínimo los efectos competitivos entre procedencias o especies que no se plantarán operacionalmente juntas. Las parcelas en bloques permiten a los árboles, que pueden diferir ampliamente en lo que respecta a su tasa de crecimiento, expresen totalmente su potencial genético sin que sean suprimidos por otras procedencias o especies durante el experimento. Esto no puede ser hecho directamente en parcelas en fila, sin embargo, el uso de parcelas en bloque lo suficientemente grandes permiten estimaciones confiables de la producción por unidad de área, particularmente después del raleo o mortalidad, incrementan el tamaño del bloque y el error experimental. Esto puede evitarse usando un diseño experimental más complejo, pero las ventajas de la simplicidad del diseño en bloques completos al azar son más importantes.

Además este tipo de parcelas se usa ampliamente en ensayos de ganancias genéticas y también es recomendado para hacer más eficiente la selección dentro de familia, para esto se requiere utilizar un bloque monofamiliar.

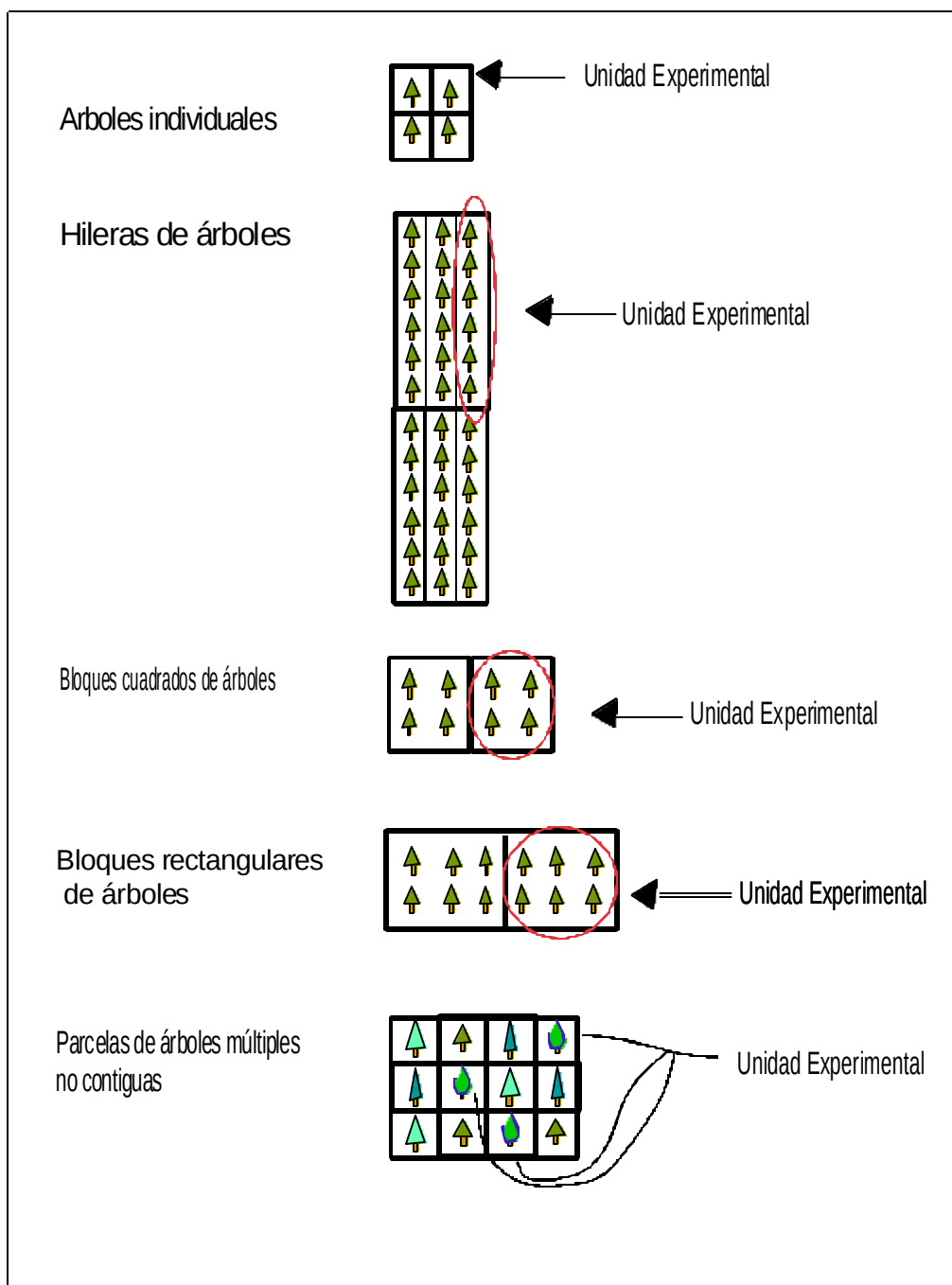


FIGURA 2
FORMAS DE PARCELAS

Las **parcelas de árboles múltiples no contiguas**, son aquellas en que los miembros de las parcelas son arreglados aleatoriamente dentro de cada bloque, como ha sido propuesto por Libby y Cockerham (1980). Para el ejemplo cada unidad experimental la forman 3 parcelas. Su uso puede establecerse cuando se tiene planificado raleos durante la vida del ensayo. Este tipo de parcelas permite un muestreo del sitio, tan completo como el STP (un árbol una parcela), y por lo tanto permite una eficiente estimación de la media familiar.

Árboles de relleno

Cuando se producen problemas de supervivencia inicial en la plantación, el mejorador recurre a los árboles de replante (si dispone del mismo material genético, por ejemplo la misma familia) o los árboles de relleno (cuando no corresponden a la misma familia). El relleno es importante para mantener los niveles semejantes de competencia en todos los árboles del ensayo, las mediciones de dichos árboles no se consideran para los análisis convencionales, aunque pueden usarse con modelos de competencia. Estos árboles deben provenir de las hileras de borde extra que se han instalado.

Loo-Dinkins (1992), establece como regla práctica que si un ensayo tiene menos del 90% de supervivencia, éste debería descartarse por la gran cantidad de árboles de relleno o replante que se necesitan. Como por ejemplo, si se establece un ensayo con 50 familias, 10 bloques y 5 árboles por parcela, con un 90% de supervivencia se requiere plantar 250 árboles de relleno o replante.

Árboles de borde

El "efecto borde" es el crecimiento excesivo que experimentan los árboles localizados en las orillas del ensayo, dado que no tienen competencia en uno de sus costados, por ende el problema se acentúa cuando se inicia la competencia.

Los árboles de borde tienen como función eliminar o reducir el "efecto borde". Es recomendable como número mínimo establecer dos hileras de borde, especialmente si los árboles serán evaluados después del inicio de la competencia. (figura 3)

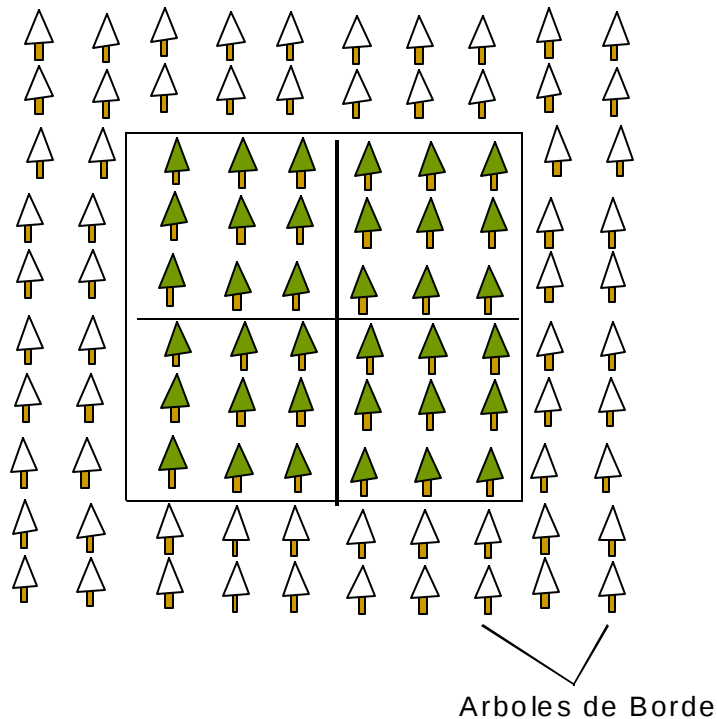


FIGURA 3
ÁRBOLES DE BORDE

En ensayos de campo, es posible observar claros dentro de los ensayos esto se origina por diferentes causas tales como, sitios con anegamiento o afloramiento rocosos en ellos se producen mortalidades en forma individual o en manchas. Los árboles al borde de los claros o de las manchas crecen excesivamente como con el "efecto borde" explicado anteriormente, pero en este caso al interior del ensayo (figura 4). Desde el punto de vista del desarrollo de las familias se produce una situación injusta ya que la ausencia de borde favorece a aquellas con menos competencia.

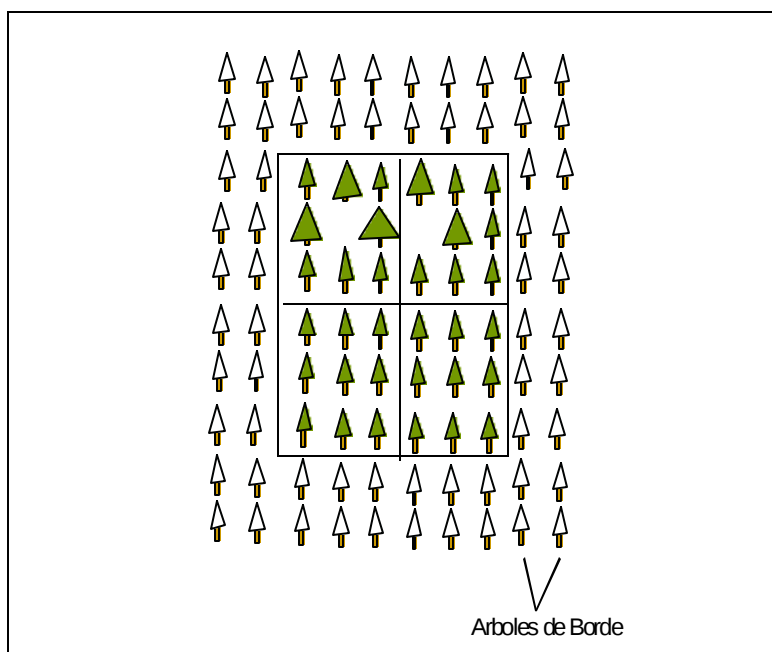


FIGURA 4
CRECIMIENTO DE ÁRBOLES CUANDO EXISTEN CLAROS DENTRO DEL ENSAYO

Lotes comerciales (testigos o controles)

Los lotes comerciales corresponden en términos clásicos a los **testigos o controles comerciales**. Dichos lotes pueden estar conformados por lotes de semillas sin mejoramiento, familias originadas por cruzamientos específicos (controles genéticos), mezcla de semillas de huerto al barrer, etcétera.

En muchos casos, estos lotes de semillas permiten establecer las ganancias genéticas ya que al estar presente en todos los ensayos (de distinto material genético) sirven como conector base de dicho material. Si estos lotes no tienen mejoramiento genético o un nivel determinado son una base para cuantificar el progreso en un programa de mejoramiento genético. Los resultados de ganancia genética obtenidos a través de ensayos de progenie con parcelas en hileras y con este tipo de lotes comerciales, deben ser analizados con precaución debido a la competencia desigual que experimentan las familias que tiende a sobrestimar los niveles de ganancia.

Los lotes de control pueden ser usados para comparar familias en las pruebas o para estimar la ganancia obtenida. Existe acuerdo en el tipo de lotes de control que se usan (ya sea con mejoramiento o sin él). Los controles deben usarse en muchos ensayos, por lo que se requiere

almacenar controles. Un almacenamiento prolongado podría causar pérdidas en su viabilidad, lo que puede afectar a algunas familias en forma distinta. Esto podría ser un problema si el número de familias de control fuera pequeño. Las semillas no deben ser mantenidas en bolsas que sean abiertas con frecuencia, ya que eso conduce a un deterioro más rápido. Además de una pérdida de viabilidad, existe también la posibilidad que puedan acumularse mutaciones en la semilla almacenada.

El número de parcelas control en una prueba debe ser igual al número de parcelas que componen el tratamiento medio al cual los controles están siendo comparados. Por ejemplo, si cinco familias de hermanos completos incluyen una media familiar de medios hermanos, entonces cinco parcelas control serían una cantidad óptima. Usualmente se utilizan dos o tres parcelas.

SELECCIÓN DEL DISEÑO EXPERIMENTAL

Los ensayos deben ser plantados de acuerdo a un diseño experimental de reconocida validez en su análisis estadístico.

Entre los diseños que normalmente más se utilizan se pueden mencionar el Diseño Completo al Azar, el de Bloques Completamente al Azar, el de Cuadrados Latinos, el de Diseños en Bloques Incompletos (por ejemplo: látices, "set" en bloques, etcétera). En la actualidad se está tornando más popular la configuración de un árbol una parcela, aunque en Nueva Zelanda su uso comenzó hace más de una década.

El diseño muy utilizado ha sido el diseño de bloques al azar. En la figura 5 se ilustra su forma correcta de uso de este diseño. En la falda de una colina, las condiciones varían comúnmente con la posición de la pendiente, de modo que el bloque es generalmente rectangular, con el eje a lo largo de una curva de nivel. En la mayor parte de los terrenos nivelados y aparentemente homogéneos, las condiciones varían, por lo general con la distancia en cualquier dirección, de modo que el bloque debe ser cuadrado.

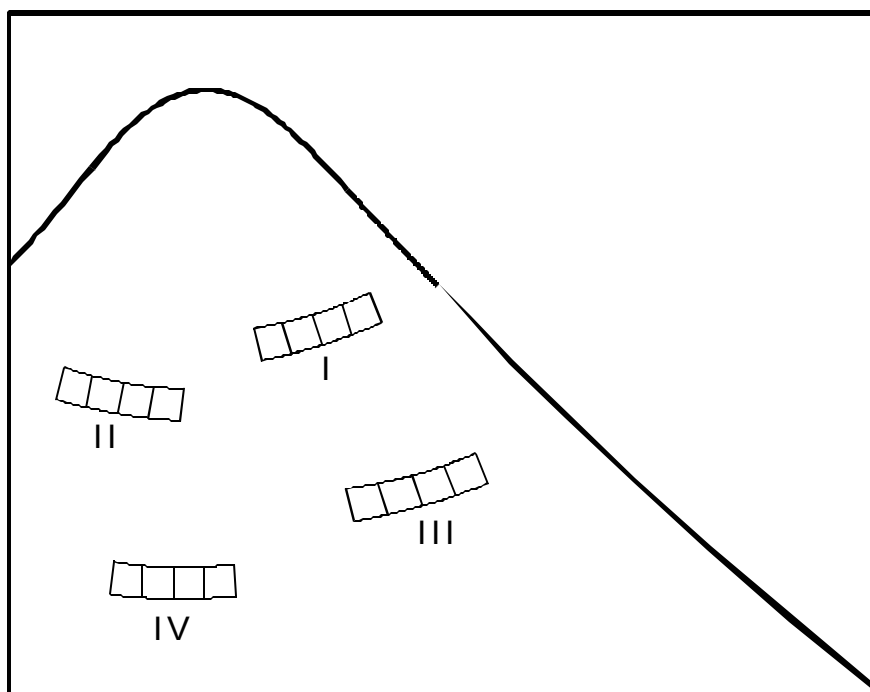


FIGURA 5

EJEMPLO DE ESTABLECIMIENTO DE UN DBCA SIGUIENDO LAS CURVAS DE NIVEL (Briscoe, 1990).

Si el sitio es muy variable o el número de familias es muy grande los diseños de bloques incompletos parecen ser más apropiados y dentro de estos el llamado "set in replication" o set en bloques.

Para establecer una prueba es preferible un gran número de sitios y no solo un sitio. Como mínimo se pueden considerar dos sitios representativos e idealmente 3 a 6 sitios de manera que cubra una amplia gama de ambientes. No se debe olvidar que la prueba genética es un muestreador de ambientes. La plantación del mismo ensayo en diferentes sitios, permite al mejorador estimar las interacciones genotipo - ambiente (IGA). Cuando no es posible establecer todas las familias en todos los sitios, se debe incluir un grupo de control que permitirá realizar una sana comparación de sitio a sitio. Se consideran que 20 familias compartidas en distintos ensayos, en distintos sitios permiten una apropiada estimación de la IGA.

Las prácticas silviculturales que serán realizadas en los ensayos deben ser consideradas cuando se seleccione el diseño experimental, por ejemplo, el raleo antes de la edad de la evaluación principal provocará una reducción del número de árboles por familia y esto puede conducir a problemas de desbalances en la estructura familiar. Esto es particularmente importante cuando se usa el diseño un árbol una parcela ("single tree plot o STP"), aunque de ser necesario se puede modificar, reagrupando los bloques.

De esto se deduce que la elección del diseño estadístico para la prueba genética dependerá de la habilidad que tenga el mejorador para identificar y controlar fuentes de variación (localidad, bloques, procedencias, familias, clones entre otros), y por otro lado de su capacidad analítica para resolver el modelo. A mayor número de fuentes de variación que el mejorador logre identificar más complicado será el modelo, en especial cuando se identifican interacciones entre las fuentes de variación.

Uno de los dilemas que tiene el mejorador es encontrar un diseño estadístico que permita a un mínimo costo, estimar los valores de mejora de un ensayo de progenie. A continuación, se realiza una breve introducción a los diseños más comunes utilizados en el mejoramiento genético forestal. Esta revisión es sólo una parte de los diseños que existen para enfrentar a los ensayos de progenies.

DISEÑO COMPLETO AL AZAR (DCA)

El diseño completo al azar (DCA) es útil cuando las parcelas o unidades experimentales son esencialmente homogéneas o la variación entre ellas es muy pequeña y al agruparlas en bloques no se aumenta significativamente la precisión de la prueba y donde los efectos ambientales no son fuentes de variación.

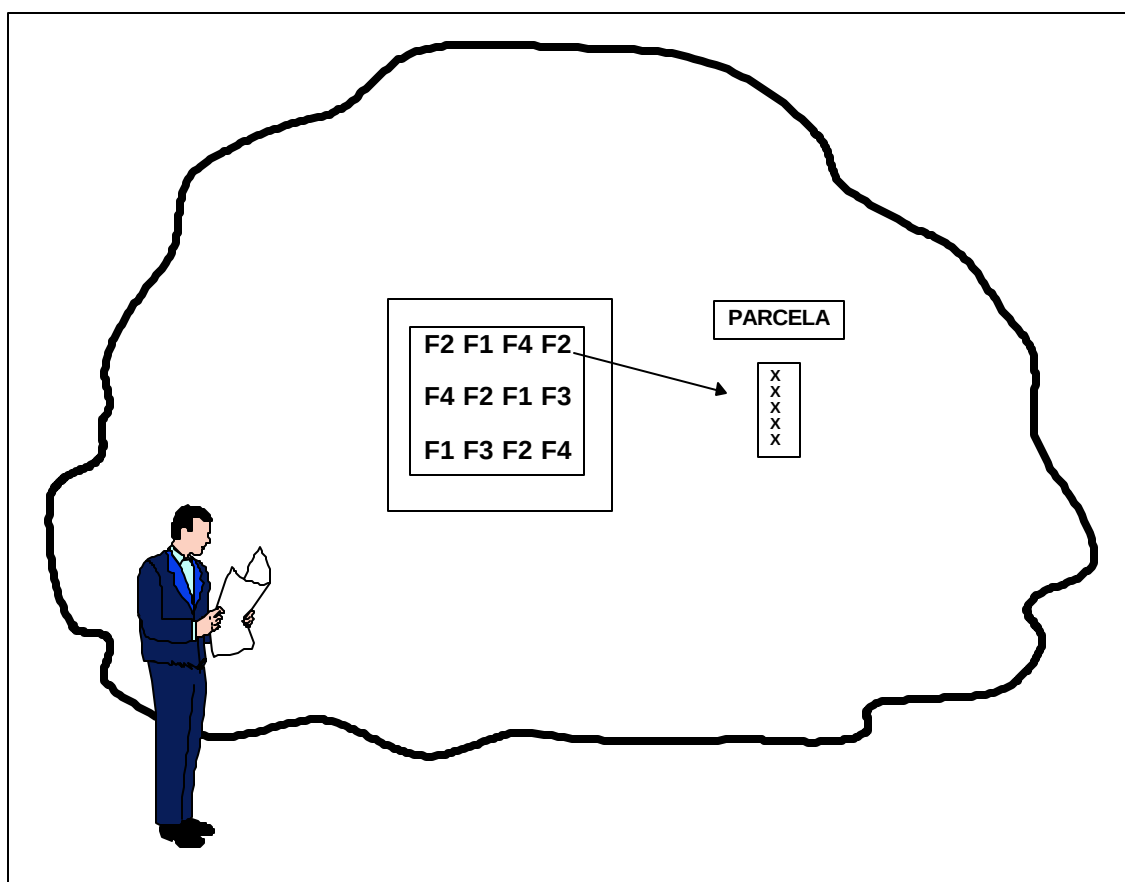


FIGURA 6
DISEÑO COMPLETAMENTE AL AZAR

En este tipo de diseño los tratamientos son categorías genéticas (por ejemplo familias) que son instaladas en las unidades experimentales distribuidas aleatoriamente por toda el área de prueba del ensayo. Un ejemplo de este diseño es presentado en figura 6, donde las condiciones del sitio es homogénea (por ejemplo la pendiente del terreno es cero por ciento).

Modelo

El modelo lineal del diseño completamente al azar puede representarse en la forma que se indica a continuación:

$$Y_{ij} = m + F_i + e_{ij}$$

donde, Y_{ij} = es la j-ésima observación correspondiente al i-ésimo tratamiento, m = efecto medio, F_i = efecto de la i-ésima familia, e_{ij} = es el error que se distribuye normal $N(0, \sigma^2)$.

La cuadro del análisis de varianza (ANDEVA) que permite realizar inferencias con respecto a las familias es la siguiente:

CUADRO 1
NDEVA DEL DISEÑO COMPLETAMENTE AL AZAR

Fuente de variación	Grados de Libertad	Cuadrados medios esperados
Familias (F)	f - 1	$\sigma_e^2 + n\sigma_f^2$
Error (e)	f(n - 1)	σ_e^2

donde, f = número de familias, n = número de repeticiones por familias

En el análisis de varianza (ANDEVA) del DCA, la varianza total es atribuida a dos fuentes de variación: tratamiento (familias) y al error experimental.

Ventajas

1. **Flexibilidad.** El número de tratamientos y repeticiones está limitado sólo por el número de unidades experimentales disponibles.
2. **Simplicidad.** El análisis estadístico es simple, a pesar de que el número de repeticiones varia con el tratamiento o si, varios tratamientos están sujetos a varianzas distintas (heterogeneidad del error experimental).
3. **La pérdida de información** debido a la pérdida de datos es relativamente pequeña comparada con otros diseños. Esto mejora la precisión del experimento que es particularmente importante en experimentos pequeños, donde los grados de libertad para el error experimental son menos de 20.
4. **Fácil de instalar.** Su instalación es relativamente más sencilla.

Desventajas

1. La principal desventaja de este diseño es la "ineficiencia". El error experimental incluye toda la variación entera entre unidades experimentales, excepto la debida al tratamiento.
2. Las condiciones del sitio deben ser totalmente homogéneas.
3. Imposibilidad de eliminar algunas parcelas producto de una catástrofe.

Como conclusión este diseño no debe utilizarse para evaluar material genético, es recomendable **siempre** utilizar bloques.

DISEÑO EN BLOQUES COMPLETOS AL AZAR (DBCA)

En este diseño las unidades experimentales se agrupan en bloques completos o repeticiones. Los bloques son considerados completos debido a que cada uno contiene todos los tratamientos. El número de unidades en un grupo es igual al número de tratamientos. El objetivo del agrupamiento es tener las unidades en un bloque tan uniforme como sea posible, de tal forma, que las diferencias observadas sean fundamentalmente debida a los tratamientos. Mediante el establecimiento de bloques la precisión del diseño aumenta, como resultado de un mayor control del error. Un ejemplo de este diseño es presentado en figura 7, en él se observa la presencia de 3 situaciones: pendiente,

afloramiento rocosos y una zona anegada, la existencia de un diseño en bloques completo al azar reduce estas fuentes de variación.

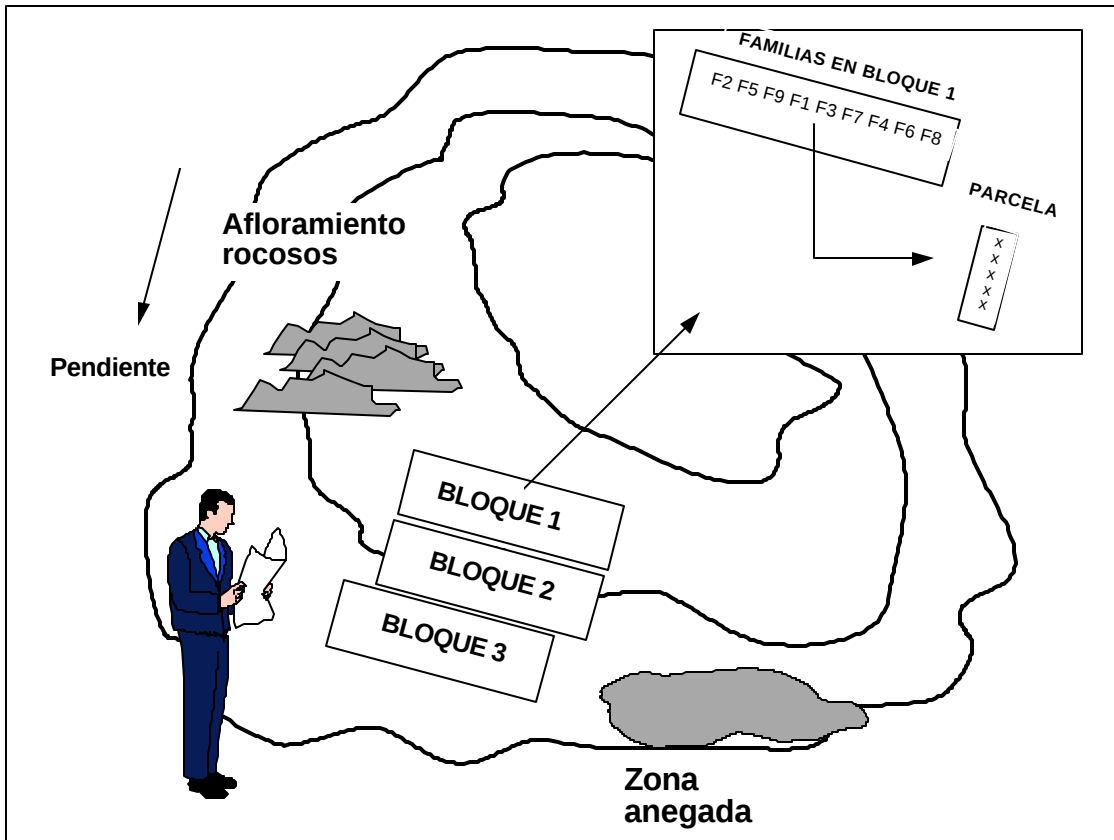


FIGURA 7

DISEÑO EN BLOQUES COMPLETOS AL AZAR

La variabilidad entre unidades en el mismo bloque es minimizada. La variabilidad entre bloques no afecta las diferencias entre las medias de los tratamientos, ya que cada tratamiento aparece un mismo número de veces en cada bloque. En ensayos en terreno por lo general un bloque consiste en un grupo compacto de parcelas en filas.

Durante el experimento todas las parcelas en un bloque deben ser tratadas tan uniformemente como sea posible. Cualquier cambio en alguna condición puede afectar los resultados obtenidos del bloque completo.

Cuando existe **balance** cada tratamiento aparece un número igual de veces en cada bloque y cada bloque contiene todos los tratamientos.

Este tipo de diseño es uno de los usados en el establecimiento de pruebas de progenie.

Modelo

El modelo para el diseño en bloques completos al azar, con interacción tratamiento y bloque es:

$$Y_{ijk} = m + F_i + B_j + FB_{ij} + e_{ijk}$$

donde, Y_{ijk} = Es la observación, m = efecto medio de la población, F_i = efecto de la i -ésima familia, B_j = efecto del j -ésimo bloque, FB_{ij} = interacción familia y bloque, e_{ijk} = error que se distribuye normal $N(0, \sigma^2)$.

Es decir, el modelo nos dice que una observación es el efecto de una media general (m), de una familia en particular (F_i), de una repetición o bloque (B_j), de una interacción familia y bloque FB_{ij} y finalmente del azar (e_{ijk}).

De acuerdo al modelo anterior, el análisis de varianza es:

CUADRO 2
ANDEVA DEL DISEÑO EN BLOQUES COMPLETOS AL AZAR

Fuente de variación	Grados de libertad	Cuadrados medios esperados
Familias (F)	f-1	$\sigma_e^2 + n\sigma_{fb}^2 + bn\sigma_f^2$
Bloques (B)	b-1	$\sigma_e^2 + n\sigma_{fb}^2 + fn\sigma_b^2$
Familias x bloques (FB)	(f-1)(b-1)	$\sigma_e^2 + n\sigma_{fb}^2$
dentro de parcela (e)	fb(n-1)	σ_e^2

donde f = número de familias, b = número de bloques y n = número de árboles por parcela.

En el análisis de varianza (ANDEVA) del DBCA, la varianza total es atribuida a tres fuentes de variación, diferencias entre: tratamiento (familias), bloque y error experimental.

Ventajas

1. Se obtiene una mayor precisión que en el DCA, por agrupar las unidades en bloques, cuando existe variabilidad del suelo.
2. No hay restricción en el número de tratamientos o de bloques.
3. El análisis estadístico es simple, en comparación a otros diseños estadísticos.
4. Si por alguna razón los datos de un bloque completo o de ciertos tratamientos son inservibles, estos datos pueden ser omitidos sin complicar el análisis. Si los datos de las unidades individuales se pierden pueden ser fácilmente estimados de tal forma que la conveniencia aritmética no se pierde. Si el error experimental es heterogéneo, igualmente se pueden obtener componentes insesgados aplicados a las pruebas de comparación específicas.

Desventaja

La principal desventaja es que cuando la variación entre unidades experimentales dentro de un bloque es grande, aumentará el valor de este componente. Esto ocurrirá cuando el número de tratamientos sea suficientemente grande, para no asegurar la uniformidad grupal de las unidades en los bloques. En tal situación, se deben utilizar otros diseños que controlen una mayor proporción de la variación.

DISEÑO DE CUADRADOS LATINOS

En el diseño de cuadrados latino (DCL) los tratamientos son arreglados de dos diferentes maneras: por filas y columnas. Cada tratamiento ocurre una vez en cada fila y columna. Mediante un análisis apropiados es posible remover desde el error la variabilidad debido a diferencias tanto en filas como en columnas.

Este diseño es usado cuando dos fuentes de variación son conocidas de antemano.

En ensayos de terreno la configuración es comúnmente cuadrada, permitiendo la remoción de la variación resultante de la diferencia en dos direcciones (fila y columna). Cuando hay interacción entre filas y columnas, columna y tratamiento no es posible realizar una prueba válida de significación. El diseño de cuadrados latinos no puede ser usado si no se puede asumir ausencia de interacción.

Modelo

$$Y_{ijkl} = m + T_i + F_j + C_k + e_{ijkl}$$

donde, Y_{ijkl} = Es la observación, m = efecto medio de la población, T_i = efecto del i -ésimo tratamiento, F_j = efecto de la j -ésima fila, C_k = efecto de la k -ésima columna, e_{ijkl} = error que se distribuye normal $N(0, \sigma^2)$.

Ventaja

Cuando existe un número reducido de tratamientos (menor a 8 familias) este diseño permite captar mejor la variabilidad ambiental.

Desventaja

La principal desventaja de este diseño es que el número de filas, columnas y tratamientos debe ser igual. Si hay muchos tratamientos el número de parcelas requeridas se vuelve muy pronto impracticable. Los cuadrados más comunes van desde 5 x 5 a 8 x 8. Los cuadrados latinos como un DBCA sufren de lo siguiente: cuando el tamaño del bloque aumenta, el error experimental por unidad probablemente también aumenta. Cuadrados pequeños aportan pocos grados de libertad para la estimación del error experimental y deben dar una disminución sustancial en el error experimental para compensar por los pequeños grados de libertad. Sin embargo, se puede utilizar más de un cuadrado en el mismo experimento.

DISEÑO DE BLOQUES INCOMPLETOS

Cuando el número de tratamientos en un experimento aumenta, el número de unidades experimentales requeridas para una repetición también aumenta, esto da como resultado un incremento del error experimental y de la heterogeneidad del bloque. Existen varios diseños que se agrupan bajo el nombre de "Diseño de Bloques Incompletos", donde el bloque completo es subdividido en bloques incompletos de tal forma que cada uno de los bloques incompletos contiene sólo una porción de los tratamientos.

La subdivisión en bloques incompletos es realizada de acuerdo a ciertas reglas que permiten la estimación del error experimental entre las unidades dentro del bloque incompleto.

Entre los diseños de bloques incompletos tenemos: diseños de bloques incompletos balanceados, látices y "set" en bloques. Cada uno de ellos se explican a continuación.

DISEÑO EN BLOQUES INCOMPLETOS BALANCEADOS (DBIB)

Los diseños experimentales conocidos como diseños en bloques incompletos balanceados (DBIB) son llamados balanceados debido a que cada tratamiento ocurre exactamente en la misma cantidad de veces en el ensayo, e incompletos debido a que los tratamientos no están presentes en todos los bloques.

Ventaja

Permite probar un gran número de categorías genéticas, con un tamaño de bloques pequeños, reduciendo la variabilidad dentro del bloque.

Desventaja

La principal desventaja de este diseño es que no pueden ser usados para todas las configuraciones experimentales. Si el número de tratamientos a comparar y el número de experimentos por bloques son fijos, luego el número de repeticiones de cada tratamiento es fijo.

DISEÑO DE LÁTICES (DL)

El diseño de látices es una variación de un diseño de bloques incompletos, donde estos son combinados en grupos para formar repeticiones separadas. Ellos pueden ser: látices balanceados o látices parcialmente balanceados.

Diseño de látices balanceados. Dentro del grupo de diseños de látices, los látices balanceados son parcialmente útiles; los rasgos especiales del diseño de látices balanceados que los distingue de otros látices, es que cada par de tratamiento ocurre una vez en el mismo bloque incompleto. Consecuentemente todos los pares de tratamientos son comparados con el mismo grado de precisión. El número de repeticiones y tratamientos es la restricción más severa. Los látices balanceados para 9, 16, 25, 49, 64 y 81 tratamientos son muy comunes. El análisis estadístico de este diseño es más complicado pero es preferible cuando el investigador desea hacer todas las comparaciones entre pares de tratamientos con igual precisión.

Diseño de látices parcialmente balanceados. En un látice parcialmente balanceado, cada tratamiento se presenta con ciertos tratamientos, no todos en un "set" de bloques incompletos.

Williams y Matheson (1995) explican el uso de los diseños en bloques incompletos en ensayo forestales y realizan una introducción a un tipo de diseño conocido como diseño en látice generalizado y describe un programa computacional denominado ALPHA+ que simplifica la construcción y aleatorización de esta clase compleja de diseños experimentales.

DISEÑO SETS EN BLOQUES (DSB)

Este es otra forma de diseños en bloques incompletos que fue descrito inicialmente por Schutz y Cockerham (1966) y usado por mas de 20 años en ensayos forestales en Nueva Zelanda. El diseño divide los tratamientos en un número semi-independiente de diseños en bloques completamente aleatorizados, de tal forma que todos los set son aleatorizados dentro de cada repetición (figura 8). Esto se ha probado ser muy robusto y consistente en la estimación de parámetros genéticos.

Ejemplo

Un ejemplo de este diseño se propone usar en la estrategia de **Eucalyptus globulus** de segunda generación (Ipinza, et al., 1994).

Cada "set" o conjunto está compuesto por 20 familias de una sublínea y de un control (compuesto de una mezcla de semilla de 24 familias) que será plantado por triplicado. De esta manera, cada "set" totaliza 23 parcelas (20 familias más tres repeticiones del control). Los ensayos consideran cuatro bloques completos, 1 "set" por cada sublínea, 23 parcelas por set y de 1 árbol por parcela, totalizando 1.104 árboles por cada prueba (4 bloques * 12 "sets" * 23 parcelas * 1 árbol).

El modelo estadístico del ensayo corresponde a:

$$y_{ijkm} = m + L_i + B(L)_{ij} + S_k + S * L_{ik} + S * B(L)_{ijk} + F(S)_{km} + L * F(S)_{ikm} + e_{ijkm}$$

donde Y_{ijkm} es la variable respuesta, m es el promedio general, L es el efecto de localidad, $B(L)$ son los bloques dentro de localidad, S son los "sets" de familias, $L*S$ es la interacción entre "set" y localidad, $B(L)*S$ es la interacción de bloques y "sets", $F(S)$ son las familias dentro de "set", $F(S)*L$ es la interacción de familias con localidad y e es el error.

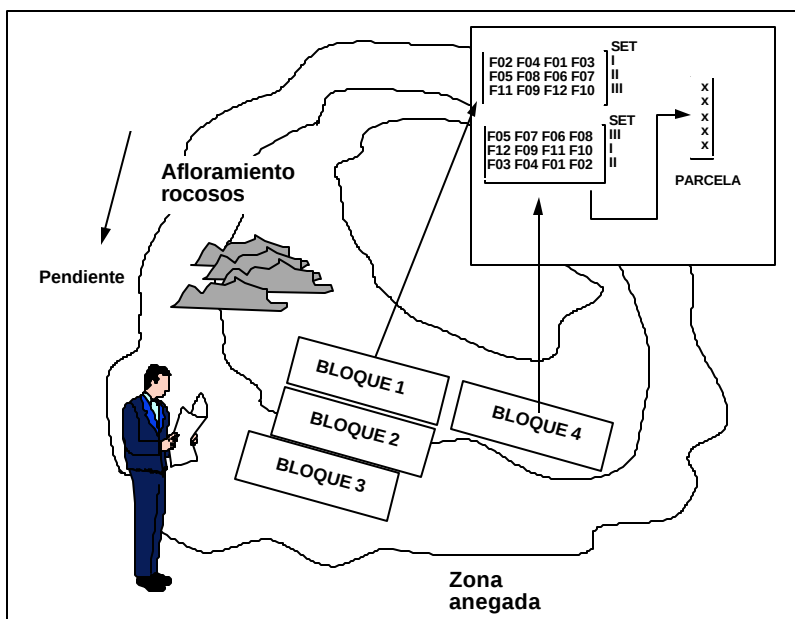


FIGURA 8
DISEÑO DE SETS EN BLOQUES

El análisis de varianza correspondiente al diseño de "sets" en bloques del ejemplo es:

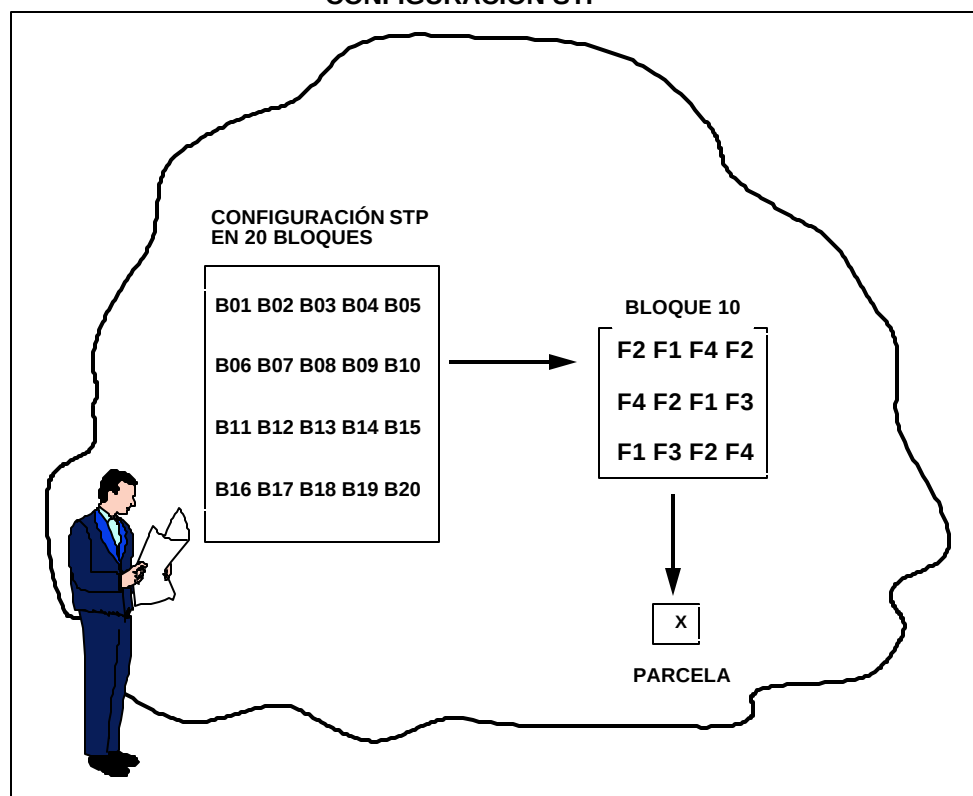
CUADRO 3
ANDEVA DEL DISEÑO SETS EN BLOQUES DEL EJEMPLO

Fuente de variación	Cuadrados medios esperados
Localidad (L)	
Bloques en localidad B(L)	
Set (S)	
Set x localidad (S*L)	
Set x bloques en localidad (S*B(L))	
Familias dentro set F(S)	$\sigma_e^2 + k_2 \sigma_{II}^2 + k_3 \sigma_f^2$
Familias dentro de set x Localidad (F(S)*L)	$\sigma_e^2 + k_1 \sigma_{II}^2$
dentro de parcela (e)	σ_e^2

USO DE LA CONFIGURACIÓN UN ÁRBOL UNA PARCELA (STP =SINGLE TREE PLOT)

Un ensayo de progenie de polinización abierta, puede ser establecido utilizando el sistema de un árbol una parcela (STP) o diseño de parcelas no contiguas. Con este diseño un árbol de cada una de las familias es asignado aleatoriamente a una "unidad experimental", y las unidades son comúnmente agrupadas en bloques, que son repetidas varias veces (figura 9).

FIGURA 9
CONFIGURACIÓN STP



Un modelo que puede ser utilizado:

$$Y_{ijk} = m + F_i + R_j + e_{ijk}$$

Asumiendo f familias (F) y r repeticiones o unidades (R), el cuadro de análisis de varianza es:

CUADRO 4
ANDEVA PARA LA CONFIGURACIÓN STP

Fuente de variación	Grados de libertad	Cuadrados medios esperados
Familias (F)	f-1	$\sigma_w^2 + \sigma_{fb}^2 + b\sigma_f^2$
Bloques (B)	b-1	$\sigma_w^2 + \sigma_{fb}^2 + f\sigma_b^2$
Familias x Bloques (FB)	(f-1)(b-1)	$\sigma_w^2 + \sigma_{fb}^2$
Dentro de parcela(W)	fb(n-1)	σ_w^2

Como n=1, el término error dentro de la parcela σ_w^2 tiene cero grados de libertad y no puede ser estimado, así que el modelo σ_w^2 es confundido con σ_{fb}^2 y el término combinado $\sigma_w^2 + \sigma_{fb}^2$ puede ser considerado como el término error (CM_e)², es decir, $\sigma_e^2 = \sigma_w^2 + \sigma_{fb}^2$ y la última línea del cuadro desaparece.

Una estimación de la varianza de la familia (σ_f^2) puede ser calculada mediante la deducción de los cuadrados medios (CM) para FB del CM de F y dividido por b. Las pruebas de significación son dadas por:

CUADRO 5
ANDEVA PARA LA CONFIGURACIÓN STP (CORREGIDO)

Fuente de variación	Grados de libertad	Prueba F
Familias (F)	f-1,(f-1)(b-1)	CM _f /CM _e
Bloques (B)	b-1,(f-1)(b-1)	CM _b /CM _e
Familias x Bloques (FB)	No se prueba	

En el caso de que la prueba F sea considerado un efecto fijo, luego el término interacción desaparece de los CM_e de B y no hay una prueba exacta para B. De la misma forma, si B es fijo no hay una prueba exacta para F.

Ignorando los términos de interacción se puede lograr una prueba para esta situación, pero puede no ser siempre válida.

Para los datos ajustados al efecto bloque (repetición), la heredabilidad individual se calcula de la siguiente manera:

$$h^2 = \frac{4 s_f^2}{s_e^2 + s_f^2}$$

²CM_e:Cuadrados medios del error

Ventajas

1. Permite muestrear la variabilidad dentro del sitio más completamente.
2. En el caso de que ocurra una catástrofe en el ensayo el STP puede ser analizado como un diseño de parcelas no contiguas, combinando dos o más bloques y restaurando en algún grado el balance a nivel de la parcela.

Desventaja

1. Requiere un máximo de cuidado de los árboles establecidos con esta configuración. Sin embargo a pesar de que es posible re-asignar las parcelas, esto no es conveniente realizarlo.
2. Al realizar un raleo se pierde la estructura familiar del ensayo.

DISEÑOS COMUNES UTILIZADOS EN PRUEBAS CLONALES

Los ensayos de pruebas clonales permiten evaluar la capacidad de enraizado de los clones que pertenecen a las poblaciones élite y están destinados a producir material para plantaciones operacionales.

Existen diferentes tipos de diseños para probar ensayos de pruebas clonales. A continuación se presentan dos tipos de ellos (a modo de ejemplo):

- Con estructura familiar no conocida
- Con estructura familiar conocida

Con estructura familiar no conocida

Consideremos que un ensayo clonal (sin estructura familiar) fue instalado con las siguientes características:

Existen "n" rametos provenientes de "c" clones, donde cada rameto es repetido en "b" bloques y "l" localidades (sitios).

El análisis de varianza para una prueba clonal tiene la siguiente forma:

CUADRO 5
ANDEVA PRUEBAS CLONALES CON ESTRUCTURA FAMILIAR NO CONOCIDA

Fuente de variación	Cuadrados medios esperados
Clones(C)	$\sigma_e^2 + n\sigma_{cb(l)}^2 + nb\sigma_{cl}^2 + ncl\sigma_c^2$
Localidades(L)	$\sigma_e^2 + n\sigma_{cb(l)}^2 + nc\sigma_{b(l)}^2 + nb\sigma_{cl}^2 + ncb\sigma_l^2$
Clones x localidades (CxL)	$\sigma_e^2 + n\sigma_{cb(l)}^2 + nb\sigma_{cl}^2$
Bloques en localidades (B/L)	$\sigma_e^2 + n\sigma_{cb(l)}^2 + nc\sigma_{b(l)}^2$
Clones x bloques en localidades Cx(B/L)	$\sigma_e^2 + n\sigma_{cb(l)}^2$
Rametos en parcela	σ_e^2

donde, σ_c^2 = Varianza clones, σ_l^2 = Varianza localidades, σ_{cl}^2 = Varianza interacción de clones y localidades, $\sigma_{cb(l)}^2$ = Varianza interacción de clones y bloques en localidades, $\sigma_{b(l)}^2$ = Varianza bloques en localidades, σ_e^2 = Varianza rametos en la parcela.

Los componentes de varianza tienen la siguiente forma:

$$s_C^2 = V_A + V_D + V_{AA} + V_{AD} + V_{DD} + \dots,$$

donde, V_A = varianza genética aditiva, V_D = varianza genética dominante, V_{AA} , V_{AD} , V_{DD} = varianza genética epistática debida a los efectos: aditivos por aditivos, aditivos por dominancia y dominancia por dominancia.

La varianza epistática total es,

$$V_I = V_{AA} + V_{DD} + V_{AD} + \dots$$

Luego, la varianza genética total (V_G) y la fenotípica (V_F) es estimada por:

$$V_G = s_c^2$$

$$V_F = V_G + s_{cl}^2 + s_{cb(l)}^2 + s_e^2$$

Con estructura familiar conocida

Consideremos que un ensayo clonal (con estructura familiar) que fue instalado con las siguientes características:

Existen "n" rametos provenientes de "c" clones de familias (f) de un ensayo de polinización abierta instalado en varias localidades, cada rameto fue repetido en "b" bloques completos por localidad.

El análisis de varianza para una prueba clonal, con estructura familiar conocida es:

CUADRO 6
ANDEVA PRUEBAS CLONALES, CON ESTRUCTURA FAMILIAR CONOCIDA

Fuente de variación	Cuadrados medios esperados
Familias (F)	$\sigma_e^2 + n\sigma_{b(l)c(f)}^2 + nc\sigma_{fb(l)}^2 + nb\sigma_{lc(f)}^2 + nbl\sigma_{c(f)}^2 + nbc\sigma_{fl}^2 + nbcl\sigma_f^2$
Localidades (L)	$\sigma_e^2 + n\sigma_{b(l)c(f)}^2 + nc\sigma_{fb(l)}^2 + ncf\sigma_{b(l)}^2 + nb\sigma_{lc(f)}^2 + nbc\sigma_{fl}^2 + nbcl\sigma_l^2$
Familias x localidades (FxL)	$\sigma_e^2 + n\sigma_{b(l)c(f)}^2 + nc\sigma_{fb(l)}^2 + nbc\sigma_{f(l)}^2$
Clones en familias (C/F)	$\sigma_e^2 + n\sigma_{b(l)c(f)}^2 + nb\sigma_{lc(f)}^2 + nabl\sigma_{c(f)}^2$
Localidades y clones en familias (LxC/F)	$\sigma_e^2 + n\sigma_{b(l)c(f)}^2 + nb\sigma_{lc(f)}^2$
Bloques en localidades (B)/L	$\sigma_e^2 + n\sigma_{b(l)c(f)}^2 + nc\sigma_{fb(l)}^2 + ncb\sigma_{b(l)}^2$
Familias y bloques en localidades (FxB/L)	$\sigma_e^2 + n\sigma_{b(l)c(f)}^2 + nc\sigma_{fb(l)}^2$
Bloques en localidades y clones en familias (B/LxC/F)	$\sigma_e^2 + n\sigma_{b(l)c(f)}^2$
Rametos en parcela	σ_e^2

donde, σ_f^2 = Varianza familias, σ_{fl}^2 = Varianza interacción familias y localidades, $\sigma_{c(f)}^2$ = Varianza clones en familias, $\sigma_{lc(f)}^2$ = Varianza interacción de localidades y clones en familias, $\sigma_{fb(l)}^2$ = Varianza interacción familias y bloques en localidades, $\sigma_{b(l)c(f)}^2$ = Varianza interacción bloques en localidad y clones en familias.

Los componentes de varianzas tienen la siguiente forma:

$$s_f^2 = Cov_{me} = (1/4)V_A + (1/16)V_{AA} + \dots$$

$$s_{c(f)}^2 = (3/4)V_A + V_D + (15/16)V_{AA} + V_{AD} + V_{DD} + \dots,$$

donde, Cov_{me} = covarianza de medios hermanos.

La estimación de los parámetros genéticos pueden ser estimados por:

$$V_A = 4(s_f^2)$$

$$V_D + V_I = s_{c(f)}^2 - 3(s_f^2)$$

$$V_G = s_f^2 + s_{c(f)}^2$$

$$V_F = V_G + s_{fl}^2 + s_{lc(f)}^2 + s_{fb(l)}^2 + s_{b(l)c(f)}^2 + s_e^2$$

REFERENCIAS

- Ahuja, M. y Libby, W. (Eds).1993. Clonal Forestry I (Genetics and Biotechnology). Springer-Verlag. 277 p.
- Andrew I. 1986. Simple experimental design for forestry trials, Forest Research Institute FRI Bulletin N° 71.
- Bridgwater, F., Talbert, J. y Rockwood, D. 1983. Field design for genetic test of forest trees. En: Progeny Testing of Forest Trees. Proceeding of Workshop on Progeny Testing. June 15-16, 1982, Auburn, Alabama. Southern Cooperative Series Bulletin No. 275. February 1983, pp. 28-39.
- Briscoe, C., 1990. Manual de Ensayos de Campo con Árboles de Usos Múltiples. Manual N° 3. Winrock International Institute for Agricultural Development. 143 p.
- Cochran, W. y Cox, G. 1973. Diseños Experimentales. Editorial Trillas, Mexico. 661 p.
- Ipinza, R., White, T. y Apiolaza, L. 1994. Revisión de la estrategia de **Eucalyptus globulus**. Cooperativa de Mejoramiento Genético. UACH, CONAF y Empresas Forestales, Valdivia, Octubre de 1994. 40 p. + anexos.
- Ipinza, R., Apiolaza, L., Morales, E., Pérez, E., Vergara, R. y Alvear, C. 1995. Curso: Aspectos Cuantitativos para el Mejoramiento Genético. Concepción, 24 al 26 de abril de 1995. Cooperativa de Mejoramiento Genético. UACH/CONAF/ EMPRESAS FORESTALES. 188 p.
- Ipinza, R. 1998. Mejoramiento Genético Forestal. Serie Técnica No. 42. Santafé de Bogotá, Agosto de 1998. Programa CONIF - Miniagricultura. 162 p.
- Libby, W. y Cockerham, C. 1980. Random non-contiguos plots in interlocking field layouts. Silvae Genet. 29:183-190.
- Loo-Dinkins, J. 1992. Field Test Design. En: Handbook of Quantitative Forest Genetics. Lauren Fin, Sharon T. Friedman, Janet V. Brotschol editors. Kluwer Academic Publishers, pp. 96-139.
- Matheson, A.; Brown, A y Cunningham, R. 1978. Statistics: Design of experiments. En: International training course in Forest tree breeding. Selected Reference Papers. Australian Development Assistance Agency. pp. 1-20.

Williams, E. y Matheson, A. 1995. Experimental Design and Analysis for Use in Tree Improvement. CSIRO-ACIAR. 174 p.

Zobel, B. y Talbert, J. 1988. Técnicas de Mejoramiento Genético de Árboles Forestales. Limusa. 545 p.

ESTABLECIMIENTO DE ENSAYOS

María Paz Molina Brand¹
Roberto Ipinza Carmona²

INTRODUCCIÓN

El establecer una prueba genética es una actividad muy importante en un programa de mejoramiento genético. El mejorador forestal tiene que realizar una adecuada planificación que considere claramente actividades, personal y costos involucrados en el desarrollo de ésta operación.

Se analizarán los antecedentes teóricos básicos que el mejorador debe considerar dentro de su planificación de actividades, para llegar a la instalación y posterior mantención de la prueba genética. Los aspectos de costos se tratan de forma general con la presentación de un ejemplo para el establecimiento de un ensayo de progenies.

METODOLOGÍA PARA EL ESTABLECIMIENTO DE ENSAYOS GENÉTICOS

La metodología para el establecimiento de ensayos genéticos debe estar basada en una planificación acabada donde los plazos y las oportunidades propuestas se cumplan en gran medida. Se debe recordar que el objetivo de establecer en forma intensiva estos ensayos responde a que en el menor plazo posible los individuos deben ser capaces de expresar su potencialidad de crecimiento. Es muy importante asegurar la supervivencia de los árboles y es por ello que no se deben escatimar esfuerzos en las labores de establecimiento. Se debe recordar que en ningún momento se quiere evaluar la supervivencia de familias ni de procedencias sino su expresión fenotípica en el menor tiempo posible.

A modo ilustrativo se presenta en la figura 1 un cronograma básico de actividades para un período de 36 meses. Estas actividades permiten alcanzar una prueba genética de calidad, y obtener por ende información confiable para la toma de decisiones.

¹ Ingeniero Forestal, Instituto Forestal, Km 7,5 Camino a Coronel, Concepción, Chile.
e-mail: mmolina@infor.cl

² Ingeniero Forestal. Dr. Ingeniero de Montes. Instituto de Silvicultura. Universidad Austral de Chile, Casilla # 567. Valdivia, Chile.
e-mail: ripinza@valdivia.uca.uach.cl

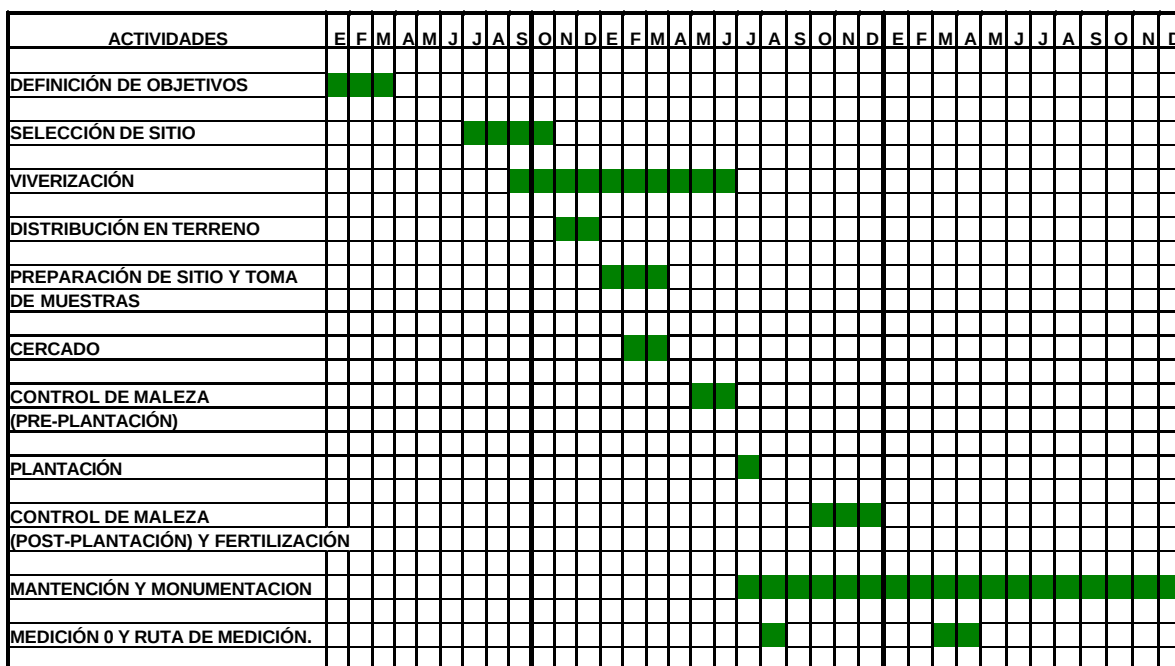


FIGURA 1
CRONOGRAMA DE TRABAJO PARA EL ESTABLECIMIENTO DE ENSAYOS GENÉTICOS

LABORES A DESARROLLAR EN EL ESTABLECIMIENTO DE ENSAYOS GENÉTICOS

Consideraciones Generales del Diseño

Una vez definido el diseño experimental, de acuerdo al número de tratamiento (procedencias, familias o progenies, clones, etc.) y de las repeticiones o bloques necesarios para la validez estadística, una consideración importante es definir bloques o repeticiones lo más cuadrados posibles con el fin de aminorar en mayor medida las diferencias de sitio entre la primera y última planta presente en cada bloque o repetición. Esto es válido en ausencia de pendientes. También, es necesario señalar que en ningún caso el bloque o repetición debe estar dividido, siempre debe ser un paño continuo y en un sector que no tenga variación aparente. Se debe recordar que la diferencia entre repeticiones o bloque, en cuanto a homogeneidad de sitio está permitida ya que suele ser corregida en los análisis estadísticos, sin embargo la variación en el bloque o repetición se convierte en error y no es posible cuantificarla.

La no consideración de estos aspectos significará un ensayo deficiente y sin validez ni certeza de los parámetros genéticos que se obtengan de él.

Selección de sitio

La selección del sitio debe hacerse preferentemente en invierno con el fin de visualizar la homogeneidad real del sitio. Es frecuente encontrar lugares que se inundan en invierno situación que no se evidenciará en una selección de verano.

Por esta razón en el momento de seleccionar el sitio se debe establecer un croquis que indique claramente los lugares con problemas, es decir con anegamiento, o irregularidades topográficas, entre otros. De esta forma será posible determinar la superficie potencialmente efectiva para establecer el ensayo, es decir establecer en forma exacta una configuración del diseño de campo.

El sitio debe ser tan uniforme como sea posible en relación a, pendiente, exposición y características del suelo. El sitio no necesariamente tiene que ser plano, su superficie debe ser homogénea evitando afloramiento rocosos. La uniformidad del suelo debe ser chequeada por un análisis de suelo, además se debe hacer una completa descripción pedológica de él. La fertilidad de un sitio puede ser muy variable, tal como se refleja en el siguiente mapa de contorno de fertilidad (figura 2).

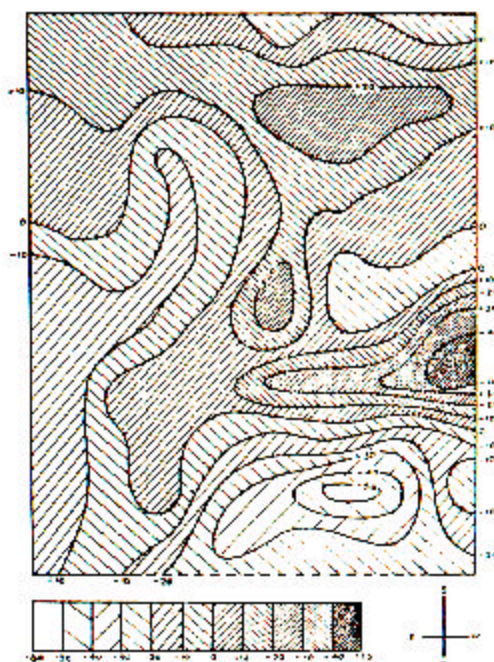


FIGURA 2
MAPA DE CONTORNOS
(FUENTE Panse y

DE FERTILIDAD
Sukhatme, 1963)

Cuando se conoce el significado de la interacción genotipo ambiente entre diferentes tipos de sitios; por ejemplo, interacción entre ensayos establecidos en sitios de diferente fertilidad o productividad, o la interacción entre ensayos establecidos en sitios con suelos de origen granítico versus sitios de origen volcánico. Esta información permite decidir el tipo de sitio donde se deben establecer los ensayos, si la interacción es cero, los ensayos se pueden establecer en cualquier sitio. Por otro lado, si la interacción es significativa, el cambio de sitio para el ensayo significa un cambio de "ranking" de las familias (Namkoong, 1979).

En la selección de sitios, la regla básica es instalar las pruebas genéticas en sitios o áreas representativas de los suelos donde se establecen las plantaciones operacionales, esto es particularmente válido cuando se desconoce la interacción genotipo ambiente.

Bajo este contexto la elección del sitio o área donde se va a localizar la prueba genética es muy gravitante en la calidad de la información que de ésta se pueda obtener, razón por la cual se deben evitar situaciones extremas de las condiciones edafoclimáticas. Incluso el sitio debe ser el mejor, plano, fértil, etc., para así tener las respuestas en el menor plazo posible.

Como en algunas ocasiones se cuenta con varios sitios para seleccionar y se requiere de 2 o más áreas para el establecimiento de las pruebas, el mejorador debe recorrer estas posibles zonas para realizar una preselección y observar en terreno si le son o no de utilidad.

En este sentido quién ejecute esta labor deberá a lo menos considerar las siguientes características o condiciones antes de que se realicen otro tipo de estudios, por ejemplo, análisis de suelo, entre ellas:

- Homogeneidad topográfica, esto significa que las áreas seleccionadas deben ser preferentemente planas o ligeramente onduladas. Si no se cuenta con esta situación las **pendientes deben ser menores a un 25 %**.
- Exposición, es muy importante que la prueba tenga la menor cantidad de variación ambiental, así es que si sólo se dispone de sectores de ladera, se deberá tener especial cuidado en que la unidad muestral quede preferentemente **en una sola exposición**.
- Drenaje, este factor se hace especialmente relevante durante la búsqueda de los sitios que se recomienda hacerla a fines de invierno comienzos de primavera.

Lo más importante es que se deben elegir aquellos sitios con un **escurrimiento superficial y una infiltración muy eficiente**, si esto no fuera así lo podremos detectar en la época antes señalada por cuanto será evidente la acumulación de agua o anegamiento de zonas dentro del área, lo cual nos permitirán tomar una mejor decisión sobre la distribución del material o simplemente el rechazo del sitio.

En términos del espacio requerido, para la instalación del ensayo se debe considerar una superficie adecuada en la cual se incluyan los bloques y/o repeticiones, dos hileras de aislación y 5 metros desde el cerco al ensayo. Esta última consideración corresponde al establecimiento de un cortafuego para la protección del ensayo, por lo tanto esta superficie adicional deberá estar mantenida sin vegetación durante la permanencia total del ensayo como tal.

El lugar de ensayo debe estar en un lugar accesible en cualquier época del año. Sin embargo, es preferible que no esté muy expuesto a un gran flujo de visitantes no autorizados.

A modo de resumen en la figura 3 se presentan las fases a seguir para la selección de un sitio para el establecimiento de un ensayo genético.

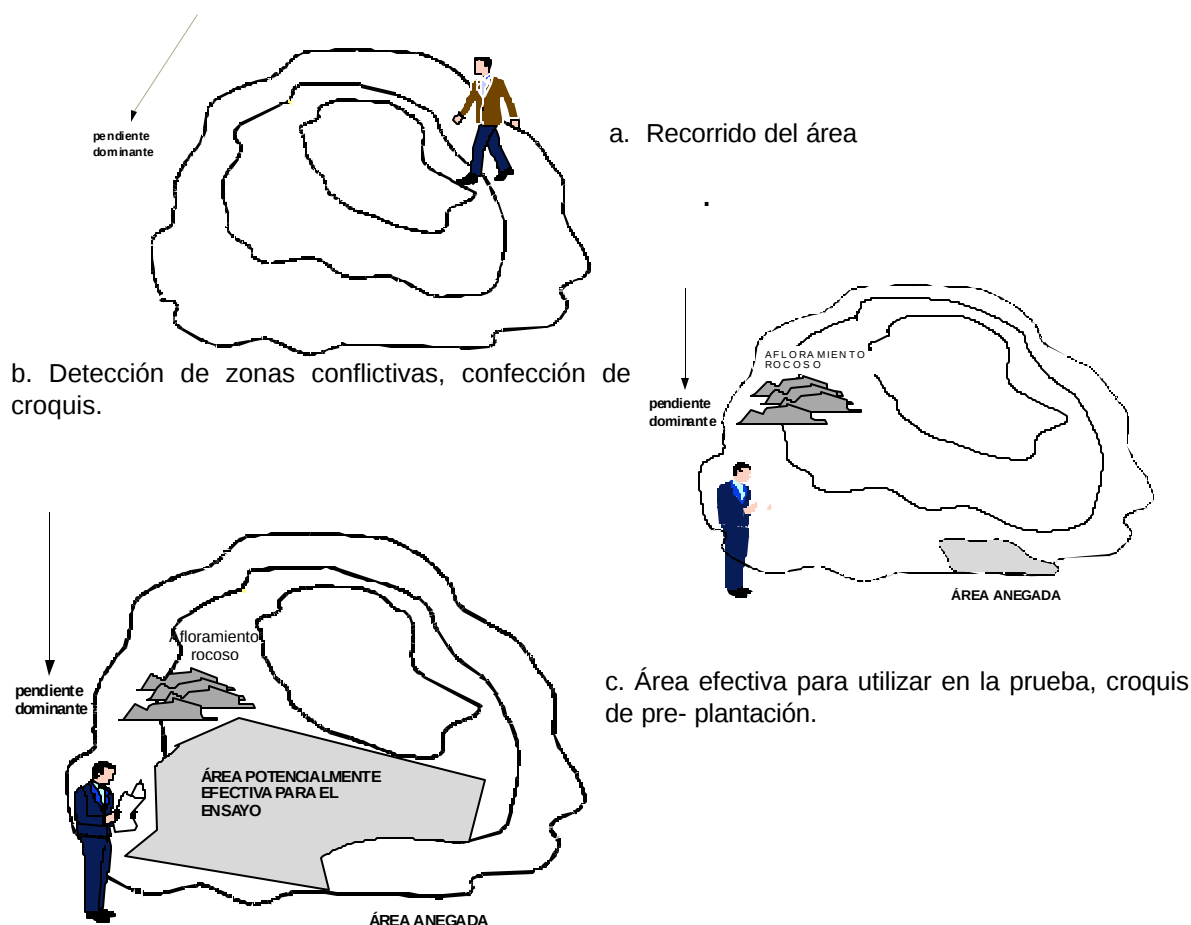


FIGURA 3
SECUENCIA LÓGICA EN SELECCIÓN DE SITIO Y ÁREA PARA LA PRUEBA GENÉTICA

Limpia

Previo a la preparación del suelo y a la plantación, se debe realizar una limpia de todo el material arbóreo y arbustivo presente en el lugar; con el objeto de eliminar la competencia de especies leñosas y facilitar las faenas de plantación. La actividad de habilitación del terreno puede realizarse en forma mecanizada o manual.

En zonas en que no se han realizado actividades de preparación de suelo con anterioridad, se puede efectuar un roce manual o mecánico y hasta 2 a 3 desbrotes. El roce manual se realiza mediante el uso de rozón, hacha y motosierra. En el caso del roce mecánico se utiliza máquina trituradora con un rodillo que permite la fragmentación de todo el material existente. Este último sistema no es aplicable en aquellas áreas cuya pendiente es mayor a 30%. El rendimiento del roce mecanizado bordea las 2 ha/hora.

La labor de limpia y el medio que se use depende fuertemente del tipo de suelo, de su uso pasado, de la topografía, y del método de plantación que se vaya a utilizar. De este modo, en aquellos suelos de origen agrícola que se encuentren despejados debido a al labor de cultivo anterior, la aplicación de químicos es suficiente además de recomendable.

En aquellos lugares definidos como forestales, cuyas características topográficas varían mucho y con pendientes más pronunciadas, la preparación del suelo se hace de acuerdo a éstas características, implicando, la realización de fajas despejadas, apilamiento del material entre fajas y mantención mediante desbrote y aplicación de químicos. Cabe recordar que se deben preferir, para el establecimiento de ensayos de progenie, sectores más bien planos dado que aseguran una mayor homogeneidad del sitio.

Se deben evitar quemas de desechos dentro del área de ensayo, ya que se introduce un nuevo elemento de heterogeneidad en el sitio, el cual se materializa en la pérdida de microorganismos del suelo y pérdida de productividad en el mediano plazo, lo cual es crítico cuando las rotaciones son cortas. Tampoco se debe olvidar la probabilidad de incendios que los desechos conllevan, por lo que las quemas deben quedar sujetas a las restricciones de CONAF (Corporación Nacional Forestal), o el organismo responsable en cada situación, lo que puede provocar, de algún modo, variaciones en la planificación del establecimiento del ensayo.

Actualmente muchas empresas están enfrentando la realidad de poseer cada vez menos superficies adecuada para la instalación de ensayos. Por ello, se están habilitando áreas de plantaciones o de ensayos que hayan cumplido su edad de rotación. Frente a estos se presenta el problema de gran cantidad de desechos, principalmente arbóreos. Las nuevas políticas ambientales y productivas sugieren la incorporación de estos desechos al suelo utilizando para estos fines máquinas trituradoras de desechos. La experiencia de INFOR (Instituto Forestal) en este campo es con la máquina BRUSHCO con la cual los desechos pueden ser reducidos a longitudes de 0,5 m siendo un tamaño apropiado para cualquier faena de plantación, además de facilitar su reincorporación al sistema en el corto plazo.

Preparación del suelo

La preparación del suelo es un factor de gran importancia en el establecimiento de plantaciones. Es aconsejable efectuar una preparación intensiva del suelo de modo de asegurar una alta supervivencia y ayudar al crecimiento inicial de las plantas. En general, el objetivo que se persigue es la alteración positiva del sitio inmediato a la planta y de ese modo evitar un cambio brusco en las condiciones iniciales de desarrollo que pudieran redundar en una disminución de la tasa de crecimiento.

Dentro de los métodos utilizados podemos encontrar una gran gama que va a depender del tipo de suelo a intervenir y del presupuesto (cuadro 1).

CUADRO 1
MAQUINARIA COMÚNMENTE UTILIZADA EN LA PREPARACIÓN DE SUELO

MAQUINARIA	TIPO DE SUELO	RENDIMIENTO
Bulldozer D-8 con rastra Savannah	Metamórficos Arcillosos	1,6 - 2,1 horas/ha
Skidder 721 E con Escarificador KBM	Granítico Arcilloso	0,68 - 1,06 horas/ha
Bulldozer D-65 con Ripper Moulder	Metamórficos Arcillosos	2,0 - 2,5 horas/ha
Subsolador con tractor CASE 885	Trumaos (cenizas volcánicas)	0,83 jornadas/ha
Subsolador con tractor CASE 885	Graníticos	1,0 jornadas/ha
Subsolador con tractor CASE 885	Depositacional	0,83 jornadas/ha

El proceso de preparación de suelos comienza como primera actividad mediante el subsolado. Este se realiza a fin de modificar inicialmente las características granulométricas del suelo, facilitando con esto proveer a la planta de un medio mullido y de fácil penetración para el sistema radicular.

El subsolado se realiza en forma mecanizada, utilizando tractores o bulldozer dependiendo de la profundidad del subsolado y el tipo de subsolador a emplear. Cuando el subsolado es hasta 50 cm de profundidad se puede usar tractor agrícola de doble tracción. En el caso de requerir profundidades mayores es recomendable el uso de bulldozer.

La profundidad de preparación e incluso la ejecución de la actividad depende fuertemente del tipo de suelo en preparación. En suelos arcillosos se sugiere un subsolado más profundo, 60 a 80 cm, contra el tratamiento a 40 a 60 cm realizado en suelos trumaos, principalmente, debido a las características granulométricas de este tipo de suelo. Las arcillas, son el tipo de suelo más favorecido por la actividad del subsolado ya que éste mejora temporalmente sus características físicas.

Sin duda, esta actividad es bastante costosa y los rendimientos también se relacionan con la profundidad del subsolado. A modo de ejemplo, los rendimientos del tractor agrícola son de 6 a 8 ha/día contra los 2 a 3 ha/día de bulldozer.

La preparación del suelo se realiza generalmente en enero, febrero o marzo, de modo de evitar el exceso de humedad o posibilidad de lluvia sobre el suelo, lo que genera barro y dificulta los movimientos del tractor o "bulldozer". Otro aspecto a considerar es que la preparación del suelo en terrenos húmedos, especialmente arcillosos, provoca un endurecimiento de las paredes abiertas, evitando la penetración de las raíces de las plantas. Al finalizar esta labor, y cuando han empezado las primeras lluvias, permitiendo un nivel de humedad aceptable, se utiliza rastra de disco para disminuir el tamaño de los terrones.

Es preciso señalar que la línea de subsolado indica la línea de plantación, por lo que se requiere que entre cada línea de subsolado existan alrededor de 3 m de separación. Este distanciamiento permite

la incorporación de maquinaria forestal para faenas silvícolas posteriores que se quieran implementar en el ensayo (descompactación, polinizaciones controladas, cosecha de frutos, entre otros).

Control de competencia

Experiencias realizadas en el país y en el exterior han demostrado que el control de la competencia, principalmente de la vegetación herbácea, es determinante en el establecimiento de plantaciones con **Eucalyptus** y latifoliadas en general. Incluso actualmente en **Pinus radiata** se están haciendo labores de control de maleza tan exhaustivas como en eucalipto, mejorando considerablemente el crecimiento inicial y la supervivencia.

Ensayos practicados en Nueva Zelanda, señalan que en zonas con precipitaciones de 1560 mm/año, plantaciones donde se ha realizado el control de maleza tienen un 50% más de volumen a los 11 años de edad que en aquellas donde no se ha efectuado el control. Por otro lado en zonas con 800 mm/año de precipitación, se determinó que el crecimiento en volumen era tres veces superior en las plantaciones con control.

Otra ventaja del control de malezas, dependiendo del tipo de ésta, es que permite un adecuado acceso para faenas de silvicultura y reduce los riesgos de incendio.

La aplicación de técnicas de preparación de suelos tan intensivas como las señaladas necesariamente conllevan a una proliferación de la vegetación herbácea. Es por ello que el control de maleza no debe ser descartado bajo ninguna circunstancia.

Por otra parte enfrentar el problema de las malezas, implica realizar acabados estudios que permitan conocer con cierta exactitud el tipo de maleza que está presente en el sitio seleccionado y por otro estar prevenido ante la aparición de otras nuevas.

Herbicidas no selectivos como glifosato y sulfosato pueden ser aplicados para el control de una amplia variedad de malezas herbáceas, mono y dicotiledóneas anuales, perennes como también especies arbustivas leñosas.

La aplicación de los herbicidas deberá programarse de tal manera de buscar mayor actividad, en vez de selectividad, lo que ocurre normalmente desde primavera a mediados de verano para los fenoxiácidos y hasta otoño para glifosato y sulfosato en los países templado y en los momentos sin lluvias en los países más lluviosos, no obstante es necesario buscar asesoría local para cada caso. Dependiendo de la persistencia de los herbicidas en el suelo se deberá determinar con que anticipación a la plantación se deberá realizar la aplicación.

A partir de la experiencia operacional y experimental recabada en el país, se señala que es posible efectuar un control de maleza químico previo a la plantación, a lo menos 20 días antes, aplicando Glifosato o "Glyphosate", conocido comercialmente como "Roundup", el cual corresponde a un herbicida sin efecto residual no selectivo, en dosis de 4 a 5 litros, de ingrediente activo por hectárea diluido en aproximadamente 180 litros de agua. Este elemento actúa por contacto y es soluble en agua, por ello se debe cuidar de no aplicarlo en días ventosos donde puede ocasionar graves daños a plantaciones aledañas o al aplicador. Su solubilidad en agua lo restringe a que su efecto no será el mismo si hubiera algún tipo de precipitación en un plazo menor a los tres días luego de ser aplicado.

Por otra parte el glifosato es un producto muy volátil y su aplicación debe hacerse a temperaturas menores a los 22° C, lo que obliga a hacer la aplicación antes de las 11 a.m. o después de las 4 p.m..

El efecto del glifosato es directamente sobre las hojas de las malezas y suele utilizarse con un adherente (Kaytar o Unifilm) que lo habilita para aumentar la superficie de contacto. En algunos casos

el glifosato se aplica junto con sulfato de amonio que adecúa el pH, lo que aumenta la eficiencia del producto. Se ha observado que este producto no es efectivo sobre la zarzamora, la aliaga, renuevos de nativo, maqui, retamillo ni sobre la regeneración de **Pinus radiata**, para estos casos se usa Garlón (2 litros/30 litros de agua/ha).

Una vez realizada la plantación la aplicación de herbicidas persigue mantener a las plantas sin competencia por malezas durante el mayor tiempo posible. El concepto básico es "cero malezas" durante el máximo periodo posible hasta que la plantación se establezca y cubra con sus copas el suelo (hasta los 2 años en el caso de eucalipto). A este respecto algunas estimaciones de las empresas, realizadas en plantaciones operacionales, atribuyen entre un 70 a 90% de la disminución del crecimiento juvenil a la competencia por malezas.

En cuanto al control de competencia post-plantación esta se ha hecho una práctica común incluso en plantaciones de uso operativo, especialmente en eucalipto. En estos casos se aplican herbicidas especiales que van dirigidos a la semilla de la maleza (Simazina en dosis de 4,5 a 6 litros/ha), por lo tanto no reviste un mayor cuidado su aplicación directa sobre el ensayo o plantación. Como sistema de control post-plantación también se utilizan herbicidas de contacto (glifosato en dosis menores de 3 litros/ha), pero los cuidados en su aplicación deben extremarse al punto de proteger cada una de las plantas, lo cual eleva significativamente los costos.

Los equipos empleados en esta actividad, por lo general, corresponden a tractores agrícolas o bombas de espaldas.

En el caso del uso del tractor, se adosan a este barras aspersoras de longitud igual a la distancia entre hilera de plantación. En el caso de utilizar bomba de espalda, ésta posee una boquilla de aspersión que presenta un protector con el fin de evitar el contacto directo con las plantas. Cabe señalar que en este último método la aplicación del producto se dirige directamente al suelo, conformándose, de este modo, en un método más seguro para la aplicación de herbicidas de contacto.

En muchos casos las pruebas genéticas son ensayos que no superan las 6 hectáreas por lo cual no se descarta el control de maleza manual. Su costo es más bien elevado, sin embargo no existe riesgo de toxicidad en las plantas por una dosis mal prescrita o falta de pericia del aplicador.

Sintetizando la fase de control de competencia, la normativa general para las pruebas genéticas es que el control de maleza se haga a lo menos durante los primeros 5 años o en especies de rápido crecimiento hasta el cierre de copas, ya que esto no sólo permitirá la libre expresión del material, sino que también servirá para prevenir posibles daños por incendios, para airear el sotobosque y disminuir el inoculo potencial de hongos foliares, y finalmente para una adecuada accesibilidad que permitan la clara identificación de familias y bloques durante las faenas de medición.

Debemos ser muy rigurosos y recordar que el fin último de estas pruebas es la obtención de información para la toma de decisiones, y que esa información debe ser el real potencial de la planta o especie por sí misma y por lo tanto el efecto ambiental debe ser reducido al mínimo en esta expresión de las características del individuo.

Sin lugar a dudas, el óptimo en esta fase sería realizar un control total de las malezas, pero como en términos prácticos esto es difícil de llevar a cabo, la normativa mínima a seguir para que esta variable ambiental no influya en los resultados de la información, es la siguiente:

- El control se debe considerar necesario cuando la altura de la malezas sea como máximo 5 cm.
- Control químico en la faja de plantación.
- Realizar control mecánico y/o químico, en dosis subletal, entre las fajas de plantación.

Fertilización

La mayoría de las especies de latifoliadas, especialmente las de rápido crecimiento, responden positivamente a la aplicación de fertilizantes, por lo que en muchos países ha llegado a ser una práctica usual en el establecimiento de plantaciones.

Los elementos y dosis a aplicar en una fertilización no constituyen una información que pueda ser generalizada. Cada sitio tiene sus propios requerimientos, por lo que la determinación de los elementos y sus tasas de aplicación debe hacerse para cada caso en particular. Por lo tanto, es conveniente hacer un análisis del suelo para lograr un diagnóstico más preciso. Con posterioridad a la plantación también puede efectuarse un análisis foliar de modo de aplicar alguna fertilización correctiva. Actualmente existen estudios que revelan las ventajas en crecimiento con la aplicación de fertilizantes hasta el segundo e incluso tercer año de establecimiento.

Se debe señalar en forma muy categórica que el uso de fertilizantes en las pruebas genéticas sólo son de tipo preventivo o correctivo, en ningún caso son programas de tipo nutricional.

De un estudio realizado por INFOR (Instituto Forestal) se desprende que la totalidad de las empresas utilizan como nutrientes básicos nitrógeno, fósforo y potasio (NPK). Estos elementos son aplicados en la generalidad de los casos en forma de mezcla única, en la cual el fósforo constituye cuantitativamente el principal elemento, participando en proporciones cercanas al 50% de la mezcla.

La dosis de aplicación de la mezcla de NPK presentan una amplia fluctuación desde 80 g por planta hasta los 300 g por planta. Esta variación responde fundamentalmente al uso anterior del suelo. Los terrenos que fueron utilizados para la agricultura, son especialmente exigentes en fertilizantes.

En el caso de las empresas que incorporan los elementos incluidos en diferentes productos, aplican el fósforo como fosfato, debido a que de esta forma no sufre lixiviación. La dosis de aplicación es de 30 g por planta. El objetivo principal de la aplicación de fósforo es la promoción del crecimiento del sistema radicular.

El nitrógeno se aplica en forma de urea en dosis de 70 g por planta y el potasio como mureato de potasio en dosis de 50 g por planta.

Otro elemento de uso común es el boro. Cuando este nutriente se aplica en el año de plantación es incluido en la mezcla de NPK. Sin embargo, las deficiencias de boro se manifiestan después de un año de crecimiento por lo que algunas empresas realizan aportes de boro post-plantación.

En los casos que se detecta déficit de magnesio, este elemento se aplica en forma de sulfato de magnesio en dosis de 20 g por planta.

Cuando el pH del suelo es inferior a 5,8, lo que es un valor inadecuado para el desarrollo de las especies forestales, es común la aplicación de calcio en dosis que fluctúan entre 120 a 200 g por planta.

Las dosis descritas anteriormente son a modo de ejemplo y corresponden a las utilizadas en forma operacional por la mayoría de las empresas forestales. Sin embargo, cabe recordar que la definición final de las dosis a utilizar debe ser determinada luego de un análisis de suelo. La práctica de esta metodología asegura una entrega eficiente de nutrientes además de disminuir los costos dado que se pueden aplicar elementos en dosis exageradas o innecesarias.

Una vez determinados los elementos deficitarios y sus dosis, se procede a aplicar el fertilizante en pequeñas zanjas (2 ó 4), separadas 10-15 cm de la planta, las que posteriormente se cubren para

evitar volatilización y arrastre por agua o viento. El aplicar el fertilizante en una mayor cantidad de puntos o zanjas, implica un menor rendimiento de la faena, pero a su vez ofrece ciertas ventajas dado que permite un desarrollo radicular más simétrico. En el caso del eucalipto se reconoce que es sensible a la presencia de nutrientes y desarrolla sus raíces en una sola dirección si el punto de aplicación es uno, si existen problemas de viento la planta eventualmente podría volcarse. Por otra parte, el fósforo tiene poca movilidad por lo tanto si las raíces no pasan cerca del punto de aplicación la planta no lo absorbe.

En relación a la oportunidad de aplicación de fertilizantes es muy usual la fertilización en el momento de la plantación aplicando la dosis en el mismo hoyo de la planta. Este último método implicaría una disminución importante en jornadas-hombre en plantaciones de tipo operacional. En cuanto a resultados aparentemente la eficiencia de incorporación de productos es bastante alta.

La época de aplicación está sujeta a factores ambientales tales como el viento y a factores propios de la fisiología de la planta. Para el caso de eucalipto, la fertilización temprana en el momento de la plantación no es contraproducente dado que en general los eucaliptos son especies que prácticamente no tienen receso vegetativo, sin embargo se ha observado que en lugares expuestos a vientos fuertes se produce caída de árboles dado que la estimulación del fertilizante apunta principalmente a la parte aérea, la cual crece en forma desproporcionada con respecto al sistema radicular obteniéndose con ello una baja capacidad de anclaje de las plantas. En este caso se recomienda o la postergación de la fertilización para mediados de primavera o bien un subsolado o preparación de suelo del tipo reticulado con el fin de promover una mayor dispersión del sistema radicular.

Para el caso de latifoliadas de hoja caduca la época de fertilización recomendada es fines de Invierno o comienzos de Primavera, cuando ya se ha iniciado el crecimiento vegetativo y la planta es capaz de utilizar los nutrientes aportados, hacerlo en el momento de la plantación no tendría ningún sentido puesto que esta en general se lleva a cabo en invierno cuando las plantas se encuentran en receso vegetativo.

Plantación

El desarrollo de la plantación o establecimiento del ensayo de progenies se constituye en una tarea de sumo cuidado. La mantención de la identificación de las plantas así como también la correcta ubicación de estas en terreno es fundamental para la obtención de eficiencia en el ensayo de progenies.

Durante el proceso de producción de plantas éstas fueron claramente identificadas en cuanto a familia, procedencia, clon, etc. En experiencias anteriores se utilizó una primera marcación en cada uno de los contenedores con cinta adhesiva plástica y lápiz de tinta permanente. Una vez alcanzado un diámetro y altura adecuada de los individuos se procedió a identificarlos con un anillo de aluminio de espesor tal que fuera maleable y permitiera la inscripción de la identificación. El costo de este sistema no es despreciable, además, de ser bastante lento y laborioso.

Como alternativa surgió el uso de una cinta adhesiva constituida por papel y plástico conocida en el mercado como "mastic". Esta cinta permite el uso de lápiz de tinta permanente y en el momento de su instalación debe considerarse una holgura tal en el cuello de la planta que no provoque el estrangulamiento de estas. La ventaja de esta cinta es que una vez establecido el ensayo permanece en terreno por lo menos un año y luego se degrada.

Con respecto al sistema de anillo de aluminio, la cinta "mastic" tiene la ventaja de un bajísimo costo y además de permitir una fácil manipulación de las plantas tanto en el vivero como en el transporte y

plantación. En estos casos los anillos pueden desprenderse de la planta debido a que están cortados en un extremo de modo de permitir el crecimiento de las plantas.

Cualquiera sea el sistema de marcación que se utilice se debe procurar el repaso de las rotulaciones. En el caso de la tinta permanente esta se va perdiendo en el tiempo producto de la luz del sol y del agua.

Una vez definido el diseño y la distribución de las familias en los distintos bloques y/o repeticiones, es conveniente la preparación de estas unidades en el vivero. Llevar a terreno las plantas ya conformadas en su diseño experimental facilitan en gran medida las operaciones de distribución de las plantas en el sitio de plantación y la ganancia en términos de tiempo es considerable, además disminuye la manipulación de las plantas fuera del vivero donde por lo general las condiciones son menos adecuadas, conllevando con ello a un menor deterioro del material a establecer.

El sitio del ensayo debe ser previamente reticulado. Esta labor se facilita en gran medida por la preparación del suelo con subsolado. Como se mencionó anteriormente el subsolado marca la línea de plantación, por lo tanto basta marcar el distanciamiento de las plantas en la líneas de plantación superior e inferior, luego con una cuerda manejada por dos personas, una en cada extremo y cruzando la totalidad del bloque o repetición se procede a marcar los puntos donde se interceptan la línea de subsolado y la cuerda.

El proceso de plantación en sí, teniendo las plantas conformadas en bloques y marcado el sitio del establecimiento se constituye en un proceso bastante rápido. La tarea continúa con la distribución de las plantas. Esta labor debe desarrollarla un técnico o supervisor directo que esté familiarizado con el ordenamiento de las plantas en el vivero, y la conformación final de los bloques en el terreno.

Esta persona deberá ir revisando cada una de las etiquetas de las plantas y confrontarla con el croquis del ensayo de modo que coincida plenamente el número asignado a cada una de las plantas.

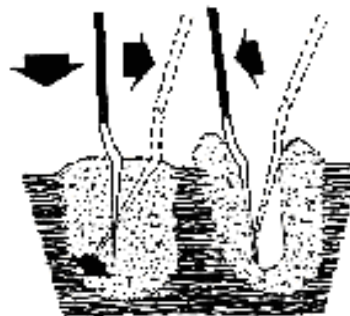
El número de plantas distribuidas debe conciliarse con el número de plantas que pueden ser plantadas en la jornada. En el caso de ser un día con la presencia de sol o alta temperatura debe considerarse que las plantas no estén expuestas a esta condición por más de una hora. Esta medida debe extremarse si ocurriera que las plantas fueron producidas a raíz desnuda.

En la ejecución misma de la distribución participan las mismas personas que efectuarán la plantación y su número se determina de modo que la plantación tome el menor tiempo posible (1 a 3 días).

A este respecto se debe considerar que las plantas, por lo general en el sitio del ensayo no cuentan con las condiciones necesarias u óptimas para no sufrir algún tipo de deterioro. En todo caso se deben sombrear las plantas y procurarles algún tipo de riego mientras no han sido plantadas. No contemplar estos cuidados perjudicará el ensayo en el sentido que no todas las plantas tendrán la misma calidad en el momento de la plantación y esto se verá reflejado en los último bloques o repeticiones que se establezcan.

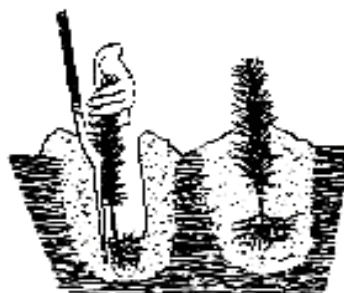
La plantación se realiza con pala plantadora en la línea de subsolado y aún así se trabaja la casilla de plantación de modo de mullir aún más el suelo y darle la mayor facilidad posible a la planta para asegurar el éxito del establecimiento. En la figura 4, se esquematiza el proceso de establecer una planta.

a) Introduzca la pala plantadora en forma vertical en el punto exacto donde irá la planta, ayúdese con el pie para empujar la hoja de forma de profundizar al máximo. Hacer palanca hacia el lado opuesto del plantador y luego hacia sí mismo de manera de soltar y abrir el hueco en el suelo.



Hacer un pequeño cultivo del área para evitar bolsas de aire que afecten las raíces.

b) Repita nuevamente el paso número uno, pero esta vez mantenga la pala fuertemente asida haciendo palanca hacia el costado del hueco y coloque la planta apoyada en la hoja de la pala, cubra con tierra la totalidad del hueco con parte del follaje de la plántula.



c) Para evitar que se produzca torcedura de raíces tome cuidadosamente la planta y jálela hacia arriba hasta recuperar lo que había quedado enterrado en el paso anterior, una vez ejecutado esto apisona alrededor, luego cuidadosa y fuertemente jale nuevamente hacia arriba para asegurar la firmeza de la planta.

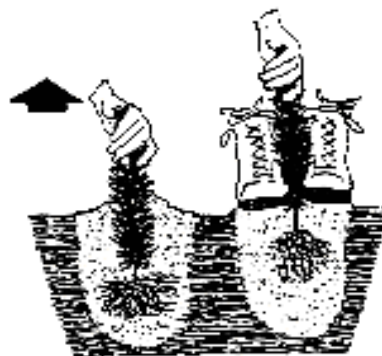


FIGURA 4
PROCESO DE PLANTAR (FUENTE: Maclaren, 1993).

Marcación y cuidados posteriores

Los ensayos deben ser correctamente marcados con el propósito de identificar en terreno las progenies y procedencias. En general se utilizan etiquetas metálicas en cada una de las progenies y tablillas o estacas de colores para marcar cada uno de los bloques y/o repeticiones. Sin embargo, lo más importante es que el croquis que se efectúe una vez finalizada la plantación coincida exactamente con la identificación en terreno.

Si existe la más mínima duda sobre la identificación del material, lo más sano será la eliminación de este, ya que como se mencionara con anterioridad éste material conforma la base de futuras decisiones y una mala decisión puede sacrificar importante tiempo provocando retrasos y pérdidas de ganancias en el programa general.

En este sentido y muy bien sabido es que el lema para estas situaciones es **"ante la duda, abstención"**. Con esto aseguraremos un programa de bases sólidas y por ende sustentable en el tiempo.

La marcación del ensayo debe ser autoexplicativa, es decir, cualquier persona que desee visitar el ensayo debe ser capaz de ubicarse en él. En algunos casos en los ensayos puede incluirse el croquis final localizado en algún tipo de panel plastificado.

La utilización de letreros, por lo general queda supeditado a los propietarios del ensayo. En ciertas ocasiones no se instalan letreros con el fin de no atraer personas sin escrúpulos que quisieran provocar algún tipo de perjuicio.

En el caso de ser necesario se debe instalar cerco alrededor de la plantación con el objeto de proteger las plantas contra eventuales daños provocados por animales.

El cerco corresponde a malla de gallinero en la parte inferior. Esta malla debe ser enterrada a lo menos 20 cm con el fin de evitar el ingreso de lagomorfos al ensayo. En la parte superior de este cerco se instalan alambres púas para alejar animales mayores.

Actualmente existe la alternativa de proteger la planta individualmente a través del sistema TUBEX o SHELTER, estructuras cilíndricas o poliangulares de polipropileno de doble pared con protección UV para tres años. Se fijan a la planta adosándole un tutor unido a la estructura.

En otros países (España, Italia, Inglaterra, EE.UU., entre otros) se usa para favorecer el crecimiento al otorgar un microambiente a la planta, con lo cual se han obtenido importantes tasas de crecimiento. Adicionalmente, también, ha sido utilizado para evitar el ataque de conejos, liebres y ciervos constituyéndose en una barrera natural que actúa como repelente a los animales.

El uso de este sistema tiene asociado un alto costo por planta (valor mínimo 0,95 US\$ por planta puesto en plantación, precio en Chile, 1998). Cabe señalar que el caso de usar este sistema, el ensayo debe ser vigilado o no debe encontrarse en un sitio muy abierto donde llame la atención y facilite el retiro de estas estructuras.

Tanto las medidas de protección como las de marcación o monumentación deben ser periódicamente remosados de forma que sigan cumpliendo con su utilidad en el tiempo.

MEDICIONES Y CONTROL

La primera medición del ensayo se debe realizar inmediatamente después del establecimiento cumpliéndose con ello varios objetivos como son: evaluación de prendimiento para visualizar las posibilidades de reposición de plantas, verificación del croquis definitivo del ensayo y postura de marcas permanentes para cada progenie. La segunda medición debe corresponder al primer año después de establecido el ensayo, y los valores que de allí se desprendan pueden señalar la periodicidad de medición del ensayo de acuerdo a la tasa de crecimiento. Cualquiera sea el caso se espera que el período de medición de las tres primeras evaluaciones no sobrepase los dos años entre cada una de ellas. Las mediciones posteriores pueden espaciarse y finalizar una vez ocurrida la primera intervención del ensayo. En general la obtención de información de mayor certeza no se obtiene antes de haber traspasado la mitad de la rotación de la especie. Esta rotación puede definirse por un diámetro comercial estimado o un límite de años de acuerdo a un análisis de rentabilidad.

Las variables que se consideran son altura (H), Diámetro de cuello (DAC) y eventualmente otro tipo de observaciones como daños (plagas, mecánico, sequía, heladas, entre otros) y Estado (nº de flechas,

muerto, raleado, curvaturas, madurez reproductiva, entre otros). Cuando la planta alcanza 2 m aproximadamente el DAC se cambia por el DAP. En este caso a veces ocurre que sólo algunos árboles no tienen DAP, entonces es conveniente medir ambos parámetros, DAC y DAP.

Cabe señalar que cualquier planta que muera entre los 6 meses y un año debe ser repuesta y claramente señalada en el croquis de instalación del ensayo además debe quedar fuera del análisis estadístico. Se debe procurar no dejar espacios en las hileras donde se hubiese perdido una planta dado que esto afectará el crecimiento de los individuos contiguos por efecto de la menor competencia o por efecto de "borde".

De modo de conseguir la mayor cantidad de información posible se desarrollan los formularios de medición. Actualmente existe una gran variedad para distintas especies. Sin embargo, luego de diseñar un formulario este debe ser probado previamente en terreno porque es común tener que modificarlos dado que hubo variables o categorías de variables que no fueron contempladas y que se manifiestan en el momento de la medición.

ESTIMACIÓN DE COSTOS ASOCIADOS A LA INSTALACIÓN DE ENSAYOS DE PROGENIE (Ejemplo)

Fecha de estimación: 1998

Nº de Plantas: 6.000. No se considera este costo porque es variable de acuerdo a la especie, disponibilidad de la colección de familias o progenies y costo de la viverización.

Nº de hectáreas del ensayo: 6

Supuesto valor jornada: \$ 5.000

Arriendo de Maquinaria para la preparación del suelo \$ 38.500/hr con un rendimiento de 2,0 hr / ha.
Costo total para 6 hectáreas \$ 462.000

Control de maleza pre-plantación: 36.300 \$/ha. Costo total \$ 217.800 (6 ha)

Plantación: 50 jornadas. Costo total \$ 250.000

Cerco: Materiales:

- Estacas: \$ 836 c/u. Nº total aprox. 220. Costo total \$ 183.920
- Alambre púas: 1.200 m (5 rollos). Costo rollo de 275 m \$ 10.725
Costo total \$ 53.625
- Alambre galvanizado: 600 m. (18 k). Costo kilo \$ 765. Costo total \$13.770
- Malla de gallinero: 600 m (24 rollos). Costo rollo \$ 31.114. Costo total \$ 746.736
- Grapas: 3 k. Costo kilo \$ 1.012. Costo total \$ 3.036.
- Mano de Obra: 50 jornadas. Costo total \$ 250.000

Fertilización:

- Productos: 50 \$/planta. Se incluye úrea, Super Fosfato Triple, Sulfato de Potasio y Boronatrocalcita. Costo total \$ 300.000

- Mano de Obra: 50 jornadas. Costo total \$ 250.000

Control de maleza post-plantación: 36.300 \$/ha. Costo total \$ 217.800

COSTO TOTAL DE ESTABLECIMIENTO DEL ENSAYO DE PROGENIES: \$ 2.948.687 (US\$ 6.276)

COSTO TOTAL POR HECTÁREA: \$ 491.448 (US\$1.046)

REFERENCIAS

Briscoe, C. 1990. Manual de Ensayos de Campo con Árboles de Usos Múltiples. Manual N° 3. Winrock International Institute for Agricultural Development. 143 p.

INFOR-FONDEF. 1994. Descripción de las Técnicas de Producción de plantas y Establecimiento de Plantaciones de Eucalipto. Proyecto CONICYT-FONDEF. Antecedentes Biométrico y Modelos de Apoyo a la Gestión y Manejo Racional del Eucalipto.

INFOR. 1995. Manual de Ensayos de Mejoramiento Genético. Proyecto FONSIP-FONDEF. Mejoramiento Genético del Eucalipto.

INFOR-FONDEF. 1996. Anexo Tipo de Establecimiento de Ensayos de Progenie de Eucalipto. Proyecto FONDEF. Mejoramiento Genético del Eucalipto en Chile.

Ipinza, R., Apiolaza, L., Morales, E., Pérez, E., Vergara, R. y Alvear, C. 1995. Curso: Aspectos Cuantitativos para el Mejoramiento Genético. Concepción, 24 al 26 de abril de 1995. Cooperativa de Mejoramiento Genético. UACH/CONAF/ EMPRESAS FORESTALES. 188 p.

Ipinza, R. 1998. Mejoramiento Genético Forestal. Serie Técnica No. 42. Santafé de Bogotá, Agosto de 1998. Programa CONIF - Miniagricultura. 162 p.

Kogan, M.; Fuentes, R. y Espinoza, N., 1992. Biología de Malezas, Herbicidas y Estrategias de Control en el Sector Forestal. Fundación Chile - Pontificia Universidad Católica de Chile. 195 p.

Maclaren, J. 1993. Radiata Grower's Manual. FRI bulletin N° 184. New Zealand Forest Research Institute. Ian Bryce Printers. 140 p.

Namkoong, G. 1979. Introduction to quantitative genetics in forestry. USDA Forest Service, Technical bulletin N° 1588. 342 p.

Panse, V. y Sukhatme, P., 1963. Métodos estadísticos para investigadores agrícolas. Fondo de cultura Económica, México.

Zobel, B. y Talbert, J., 1988. Técnicas de Mejoramiento Genético de Árboles Forestales. Limusa. 545 p.

GENETICS PARAMETERS ESTIMATION

Nuno MG. Borralho¹

VARIANCE COMPONENTS

All that we can measure in nature is likely to vary between individuals. One of the first issues facing tree breeders is to be able to identify the magnitude and the source of the variation that exists amongst breeding populations. If there is variation and this variation is, in some way, repeatable, then there is an opportunity to capture the differences we observe between trees. That's why quantifying variation is so crucial.

The best measure of variation is called the variance. Variance is the sum of squares of the deviations from the population mean, of all the trees in the population. If the measurement of each individual is given as its deviation from the mean, then the variance is simply the sum of squares of each tree's measurement.

The total variance found in a population is called the phenotypic variance (the variance of the phenotypes). Like the phenotype, the phenotypic variance is the sum of genetic and environmental components:

$$V_P = V_G + V_E$$

Variances are measured in the same units as means, so they are likely to vary depending on the population, trait or age of the trees. In order to make these estimates comparable, it is common to express variances as a ratio from the phenotypic variance. This will express variances as a proportion of the total variance. In the case of the proportion of variance being genetic, it is called the heritability.

Environmental variance

A major source of variation in trees is due to the environment. When we measure two trees for diameter, for example, the difference found is likely to be due to the fact that they are growing in different places. In practice, it is very difficult to understand and account for these differences, so when comparisons are made between trees, most of the variation is certainly due to unknown environmental causes, impossible to reproduce (hence to capture) by the breeder.

Environmental variance can have a wide range of causes. The important point is that some of them can be, at least partially, removed by the breeder, by careful management and experimental design.

For traits such as growth or wood density, common sources of environmental variation are:

- Due to changes in soil characteristics (i.e. availability of water and nutrients). The best way is to choose homogeneous sites and trials with small blocks.
- Different nursery treatments which result in different growth between trays of plants or favor specific families. This happens for example when germination occurs at very different rates, so when plants go to the field some are in fact slightly older than others.
- There are many other possible causes of non-genetic variation in a trial. Competition is a common problem: some trees may have suffered from severe weed competition, whereas others not, some

¹ Ingeniero Forestal Ph.D. RAIZ, Herdade da Torre Bela, Ap. 15, 2065 Alcoentre, Portugal.
e-mail: raiz.cif@mail.telepac.pt

may have been lucky for having their neighbors dead. Including such covariables in the analysis could be a way to solve this problem.

- Some measurements are, in itself, prone to some error. In other words, if we measure twice the same tree, we could get a slightly different number. A good example is height: in a windy day, two measurements can indeed give quite different results. In such cases, repeated measurements are an excellent idea.
- When trees from the same family or clone are planted in a plot (for example of 4 trees in a row), some variation may be present between different plots. If blocks are large, plots are small and there is a bit of site variation within the block, differences between trees within a plot can be considerably smaller than between plots from the same family.

Genetic variation

Genetic variation can be additive, due to the effect of genes that act in an additive way, and non additive, which includes the interaction between genes at different loci - epistasy, and at the same loci - dominance. The additive genetic variance is the most important, as it gives a measure of how much variation is able to be used by the breeder through recombination. Non additive genetic variances are relevant when cloning or family forestry are considered. Details on how to determine these variances will be given later.

Genotype by Environment Interaction

An important, almost obsessive, theme in forestry has been the genotype-environment interactions. In simple terms, GE interactions mean that the expression or activity of the genes depend on the environment in which the genotype is growing: the best genotype in one environment may not be the best in another environment. This is a reasonable assumption since factors which condition growth and mortality, can differ markedly between sites.

A simple way of formulating this problem is to expect that a trait, expressed in two distinct environments, represent in fact two different traits. As such, we would have a genetic correlation between them, which measures the extent which traits have genes in common. A good treatment of this issue is given in Chapter 22 (Lynch and Walsh)

MODELS IN TREE BREEDING

Identifying sources of variation

The first step in an analysis of variance is to describe the statistical model. The model is nothing more than a statement which identifies sources of variation and the way in which these sources affect the trait of interest. Tree breeders should find that their needs are adequately served by a relatively small number of models.

A model should contain all the identifiable sources of variation, and the best way to do it is to list them. Of course not all sources of variation are identifiable. For example, in an open pollinated progeny trial, the pollen parent will almost certainly affect variation in the offspring, but the pollen source cannot be identified, so the effect of the pollen will be inseparable from other sources of experimental error. Not all unidentifiable sources end up as part of the error term. For example, if nursery effects favored seedlings from a given family, this will end up inseparable from the family effects.

Once the identifiable sources of variation have been listed, the next step is to classify them into main (that is they cut across other effects) and nested effects. For example, in a balanced progeny trial

replicated in blocks, families are cross classified, as families are represented in each block. The same with the blocks. The model might be written as:

$$Y_{ijk} = \mu + F_i + B_j + e_{ijk}$$

Where Y_{ijk} is the observation (e.g. diameter) on the k th tree in the i th family and planted in the j th block, μ is the overall mean, F_i is the effect of the i th family, B_j is the effect of the j th block and e_{ijk} is the error associated with the k th tree in the i th family and j th block, which contains all the effects not included in the effect F and B .

However if the test is replicated on two sites, then blocks are nested within site. There may be a block coded with the same number at each site, but the two blocks have nothing in common. Thus a nested effects cannot be identified without reference to its major effect, in this case, site. The model becomes:

$$Y_{ijkl} = \mu + F_i + S_l + B_j:S_l + e_{ijkl}$$

With S_l being the effect of the l th site, and $B_j:S_l$ the effect of the j th block on the l th site.

The above two models describe situations where the magnitude of block effects is considered to be the same for all families, and vice versa. The second model also assumes the magnitude of site effects is the same for all families. However, this may not be the case, as the difference between families often varies from block to block, or from site to site. This is the same to saying that the difference between blocks or sites varies from family to family, or that family and block effects interact with one another. To recognize the existence of this interaction, the first model can be rewritten as

$$Y_{ijk} = \mu + F_i + B_j + (FB)_{ij} + e_{ijk}$$

With the new term representing the interaction. The second model becomes:

$$Y_{ijk} = \mu + F_i + S_l + B_j:S_l + (FS)_{il} + (FB:S)_{ijl} + e_{ijk}$$

With $(FS)_{il}$ representing family by site interaction and $(FB:S)_{ijl}$ the family by block interaction within a site. The decision to include or not the interaction is guided by experience, but as a rule a term should be included unless subsequent analysis show it to be insignificant.

There is another type of effect that the tree breeder may encounter: the continuous independent variable (or covariate). The covariate is similar to other effects in a model except that it includes many levels. They may even represent a continuum whereby trends can be anticipated across the range of levels. An example might be to use the height at planting as a covariate in a model, as an attempt to remove some nursery effects. In such case, the single site model become:

$$Y_{ijk} = \mu + F_i + B_j + (FB)_{ij} + hX_{ijk} + e_{ijk}$$

Where X_{ijk} is the height at planting of the k th tree of the i th family and j th block, expressed as a deviation from the mean, and h is the partial regression coefficient describing the effect of planting height. Caution should be observed when using covariates to ensure that variation is not erroneously partitioned. In the above example using planting height, it may be that there are real family effects on plant height, quite apart from nursery effects. If this is the case, then it is likely that some of the variance actually due to family effects will be wrongly partitioned into the covariate, and genetic effects will appear smaller than they actually are.

In summary, the sources of variation that a tree breeder is most likely to encounter are of the following types:

- Main or cross classified effects (symbolized by a single letter, e.g. A)
- Nested effects (symbolized by two letters separated by a colon e.g. A:B)
- Two way interactions of main effects (e.g. AC)
- Two way interactions of main and nested effects (BC:A)

And to a lesser extent:

- Continuous independent variables or covariates (e.g. X)
- Interaction of covariates and main effects (AX)
- Interactions of covariates and nested effects (XB:A)

The individual tree model

So far, genetic evaluations have been based on an assumed clearly defined structure. Parents have been evaluated from records on their progeny. A preferable alternative is to rewrite the model at the individual tree level such that:

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

Where A_{ij} is the additive genetic value of the j th tree in block i (as a deviation from the population mean, and with a variance equal to the additive genetic variance, and e_{ij} is the environmental effects. The big complication with individual models is that the tree A_{ij} may be correlated with some other tree A_{ik} , for example if they are sibs or one is the parent of the other. A central element in predicting breeding values or variance components in the individual tree model is the use of the matrix which give us the relationship between all levels of A_{ij} . It is called the Additive, or Numerator Relationship Matrix. In the last few years, huge advances have been made in statistical methods to analysis individual tree models, which account for this relationship.

Fixed and Random effects

Sources of variation that have been identified in the statistical model must be classified as either fixed or random effects, as this will have some impact of the way solutions are derived.

Effects are considered fixed when either

- All levels of the classification are in the experiment
- The only levels of interest to the experimenter are in the experiment or
- The levels in the experiment are from a normally distributed population but were not randomly chosen.

Effects are random when the levels in the experiment are a random sample from a normally distributed population of levels.

So, if an effect is considered fixed then the results of the analysis apply only to the levels present in the experiment. A repetition of the experiment would require the same set of treatment levels that

effects. When an effect is considered random, its levels are intended to be representative of an entire population of levels so that conclusions can be drawn about the population. A repetition of the experiment would involve a different set of levels to be drawn from the same population. A model containing both fixed and random classifications is known as a mixed model.

The distinction between fixed and random effects is usually straightforward, but it can at times be subtle and appear even paradoxical. For example, in a replicated progeny trial, block can be random in one analysis and fixed in another. If the primary aim of the analysis is to draw conclusions about family performance, then blocks can be considered a random effect. However, for the estimation of genetic parameters which are to be applied to block adjusted data, then blocks should be fixed to exclude them from the total phenotypic variance.

Determine Components of Variation

Methods to partition the phenotypic variance into genetic and environmental components are numerous and often complex. All methods derive their variances, comparing the variances found between groups with distinct degrees of resemblance. In simple words, if the variance within a group of related trees is less than within a group of unrelated trees, then some of the variation is expected to be under genetic control.

The extent of resemblance between relatives depends upon the extent to which relatives have:

- Genes in common, that is the additive relationship (a) between them
- Genotypes in common, that is the additive (a), dominance (d) and other genetic relationships between them
- Environments in common

The degree of resemblance can be expressed as the between group component in terms of a proportion of the total variance. Resemblance between relatives increases with increases in additive relationship and in heritability.

$$\text{Resemblance} = ah^2$$

The following table lists the expected additive and dominance relationship between different relatives

Relatives	a	d
Clones	1	1
Offspring-Parent	1/2	
Full sibs	1/2	1/4
Half sibs	1/4	
Offspring-Grandparent	1/4	
First cousins	1/4	1/16

Experiments to determine variance components

Despite any type of relatives (or mixture of them) can be used as a basis for determining variance components, simple experiments, including only one type of relatives, have been recommended for variance component analysis. In forestry, recommended designs are the comparison between groups of half sibs, between a balanced mixture of half and full sibs produced a factorial (with or without a nested crossing design) or diallels between unrelated parents. In some cases, it is also common the comparison between groups of unrelated clones, each one represented by several ramets.

ANOVA type analysis

The analysis of such experiments can be carried out using ANOVA type analysis such as Henderson Method III, easily carried out using SAS, Genstat or LSMLW. This method replaces the typical Sum of Squares of an ANOVA with quadratic forms involving least square solutions of effects for which variances are to be estimated.

Methods for determining variance components with an individual model

The methods for determining variance components described above have two important limitations: they require simple pedigree structures for the data (for example just half sib families), and often do not handle well unbalance in the data (such as different families in different blocks).

In the beginning of tree breeding programs, it is possible to have a well structured set of trials, with a design which is suitable for an ANOVA type of analysis, where mean squares are equated to linear functions of the variance components. With two or three generations of breeding, complex pedigrees are developed and families are sparsely represented across all sites. Time and chance will place most programs beyond the scope of an ANOVA type analysis, unless subsets of the data are analyzed separately.

Recently, a number of new techniques came to the rescue for estimating variance components with complex pedigree. Most of them are now widely applied in genetic analysis thanks to the availability of computer programs.

ML and REML

Conceptually, ML (maximum likelihood) estimates require the assumption about the distribution of the data (usually a multivariate normal distribution). For a given model, parameters to be estimated and data with a specified distribution, the aim is to determine the likelihood of a particular set of parameters, or in other words, how likely is that the sampled data was taken from a distribution with a given set of parameters.

ML methods are generally considered to be more robust than least squares, against biases in the data caused by selection (for example when parents are not a random sample of a population), but have the problem of having to consider fixed effects known without error. In statistical terms this means the degrees of freedom due to fitting those terms is ignored. REML (Restricted Maximum Likelihood) overcomes this problem by maximizing only the part of the likelihood which is independent of the fixed effects. Chapter 27 (Lynch and Walsh (1997))

REML has become the method of choice for analysis of complex genetic trials in forestry. Recently a number of computer programs became available to run large REML analysis in a PC. In particular, programs such as ASREML, DFREML, MTDFREML and VCE. Each one has its own advantages and disadvantages.

Bayesian Methods and Gibbs Sampling

Bayesian statistics differ from traditional statistics in that they consider prior information with a particular probability and combined that with information contained in the specific data at hand. Probability density functions are used to represent the information. A *prior* density is the information about the unknown parameters (the variances and breeding values, for example) before the data is observed. The *posterior* density represents knowledge of the parameters after the sample is observed. Bayesian inference consists of plotting the posterior distribution of the parameters and computing certain characteristics, such as the mean and the variance of the distribution. Chapter 13 (Schaeffer, ?)

Gibbs sampling is a numerical integration method based on all possible conditional posterior distributions. The method generates random samples from the marginal posterior distributions through iterative sampling from the conditional posterior distributions. Marginal distributions are often needed to make appropriate inferences. However, the complexity of the joint posterior distributions usually make analytical derivation of marginal distributions impossible. Thus, a numerical integration scheme such as Gibbs sampling must be used to obtain the exact marginal distributions. Recently, a Gibbs Sampling program became available (MTGS).

Method R

This is a very recent method, which has been only used for univariate analysis. It is based on the linear regression of recent solutions (based on all the data) on the previous solutions (based on a subset of all the data). The expected value of this regression equals 1 regardless of the distribution of observations or predictions. If the wrong ratio of variance components is used in the mixed model equation, then the computed value of the regression deviates from the expected value of one. If the computed value is greater than one, then the ratio used was too low. The method is iterative, in that the variance ratio is changed until the regression equals one.

ANALYZING FIELD TRIALS

The key functions of a genetic trials are:

- Be able to separate genetic from environmental effects from the measurements
- Compare the genetic merit between all candidates
- Demonstrate gains that are being realized

Key rules of a good design

- Small block sizes, with little heterogeneity within each one
- Good connectedness between different blocks
- Minimize risks of mislabeling trees in later assessments

Two good designs for tree breeding are

- Incomplete Block Designs (using Alpha+)
- Randomized Complete Blocks

This book and Chapter 2 of Williams and Matheson (1995) give further details on experimental designs in genetic trials.

PREDICTING BREEDING VALUES

What causes a particular tree to be so much better than their neighbors?

- It may have inherited better genes from its parents
- It experienced a better environment

In a breeding program we want to be able to choose the trees which carry the better genes, and recombine them to form the next generation of trees. The true breeding value may never be known, but it is possible to have a reasonably accurate prediction of it. There is many sources of information which can assist breeders in predicting breeding values:

- The tree's own performance for the key trait or from a related trait
- The performance of its relatives for the key trait or from any other related trait

The basic model

Every phenotypic observation on a tree can be defined as:

Phenotypic observation = genetic effects + environment effects + residual effects

Or

$$y_{ij} = u_i + g_i + e_{ij}$$

where y_{ij} is the record on the i th tree, u_i are the known environmental effects affecting performance, such as blocks, g_i is the sum of all the genetic effects (additive, dominance and epistatic), and e_{ij} is the sum of random environmental effects affecting the i th tree.

The additive genetic value in g represents the average additive effect of all the genes a tree received from both parents and we shall call it the tree's Breeding Value (BV). The breeding value of a large number of progeny is therefore the average of the BV from both parents.

If, for simplicity we assume that the large majority of the genetic variance is additive, the phenotypic observation can be partitioned as:

$$y_{ij} = u_i + a_i + e_{ij}$$

and from above:

$$a_i = \frac{1}{2} a_f + a_m + m_i$$

where a_f and a_m are the breeding values of the female and male parents and m_i is the deviation of the breeding value of tree i from the average breeding value for both parents (also called the mendelian sampling). The term m_i means that the each offspring receives a slightly different set of genes from the same parents.

References

Walsh, B. y Lynch, M. 1997. Fundamentals of Quantitative Genetics. SINAUER. 1022 p.

Williams, E. y Matheson, A. 1995. Experimental Design and Analysis for Use in Tree Improvement. CSIRO, ACIAD. 174 p.

METODOLOGÍAS PARA LA DETERMINACIÓN DEL VALOR DE MEJORA

Salvador Gezan Pacheco¹

Julio Torres Cuadros²

INTRODUCCION

El objetivo principal de un Programa de Mejoramiento Genético Forestal es modificar las características de interés a través de la selección de los individuos con cualidades deseables, para utilizarlos como progenitores en una próxima generación.

La mejor forma de saber si un progenitor tiene una calidad superior es a través de las pruebas genéticas, dentro de las cuales la más importante es la prueba de progenie. El objetivo de esta prueba es evaluar la calidad genética de los padres en base al rendimiento de su progenie.

El diseño de estas pruebas permite separar la influencia genética de la ambiental, ya que todas las progenies se desarrollan en un ambiente común. De este modo, se pueden identificar las diferentes fuentes de variación presentes tales como sitio, bloque, procedencia, familia, etc.

La determinación de la porción genética heredable o valor genético es indispensable para seleccionar aquellos individuos de características deseables mediante una jerarquización. Esta, sin embargo, se ve obstaculizada entre otras cosas por la presencia de desbalances, debido a que normalmente no todas las familias (o progenies) están plantadas en el mismo sitio, en un mismo año o localidad. Por otro lado, diferencias en el diseño de campo y en el análisis estadístico también afectarán los resultados.

Existen varios métodos de jerarquización, los que varían en su nivel de complejidad y precisión. Algunos de los métodos más utilizados son:

- Promedio Simple (PS)
- Promedio de los Promedios de Parcelas (PPP)
- Promedio de Mínimos Cuadrados Ordinarios (OLS)
- Promedio de Mínimos Cuadrados Generalizados (GLS)
- Mejor Predicción Lineal (BLP)
- Mejor Predicción Lineal Inssegada (BLUP)

Estas metodologías pueden dividirse en dos grupos de acuerdo a si los valores de mejora son estimados como efectos fijos o predichos como efectos aleatorios (para una mayor discusión ver White y Hodge, 1989).

Todos los métodos tratan los efectos genéticos como fijos a excepción de BLP y BLUP, los que se basan en un modelo mixto constituido por efectos fijos y aleatorios.

¹ Ingeniero Forestal (E). Proyecto Fondef D97I1065. Centro Experimental Forestal. Pedro Aguirre Cerda # 2.150, Valdivia, Chile.

² Ingeniero Forestal. Consultor de Progénesis LTDA.

ESTIMACION DE LOS VALORES DE MEJORA

Promedio Simple (PS)

Este es el método más básico y consiste en calcular el promedio de todas las observaciones individuales de una familia dada para una variable específica, independiente de si pertenecen a diferentes sitios y/o bloques.

Su fórmula es:

$$\bar{y}_{i\cdot} = \sum_{j=1}^{n_i} y_{ij} / n_i \quad (1)$$

donde

$\bar{y}_{i\cdot}$ = promedio de la i-ésima familia
 y_{ij} = observación del j-ésimo individuo de la i-ésima familia
 n_i = número total de individuos de la i-ésima familia

Para ejemplificar este método se utilizaron las mediciones individuales para altura de **Eucalyptus nitens** que se encuentran listadas en el Anexo N° 1. El objetivo siempre es obtener una jerarquización que permita seleccionar a las mejores familias.

Al aplicar la Ecuación 1, se obtiene:

CUADRO 1
PROMEDIOS SIMPLES PARA ALTURA (m) DE EUCALYPTUS NITENS POR FAMILIA

FAMILIA	PROMEDIO SIMPLE
A	6.48
B	6.80
C	4.89
D	7.69
E	8.06
F	6.76

El inconveniente que presenta este método es que si las familias no tienen el mismo número de árboles, se favorecerá a aquellas con mayor representación en bloques o sitios "buenos" y se perjudicará a las familias con mayor representación en bloques o sitios "malos" o pobres, produciéndose un sesgo en la jerarquización (White y Hodge, 1989).

Para evitar este problema, se recurre a los promedios de promedio de parcela.

Promedios de Promedios de Parcela (PPP)

Como su nombre lo indica, consiste en la obtención del promedio de los promedios de parcela, generándose así un único valor representativo para cada familia. En este caso se asume que la información posee el mismo valor en todas las parcelas no importando cuantos individuos se encuentren en ella.

Su fórmula es:

$$\bar{y}_{ij\cdot} = \frac{\sum_{j=1}^{n_{ij}} y_{ijk}}{n_{ij}} \quad (2)$$

$$\bar{y}_{i\cdot} = \frac{\sum_{j=1}^{b_i} \bar{y}_{ij\cdot}}{b_i} \quad (3)$$

donde

- $\bar{y}_{ij\cdot}$ = promedio de la i-ésima familia en el j-ésimo bloque
- y_{ijk} = observación del k-ésimo individuo de la ij-ésima parcela
- n_{ij} = número total de individuos en la ij-ésima parcela
- b_i = número total de bloques en los que se encuentra la i-ésima familia

Al aplicar la ecuación 2 se obtiene:

CUADRO 2
—PROMEDIOS DE PARCELAS PARA LA ALTURA (m) DE EUCALYPTUS NITENS

	PROMEDIO DE PARCELA			
FAMILIA	B1	B2	B3	B4
A	8.37	5.13	7.00	3.80
B	8.83	5.40	8.25	2.00
C	4.47	6.13		2.40
D	9.55	7.30		1.80
E	7.48	8.40	9.40	
F	6.63	7.95	5.75	

Posteriormente, los promedios de parcela se promedian a través de los 4 bloques, obteniéndose un único valor por familia (ecuación 3). De este modo, el resultado final (cuadro 3) es:

CUADRO 3
ALTURA PROMEDIO DE EUCALYPTUS NITENS POR FAMILIA

FAMILIA	PROMEDIO DE PROMEDIOS DE PARCELA
A	6.08
B	6.12
C	4.33
D	6.22
E	8.43
F	6.78

Existen variantes que mejoran esta metodología a través de un ajuste de las observaciones. Los Puntajes Estándar Promediados, por ejemplo, corrigen las diferencias de variabilidad entre los diferentes bloques, dividiendo la observación original por la desviación estándar del bloque en el que ella se encuentra. Posteriormente se calculan los promedios familiares corregidos por las medias del bloque y del sitio, para obtener los promedios de promedio de parcela y finalmente los promedios familiares (Balocchi et al., 1991).

Este método es fácil de aplicar, pero tiene el inconveniente de entregar los resultados en unidades estandarizadas, las que no son fácilmente interpretables y además, no entregan valores de ganancia.

Si el desbalance es tal, que algunas familias no están representadas en uno o más bloques, cualquier variante utilizada del promedio de promedio de parcelas producirá inconsistencias en las estimaciones. Para evitar este problema, se recurre a los promedios de mínimos cuadrados.

Promedios de Mínimos Cuadrados (LSM)

Corresponden a la determinación de las medias familiares utilizando las fuentes de variación (efectos fijos) estimadas por mínimos cuadrados ordinarios (OLS).

Según White y Hodge (1989), estos promedios son esencialmente la media marginal familiar que sería esperada si todas las familias estuvieran representadas en todos los bloques y/o sitios.

Este método requiere la especificación de un modelo lineal que explique el comportamiento de la(s) variable(s) en estudio, a fin de separar la porción genética de la ambiental. Las fuentes de variación más comunes que se presentan en un modelo genético son: sitio, bloque, procedencia, familia y parcela, entre otros.

Para este ejemplo se utilizará un modelo lineal de medios hermanos para un único sitio:

$$\bar{y}_{ijk} = \mu + B_i + F_j + BF_{ij} + \bar{w}_{ijk}$$

donde

- $\bar{y}_{ijk}$ = observación de la ijk -ésima parcela
- μ = media general
- B_i = efecto fijo del i -ésimo bloque, $i = 1, 2, 3, 4$
- F_j = efecto aleatorio de la j -ésima familia, $j = 1, 2, \dots, b$, $E(F_j) = 0$, $\text{Var}(F_j) = \sigma^2_f$
- BF_{ij} = efecto aleatorio de la interacción del i -ésimo bloque y la j -ésima familia, $E(BF_{ij}) = 0$, $\text{Var}(BF_{ij}) = \sigma^2_{bf}$
- $\bar{w}_{ijk}$ = error aleatorio de la ijk -ésima parcela, $E(w_{ijk}) = 0$, $\text{Var}(w_{ijk}) = \sigma^2_w$

Este modelo expresado matricialmente es:

$$\mathbf{y} = \mathbf{Xb} + \mathbf{e}$$

donde

- $\mathbf{y}$ = vector de dimensión $n \times 1$ de observaciones
- $\mathbf{X}$ = matriz de dimensión $n \times k$ de diseño, conteniendo ceros y unos
- $\mathbf{b}$ = vector de dimensión $k \times 1$ de los efectos fijos a ser estimados
- $\mathbf{e}$ = vector de dimensión $n \times 1$ de errores aleatorios

Para ilustrar este método se utilizaron los promedios de parcela por bloque de **Eucalyptus nitens** de 4 años (cuadro 2).

Para efectos de simplificar el ejemplo se asumió que las interacciones bloque x familia no eran significativas, por lo tanto no constituyen efectos a ser estimados. De este modo, el total de observaciones es $n = 20$ y los efectos son $k = 11$, los que corresponden a 6 familias más 4 bloques y la media general (μ).

Finalmente, el modelo es:

$$\begin{bmatrix} \bar{y}_{1A} \\ \bar{y}_{1B} \\ \bar{y}_{1C} \\ \bar{y}_{1D} \\ \bar{y}_{1E} \\ \bar{y}_{1F} \\ \bar{y}_{2A} \\ \bar{y}_{2B} \\ \bar{y}_{2C} \\ \bar{y}_{2D} \\ \bar{y}_{2E} \\ \bar{y}_{2F} \\ \bar{y}_{3A} \\ \bar{y}_{3B} \\ \bar{y}_{3E} \\ \bar{y}_{3F} \\ \bar{y}_{4A} \\ \bar{y}_{4B} \\ \bar{y}_{4C} \\ \bar{y}_{4D} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 8.37 \\ 8.83 \\ 4.47 \\ 9.55 \\ 7.48 \\ 6.63 \\ 5.13 \\ 5.40 \\ 6.13 \\ 7.30 \\ 8.40 \\ 7.95 \\ 7.00 \\ 8.25 \\ 9.40 \\ 5.75 \\ 3.80 \\ 2.00 \\ 2.40 \\ 1.80 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 1 & 1 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 1 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 1 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ 1 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 1 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \\ 1 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \\ 1 & 0 & 1 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \\ 1 & 0 & 0 & 1 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \\ 1 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \\ 1 & 0 & 0 & 0 & 1 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} \mu \\ B_1 \\ B_2 \\ B_3 \\ B_4 \\ F_A \\ F_B \\ F_C \\ F_D \\ F_E \\ F_F \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} \bar{w}_{1A} \\ \bar{w}_{1B} \\ \bar{w}_{1C} \\ \bar{w}_{1D} \\ \bar{w}_{1E} \\ \bar{w}_{1F} \\ \bar{w}_{2A} \\ \bar{w}_{2B} \\ \bar{w}_{2C} \\ \bar{w}_{2D} \\ \bar{w}_{2E} \\ \bar{w}_{2F} \\ \bar{w}_{3A} \\ \bar{w}_{3B} \\ \bar{w}_{3E} \\ \bar{w}_{3F} \\ \bar{w}_{4A} \\ \bar{w}_{4B} \\ \bar{w}_{4C} \\ \bar{w}_{4D} \end{bmatrix}$$

Los distintos efectos son estimados utilizando la siguiente fórmula de mínimos cuadrados ordinarios (Huber et al., 1992):

$$\mathbf{b} = (\mathbf{X}'\mathbf{X})^{-1}\mathbf{X}'\mathbf{y} \quad (4)$$

Para la estimación del vector $\mathbf{b}$ se asume que todos los efectos del modelo son fijos y de esta forma estimables.

La matriz resultante de $\mathbf{X}'\mathbf{X}$ siempre será una matriz singular (determinante igual a cero), lo que significa que no es posible obtener su inversa, por lo tanto tampoco estimar $\mathbf{b}$. Para solucionar este problema se utiliza una inversa generalizada o pseudoinversa (para más detalles ver Searle, 1970).

La inversa generalizada o G-inversa (cuya notación es $\mathbf{A}^+$, en lugar de $\mathbf{A}^{-1}$), no posee las propiedades más deseables de una verdadera inversa (es decir, $\mathbf{A}\mathbf{A}^+ \neq \mathbf{I}$). Sin embargo, para cualquier matriz singular se pueden obtener varias G-inversas distintas que poseen idénticas propiedades. Una matriz será denominada inversa generalizada de $\mathbf{A}$, si $\mathbf{A}\mathbf{A}^+\mathbf{A} = \mathbf{A}$. Para cualquier matriz $\mathbf{A}$ siempre será posible encontrar una inversa generalizada que cumpla con esta propiedad (White y Hodge, 1989).

De este modo, habrá tantas soluciones de $\mathbf{b}$, como G-inversas de $(\mathbf{X}'\mathbf{X})^+$ existan, y cada solución de $\mathbf{b}$ será identificada como $\mathbf{b}_o$. El vector $\mathbf{X}\mathbf{b}_o$ representa las estimaciones por mínimos cuadrados de las observaciones originales considerando el desbalance propio de la prueba y siempre será único, independiente de la G-inversa que se utilice. Posteriormente, con estas estimaciones se obtienen los LSM que corresponden a los promedios de promedios de parcelas familiares estimados por OLS.

Su diferencia con el método anterior es que en este caso se estima un efecto fijo común para todas las familias, independiente de que algunas estén o no presentes en un bloque, permitiendo la utilización amplia de este método en casos de parcelas y/o familias desaparecidas.

CUADRO 4
EFFECTOS FIJOS PARA EUCALYPTUS NITENS ESTIMADOS POR OLS

μ	B_1	B_2	B_3	B_4	F_A	F_B	F_C	F_D	F_E	F_F
4.301	2.538	1.701	2.393	-2.331	0.699	0.744	-0.603	1.280	1.915	0.265

A partir de este cuadro se pueden obtener las nuevas estimaciones de cada promedio original. Así, por ejemplo $y_{2C} = \mu + B_2 + F_C = 5.40$, en vez de 6.13 m. El cuadro 5 muestra estos promedios:

CUADRO 5
PROMEDIOS ESTIMADOS POR OLS PARA ALTURA DE EUCALYPTUS NITENS

PROMEDIOS DE PARCELA				
FAMILIA	B1	B2	B3	B4
A	7.54	6.70	7.39	2.67
B	7.58	6.75	7.44	2.71
C	6.24	5.40	6.09	1.37
D	8.12	7.28	7.97	3.25
E	8.75	7.92	8.61	3.89
F	7.10	6.27	6.96	2.24

Finalmente, sumando cada parcela se tiene un único promedio por familia (cuadro 6).

CUADRO 6
ALTURA PROMEDIO DE EUCALYPTUS NITENS POR FAMILIA

FAMILIA	LSM
A	6.08
B	6.12
C	4.77
D	6.66
E	7.29
F	5.64

Con esta metodología las medias de las parcelas faltantes observadas en el Cuadro 2, ahora son estimadas por OLS. Para este caso, por ejemplo, se puede observar que las familias E y F bajan sus promedios, ya que ahora cada una incluye para su promedio familiar una media estimada en el bloque 4 (el peor bloque de la prueba).

Uno de los inconvenientes que presenta este método es la cantidad de recursos computacionales que se requieren para obtener las estimaciones. Para evitar este problema se trabaja con algún tipo de promedio, como los promedios de parcela utilizados en este ejemplo, lo que reduce las dimensiones de las matrices.

Esta simplificación, sin embargo, produce diferencias de precisión entre los promedios, debido a que algunos de ellos son obtenidos a partir de varias observaciones y otros a partir de sólo una. Este problema es solucionado al utilizar estimaciones de las medias a través de mínimos cuadrados generalizados, los que incorporan estas diferencias de precisión.

Promedio de Mínimos Cuadrados Generalizados (GLSM)

Corresponde a la estimación de las medias familiares utilizando las fuentes de variación (efectos fijos) calculadas a través de los mínimos cuadrados generalizados (GLS).

GLS incorpora las diferencias de precisión y calidad entre las observaciones en una matriz de varianzas-covarianzas, $\mathbf{V}$, al momento de estimar los efectos, a diferencia del método anterior (LSM), que asume igual precisión para todas las observaciones, es decir, utiliza una matriz $\mathbf{V}$ igual a la matriz identidad ($\mathbf{I}$).

Las diferencias de precisión, y por lo tanto de varianza son producto de la diversidad de diseños experimentales, edades de evaluación, y grados de desbalance en las pruebas genéticas.

La fórmula de GLS es (Huber et al., 1992; Searle, 1970):

$$\mathbf{b} = (\mathbf{X}'\mathbf{V}^{-1}\mathbf{X})^{-1}\mathbf{X}'\mathbf{V}^{-1}\mathbf{y} \quad (5)$$

La inversa de $\mathbf{X}'\mathbf{V}^{-1}\mathbf{X}$ es singular, por lo que se debe utilizar alguna G-inversa para obtener los estimaciones $\mathbf{b}_o$ de los efectos. Al igual que en OLS, el vector $\mathbf{X}\mathbf{b}_o$ será único independiente de la G-inversa que se ocupe.

Para la especificación de la matriz $\mathbf{V}$ son necesarias las estimaciones de los componentes de varianza del modelo lineal. Las metodologías para realizar esto se encuentran bien detalladas en la literatura (Searle, 1970; Graybill, 1976).

Para ilustrar este método se utilizaron los promedios de parcela por bloque de **Eucalyptus nitens** de 4 años (cuadro 7). El paréntesis indica el número de mediciones consideradas en la obtención del promedio.

CUADRO 7
-PROMEDIOS DE PARCELAS PARA LA ALTURA (m) DE EUCALYPTUS NITENS

FAMILIA	PROMEDIO DE PARCELA			
	B1	B2	B3	B4
A	8.37 (3)	5.13 (3)	7.00 (2)	3.80 (1)
B	8.83 (3)	5.40 (3)	8.25 (2)	2.00 (1)
C	4.47 (3)	6.13 (3)	-	2.40 (1)
D	9.55 (4)	7.30 (4)	-	1.80 (1)
E	7.48 (4)	8.40 (3)	9.40 (1)	-
F	6.63 (3)	7.95 (2)	5.75 (2)	-

El modelo lineal es el mismo descrito en la sección sobre promedios de mínimos cuadrados (LSM), y los componentes de varianza son (cuadro 8):

CUADRO 8
COMPONENTES DE VARIANZA PARA ALTURA (M) DE EUCALYPTUS NITENS

RASGO	σ^2_f	σ^2_{fb}	σ^2_w	σ^2_A	$\text{Var}(\bar{y}_{ijk})$	h^2
Altura	0.6888	0.078	2.810	0.6888	3.5768	0.1204

La matriz **V** de dimensión 20 x 20, contiene en la diagonal las varianzas de las medias familiares y fuera de la diagonal las covarianzas entre estas medias.

Al utilizar promedios de parcela las varianzas de las medias familiares presentarán desigual número de árboles por parcela. Por esta razón debe incluirse en la fórmula el número de individuos utilizados en el cálculo de cada media.

De este modo:

$$\text{Var}(\bar{y}_{ij}) = \sigma^2_f + \sigma^2_{fb} + \sigma^2_w / n_{ij}$$

Además, se requiere la covarianza para una misma familia en diferentes bloques:

$$\begin{aligned} \text{Cov}(\bar{y}_{ij}, \bar{y}_{i'j'}) &= \text{Cov}(\mu + B_i + F_j + BF_{ij} + w_{ij} / n_{ij}, \mu + B_{i'} + F_{j'} + BF_{i'j'} + w_{i'j'} / n_{i'}) \\ &= \text{Cov}(F_j, F_{j'}) \\ &= \sigma^2_f \\ &= 0.6888 \end{aligned}$$

Para este ejemplo el componente de covarianza familia x bloque es igual a cero ya que sólo se tiene una parcela por bloque.

$$\text{Cov}(\bar{y}_{ij}, \bar{y}_{i'j'}) = 0$$

Finalmente la matriz **V** es:

	A1	B1	C1	D1	E1	F1	A2	B2	C2	D2	E2	F2	A3	B3	E3	F3	A4	B4	C4	D4
A1	1.70	0	0	0	0	0	0.69	0	0	0	0	0	0.69	0	0	0	0.69	0	0	0
B1	0	1.70	0	0	0	0	0	0.69	0	0	0	0	0	0.69	0	0	0	0.69	0	0
C1	0	0	1.70	0	0	0	0	0	0.69	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.69	0
D1	0	0	0	1.47	0	0	0	0	0	0.69	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.69
E1	0	0	0	0	1.47	0	0	0	0	0	0.69	0	0	0	0.69	0	0	0	0	0
F1	0	0	0	0	0	1.70	0	0	0	0	0	0.69	0	0	0	0.69	0	0	0	0
A2	0.69	0	0	0	0	0	1.70	0	0	0	0	0	0.69	0	0	0	0.69	0	0	0
B2	0	0.69	0	0	0	0	0	1.70	0	0	0	0	0	0.69	0	0	0	0.69	0	0
C2	0	0	0.69	0	0	0	0	0	1.70	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.69	0
D2	0	0	0	0.69	0	0	0	0	0	1.47	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.69
E2	0	0	0	0	0.69	0	0	0	0	0	1.70	0	0	0	0.69	0	0	0	0	0
F2	0	0	0	0	0	0.69	0	0	0	0	0	2.17	0	0	0	0.69	0	0	0	0
A3	0.69	0	0	0	0	0	0.69	0	0	0	0	0	2.17	0	0	0	0.69	0	0	0
B3	0	0.69	0	0	0	0	0	0.69	0	0	0	0	0	2.17	0	0	0	0.69	0	0
E3	0	0	0	0	0.69	0	0	0	0	0	0.69	0	0	0	3.58	0	0	0	0	0
F3	0	0	0	0	0	0.69	0	0	0	0	0	0.69	0	0	0	2.17	0	0	0	0
A4	0.69	0	0	0	0	0	0.69	0	0	0	0	0	0.69	0	0	0	3.58	0	0	0
B4	0	0.69	0	0	0	0	0	0.69	0	0	0	0	0	0.69	0	0	0	3.58	0	0
C4	0	0	0.69	0	0	0	0	0	0.69	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3.58	0
D4	0	0	0	0.69	0	0	0	0	0	0.69	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3.58

Note que a menor número de observaciones el valor de la varianza aumenta.

Con la matriz **V** ya definida, los efectos fijos utilizando la fórmula de GLS son:

CUADRO 9
EFFECTOS FIJOS PARA EUCALYPTUS NITENS CALCULADOS POR GLS

μ	B ₁	B ₂	B ₃	B ₄	F _A	F _B	F _C	F _D	F _E	F _F
4.256	2.586	1.638	2.383	-2.352	0.552	0.866	-0.834	1.800	1.624	0.248

El cuadro 10 muestra los promedios calculados en base a estas estimaciones:

CUADRO 10
PROMEDIOS ESTIMADOS POR GLS DE EUCALYPTUS NITENS POR FAMILIA

PROMEDIOS DE PARCELA				
FAMILIA	B1	B2	B3	B4
A	7.39	6.45	7.19	2.46
B	7.71	6.76	7.51	2.77
C	6.01	5.06	5.80	1.07
D	8.64	7.69	8.44	3.70
E	8.47	7.52	8.26	3.53
F	7.09	6.14	6.89	2.15

Finalmente, sumando cada parcela se tiene un único promedio por familia (cuadro 11).

CUADRO 11
ALTURA PROMEDIO DE EUCALYPTUS NITENS POR FAMILIA

FAMILIA	GLSM
A	5.87
B	6.19
C	4.49
D	7.12
E	6.94
F	5.57

Note que el promedio de la familia D aumenta de 6.66 en el método anterior (OLS) a 7.12 m en este método, debido que al incorporar la matriz **V**, el promedio en el bloque 4 (el peor para esta familia), tiene una menor ponderación que el resto de las medias (bloques 1, 2 y 3).

En la construcción de la matriz **V** se pueden incorporar no sólo efectos ambientales sino que además efectos genéticos. Esta información es de relevancia en las pruebas de progenie de hermanos completos y muy especialmente en los programas de segunda generación, en los que parte del material tiene algún grado de relación.

Los cuatro métodos anteriores consideran que los efectos genéticos son fijos y que pueden ser obtenidos mediante el cálculo de algún tipo de promedio. Si las familias están igualmente representadas, se obtendrá la misma jerarquización con cualquiera de los métodos. Esto, sin embargo, no es común en las pruebas de árboles forestales, ya que las familias con frecuencia presentan diferencias en la calidad y cantidad de información.

PREDICCIÓN DE LOS VALORES DE MEJORA

Los métodos que se presentan a continuación consideran que los efectos genéticos son aleatorios, por lo tanto deben ser predichos. Además, a diferencia de los métodos anteriores, los resultados que entregan no son promedios familiares, sino valores de mejora, los que representan la diferencia genética de la madre con respecto al promedio de la población que es traspasada a su progenie.

Mejor Predicción Lineal (BLP)

La mejor predicción lineal es un método que predice los valores de mejora, consideran las relaciones genéticas y diferencias precisión entre las observaciones.

La principal ventaja de BLP por sobre los métodos anteriores es que permite el uso de múltiples fuentes de datos (pruebas de diferentes edades, localidades, precisión, diseño y niveles de parentesco y mejora). Estas fuentes de información son usadas simultáneamente, incrementando así la precisión de las predicciones.

La ecuación de BLP es:

$$\mathbf{g} = \mathbf{t} + \mathbf{C}'\mathbf{V}^{-1}(\mathbf{y} - \mathbf{a}) \quad (6)$$

donde

g	vector de predicciones del valor genético
t	vector de las esperanzas de los valores genéticos
C	matriz de covarianzas entre las observaciones y los rasgos a predecir
V	matriz de varianzas y covarianzas entre las observaciones
y	vector de observaciones
a	vector de las esperanzas de las observaciones

El vector **y** de dimensión $n \times 1$ corresponde a las observaciones, las que pueden ser: mediciones individuales, medias de parcelas, medias familiares en un sitio, medias familiares promediadas sobre todas los sitios, entre otras.

La elección de niveles más altos de medias como la unidad de observación en **y** reduce la complejidad de los cálculos, pero puede implicar una pérdida significativa de información, especialmente cuando las pruebas están desbalanceadas.

El vector **a** = **E(y)** de dimensión $n \times 1$ corresponde a las estimaciones de los valores esperados de las observaciones en **y**. Estos valores están asociados con los efectos fijos del modelo lineal. Para un modelo con sitios como efectos fijos, **a** corresponderá a las medias esperadas de cada sitio. Pero también puede representar medias de bloques, tratamientos, procedencias y otros tipos de efectos fijos.

En la predicción de los valores de mejora, los valores esperados son usados para expresar los datos como desviaciones de sus efectos fijos. El vector **(y-a)** representa las observaciones ajustadas debido a los efectos indeseables (fijos), de este modo, se evita que los valores de mejora predichos para un padre sean sobrestimados al ser probados en un ambiente favorable. Cuando los efectos fijos son los sitios o bloques, **(y-a)** expresa la media de cada familia como una desviación de la media del sitio o bloque correspondiente.

La matriz **V** = **Var(y)** de dimensión $n \times n$ se define como la matriz de varianzas y covarianzas entre las observaciones en **y**, y corresponde exactamente a la misma matriz **V** definida para GLS (ver sección 2.4).

El vector aleatorio **g** de dimensión $q \times 1$ representa los valores de mejora a ser predichos. La dimensión de **g** refleja el número de rasgos y genotipos presentes.

El vector **t** = **E(g)** de dimensión $q \times 1$ representa la esperanza de los valores de mejora, es una constante que indica la existencia o ausencia de mejoramiento genético anterior. Se asume igual a cero si no ha ocurrido una selección previa (como en el caso de la selección masal), pero si los valores de mejora a ser predichos tienen diferentes efectos genéticos fijos (por ejemplo, si provienen de diferentes fuentes de semillas), entonces estos efectos se reflejarán en **t**.

La matriz **C** = **Cov(y,g)**, es una matriz de dimensión $n \times q$ que representa las covarianzas entre las observaciones y los valores de mejora a predecir. Esta matriz debe ser estimada directamente de los datos o derivada de estimaciones externas de covarianzas genéticas.

A continuación, con el fin de ilustrar cómo trabaja BLP, se han desarrollado una serie de ejemplos. Para todos ellos se asume que no existen efectos genéticos fijos (es decir, $\mathbf{t} = 0$).

EJEMPLO 1 - Prueba de progenie de medios hermanos en un sitio

a) Promedios Familiares como unidad de observación

A fin de simplificar los cálculos se utilizaron como unidad de observación las medias familiares de *Eucalyptus nitens* para el rasgo de altura a los 4 años en una sola prueba (cuadro 12). El modelo lineal es el mismo descrito en la sección sobre promedios de mínimos cuadrados (LSM), y los componentes de varianza se encuentran en el cuadro 8.

CUADRO 12
PROMEDIOS FAMILIARES PARA ALTURA (m) DE EUCALYPTUS NITENS

FAMILIA	PROMEDIO FAMILIAR
A	6.48 (9)
B	6.80 (9)
C	4.89 (7)
D	7.69 (9)
E	8.06 (8)
F	6.76 (7)

El paréntesis indica el número de observaciones con que fue calculado el promedio.

i) Vectores $\mathbf{y}$ y $\mathbf{a}$

$$\mathbf{y}' = [6.48 \ 6.80 \ 4.89 \ 7.69 \ 8.06 \ 6.76]$$

El vector $\mathbf{a}$ se obtiene aplicando la esperanza al modelo lineal:

$$E(\bar{y}) = \mu$$

Esta esperanza puede ser estimada utilizando los promedios de todos los árboles de la prueba.

$$\mathbf{a}' = [6.83 \ 6.83 \ 6.83 \ 6.83 \ 6.83 \ 6.83]$$

ii) Matrices **V** y **C**

La matriz **V** es de dimensión 6 x 6, y contiene los siguientes elementos:

$$\begin{aligned} \text{Var}(\bar{y}_{ij}) &= \text{Var}(\mu + B_i + F_j + BF_{ij} / b_j + w_{ij} / n_{ij}) \\ &= \sigma_f^2 + \sigma_{fb}^2 / b_j + \sigma_w^2 / n_{ij} \end{aligned}$$

$\text{Cov}(\bar{y}_{ij}, \bar{y}_{i'j'})$ es igual cero ya que las familias no están emparentadas. Finalmente la matriz **V** es:

	A	B	C	D	E	F
A	1.02	0	0	0	0	0
B	0	1.02	0	0	0	0
C	0	0	1.12	0	0	0
D	0	0	0	1.03	0	0
E	0	0	0	0	1.07	0
F	0	0	0	0	0	1.12

La matriz **C** es de dimensión 6 x 6, y relaciona cada media familiar con el valor de mejora a predecir. Sus elementos son:

$$\begin{aligned} \text{Cov}(\bar{y}_{ij}, g_j) &= \text{Cov}(\mu + B_i + F_j + BF_{ij}/b_j + w_{ij}/n_{ij}, g_j) \\ &= \text{Cov}(F_j, g_j) \\ &= \text{Cov}(1/2 g_j, g_j) \\ &= 1/2 \sigma_A^2 = (2 / 2.5) \sigma_f^2 \quad \text{donde } \sigma_A^2 = 2.5 \sigma_f^2 \\ &= 0.5510 \end{aligned}$$

$\text{Cov}(\bar{y}_{ij}, g_j)$ es igual a cero, debido a que no existe parentesco entre el valor de mejora de una familia y las observaciones de las familias restantes.

Finalmente la matriz **C** es:

	g _A	g _B	g _C	g _D	g _E	g _F
A	0.55	0	0	0	0	0
B	0	0.55	0	0	0	0
C	0	0	0.55	0	0	0
D	0	0	0	0.55	0	0
E	0	0	0	0	0.55	0
F	0	0	0	0	0	0.55

iii) Vector **g**

Una vez que las matrices ya han sido definidas e integradas en la ecuación de BLP, el vector **g** de los valores de mejora familiares es:

$$\mathbf{g}' = [-0.1889 \ -0.0162 \ -0.9578 \ 0.4614 \ 0.6358 \ -0.0346]$$

Con el fin de reducir el tamaño de las matrices, para este ejemplo se tomaron promedios simples como unidad de observación. La jerarquización obtenida coincidió con la generada por los promedios simples, sin embargo, en este caso no se trata de promedios sino de predicciones de los valores de mejora familiares, los que son a su vez predicciones de ganancia.

b) Promedios de parcela como unidad de observación

Con el fin de usar en forma más eficiente la información disponible, se utilizaron los promedios de parcela por bloque de **Eucalyptus nitens** (ver cuadro 7). El modelo lineal y los componentes de varianza son los mismos del ejemplo anterior.

i) Vector **y** y **a**

$$\mathbf{y}' = [8.37 \ 8.83 \ 4.47 \ 9.55 \ 7.48 \ 6.63 \ 5.13 \ 5.40 \ 6.13 \ 7.30 \ 8.40 \ 7.95 \ 7.00 \ 8.25 \ 9.40 \ 5.75 \ 3.80 \ 2.00 \ 2.40 \ 1.80]$$

Al aplicar la esperanza al modelo lineal:

$$\begin{aligned} E(\bar{y}_{ij}) &= E(\mu + B_i + F_j + BF_{ij} + w_{ij} / n_{ij}) \\ &= \mu + B_i \end{aligned}$$

Esta esperanza puede ser estimada utilizando los promedios de todos los árboles en un bloque dado.

$$\mathbf{a}' = [7.65 \ 7.65 \ 7.65 \ 7.65 \ 7.65 \ 7.65 \ 6.68 \ 6.68 \ 6.68 \ 6.68 \ 6.68 \ 6.68 \ 7.34 \ 7.34 \ 7.34 \ 7.34 \ 2.50 \ 2.50 \ 2.50 \ 2.50]$$

ii) Matrices **V** y **C**

La matriz **V** es exactamente la misma del ejemplo de GLS.

La matriz **C** es de dimensión 20 x 6, y sus elementos son:

$$\begin{aligned} \text{Cov}(\bar{y}_{ij}, g_j) &= \text{Cov}(\mu + B_i + F_j + BF_{ij} + w_{ij} / n_{ij}, g_j) \\ &= \text{Cov}(F_j, g_j) \\ &= \text{Cov}(\frac{1}{2} g_j, g_j) \\ &= \frac{1}{2} \sigma_A^2 = (2 / 2.5) \sigma_f^2 & \text{donde } \sigma_A^2 = 2.5 \sigma_f^2 \\ &= 0.5510 \end{aligned}$$

$$\text{Cov}(\bar{y}_{ij\cdot}, g_j) = 0$$

	g_A	g_B	g_C	g_D	g_E	g_F
A1	0.55	0	0	0	0	0
B1	0	0.55	0	0	0	0
C1	0	0	0.55	0	0	0
D1	0	0	0	0.55	0	0
E1	0	0	0	0	0.55	0
F1	0	0	0	0	0	0.55
A2	0.55	0	0	0	0	0
B2	0	0.55	0	0	0	0
C2	0	0	0.55	0	0	0
D2	0	0	0	0.55	0	0
E2	0	0	0	0	0.55	0
F2	0	0	0	0	0	0.55
A3	0.55	0	0	0	0	0
B3	0	0.55	0	0	0	0
E3	0	0	0	0	0.55	0
F3	0	0	0	0	0	0.55
A4	0.55	0	0	0	0	0
B4	0	0.55	0	0	0	0
C4	0	0	0.55	0	0	0
D4	0	0	0	0.55	0	0

i) Vector $\mathbf{g}$

Una vez que las matrices ya han sido definidas e integradas en la ecuación de BLP, el vector $\mathbf{g}$ de los valores de mejora familiares es:

$$\mathbf{g}' = [-0.1077 \quad 0.0615 \quad -0.7877 \quad 0.5480 \quad 0.4311 \quad -0.2581]$$

Al utilizar observaciones de un nivel mas desagregado que el Ejemplo 1a, se produjeron leves diferencias de jerarquización manteniéndose, sin embargo, coincidencias entre sus extremos (peores y mejores familias).

EJEMPLO 2 - Pruebas de progenie de medios hermanos en 3 sitios

Para este ejemplo, el modelo lineal es:

$$y_{ijkl} = \mu + E_i + B_{ij} + F_k + FE_{ik} + w_{ijkl}$$

donde

y_{ijkl} = ijk-ésima observación

μ = media general

E_i = efecto fijo del i-ésimo sitio, $i = 1, 2, 3$

B_{ij} = efecto fijo del j-ésimo bloque en el i-ésimo sitio, $j = 1, 2, \dots, b_i$,

F_k = efecto aleatorio de la k-ésima familia, $k = 1, 2, \dots, s_i$, $E(F_k) = 0$, $\text{Var}(F_k) = \sigma_f^2$

FE_{ik} = efecto aleatorio de la interacción familia x sitio, $E(FE_{ik}) = 0$, $\text{Var}(FE_{ik}) = \sigma_{fe}^2$

w_{ijkl} = error aleatorio del l-ésimo árbol en la ijk-ésima parcela, $E(w_{ijkl}) = 0$,

$$\text{Var}(w_{ijkl}) = \sigma_w^2$$

La unidad de observación para este ejemplo corresponde a las medias familiares de cada sitio.

CUADRO 13
-PROMEDIOS FAMILIARES PARA LA ALTURA (m) DE EUCALYPTUS NITENS EN 3 SITIOS

FAMILIA	PROMEDIO FAMILIAR		
	S2	S3	S4
A	9.61 (30)	6.62 (24)	8.24 (35)
B	10.19 (28)	7.28 (25)	8.23 (32)
C	9.28 (37)	5.79 (24)	7.80 (37)
D	9.77 (36)	6.59 (26)	8.52 (35)
E	9.55 (37)	6.92 (24)	8.88 (39)
F	8.57 (25)	6.34 (23)	8.42 (37)

Los paréntesis indican el número de individuos por sitio para cada familia.

Los componentes de varianza para este modelo son:

CUADRO 14
COMPONENTES DE VARIANZA PARA ALTURA (m) DE EUCALYPTUS NITENS

RASGO	σ^2_f	σ^2_{fe}	σ^2_w	σ^2_A	Var(y_{ijkl})	h^2
Altura	0.764	0.578	2.081	0.764	3.432	0.139

i) Vectores **y** y **a**

$$\mathbf{y}' = [9.61 \ 10.19 \ 9.28 \ 9.77 \ 9.55 \ 8.57 \ 6.62 \ 7.28 \ 5.79 \ 6.59 \ 6.92 \ 6.34 \ 8.24 \ 8.23 \ 7.80 \ 8.52 \ 8.88 \ 8.42]$$

La esperanza del modelo lineal es:

$$\begin{aligned} E(\bar{y}_{i\cdot k}) &= E(\mu + E_i + B_{ij} + F_k + FE_{ik} + w_{ijk} / n_{ik}) \\ &= \mu + E_i \end{aligned}$$

El término n_{ik} representa el número total de individuos de la ik-ésima parcela.

Además:

$$E(\bar{y}_{i\cdots}) = \mu + E_i$$

Por lo que la media de cada sitio será un buen estimador de **a**.

$$\mathbf{a}' = [9.55 \ 9.55 \ 9.55 \ 9.55 \ 9.55 \ 9.55 \ 6.94 \ 6.94 \ 6.94 \ 6.94 \ 6.94 \ 6.94 \ 8.65 \ 8.65 \ 8.65 \ 8.65 \ 8.65 \ 8.65]$$

Donde 9.55, 6.94 y 8.65 son las medias para los sitios 2, 3 y 4, respectivamente.

ii) Matrices **V** y **C**

Para cualquier media familiar:

$$\text{Var}(\bar{y}_{i\cdot k}) = \sigma_f^2 + \sigma_{fe}^2 + \sigma_w^2 / n_{ik}$$

$$\begin{aligned} \text{Cov}(\bar{y}_{i\cdot k}, \bar{y}_{i'\cdot k'}) &= \text{Cov}(\mu + E_i + B_{ij} + F_k + FE_{ik} + w_{ijk} / n_{ik}, \\ &\quad \mu + E_{i'} + B_{i'j'} + F_{k'} + FE_{i'k'} + w_{i'jk'} / n_{i'k'}) \\ &= \text{Cov}(F_k, F_{k'}) \\ &= \sigma_f^2 \\ &= 0.764 \end{aligned}$$

$$\text{Cov}(\bar{y}_{i\cdot k}, \bar{y}_{i'\cdot k'}) = \text{Cov}(\bar{y}_{i\cdot k}, \bar{y}_{i'\cdot k'}) = 0$$

 Finalmente la matriz **V** es:

	A2	B2	C2	D2	E2	F2	A3	B3	C3	D3	E3	F3	A4	B4	C4	D4	E4	F4
A2	1.41	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0
B2	0	1.42	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0
C2	0	0	1.40	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0
D2	0	0	0	1.40	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0	0
E2	0	0	0	0	1.40	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0
F2	0	0	0	0	0	1.43	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	0.75
A3	0.76	0	0	0	0	0	1.43	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0
B3	0	0.76	0	0	0	0	0	1.43	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0
C3	0	0	0.76	0	0	0	0	0	1.43	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0
D3	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	1.42	0	0	0	0	0	0.76	0	0
E3	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	1.43	0	0	0	0	0	0.76	0
F3	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	1.43	0	0	0	0	0	0.75
A4	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	1.40	0	0	0	0	0
B4	0	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	1.41	0	0	0	0
C4	0	0	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	1.40	0	0	0
D4	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	1.40	0	0
E4	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	1.40	0
F4	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	1.40

 Los elementos de **C** son:

$$\begin{aligned} \text{Cov}(\bar{y}_{i\cdot k}, g_k) &= \text{Cov}(\mu + E_i + B_{ij} + F_k + FE_{ik} + w_{ijk} / n_{ik}, g_k) \\ &= \text{Cov}(F_k, g_k) \\ &= \text{Cov}(\frac{1}{2} g_k, g_k) \\ &= \frac{1}{2} \sigma_A^2 = (2 / 2.5) \sigma_f^2 & \text{donde } \sigma_A^2 = 2.5 \sigma_f^2 \\ &= 0.6112 \end{aligned}$$

$$\text{Cov}(\bar{y}_{i-k}, g_k) = 0$$

	g_A	g_B	g_C	g_D	g_E	g_F
A2	0.61	0	0	0	0	0
B2	0	0.61	0	0	0	0
C2	0	0	0.61	0	0	0
D2	0	0	0	0.61	0	0
E2	0	0	0	0	0.61	0
F2	0	0	0	0	0	0.61
A3	0.61	0	0	0	0	0
B3	0	0.61	0	0	0	0
C3	0	0	0.61	0	0	0
D3	0	0	0	0.61	0	0
E3	0	0	0	0	0.61	0
F3	0	0	0	0	0	0.61
A4	0.61	0	0	0	0	0
B4	0	0.61	0	0	0	0
C4	0	0	0.61	0	0	0
D4	0	0	0	0.61	0	0
E4	0	0	0	0	0.61	0
F4	0	0	0	0	0	0.61

iii) Vector $\mathbf{g}$

Aplicando la Ecuación 6 se tiene que el vector de valores de mejora predichos es:

$$\mathbf{g}' = [-0.1393 \ 0.1141 \ -0.4687 \ -0.0523 \ 0.0448 \ -0.3723]$$

EJEMPLO 3 - Cuatro sitios de prueba

Se desean obtener los valores genéticos de las familias del ejemplo anterior, pero esta vez se dispone de observaciones de otro sitio (S1), el que contiene sólo algunas familias, y con un bajo número de individuos.

El cuadro 15 contiene las medias familiares para este ejemplo.

CUADRO 15
-PROMEDIOS FAMILIARES PARA LA ALTURA (m) DE EUCALYPTUS NITENS EN 4 SITIOS

FAMILIA	PROMEDIO FAMILIAR			
	S1	S2	S3	S4
A	7.70 (11)	9.61 (30)	6.62 (24)	8.24 (35)
B	-	10.19 (28)	7.28 (25)	8.23 (32)
C	-	9.28 (37)	5.79 (24)	7.80 (37)
D	-	9.77 (36)	6.59 (26)	8.52 (35)
E	7.59 (12)	9.55 (37)	6.92 (24)	8.88 (39)
F	7.75 (10)	8.57 (25)	6.34 (23)	8.42 (37)

i) Vectores **y** y **a**

$y' = [7.70 \ 7.59 \ 7.75 \ 9.61 \ 10.19 \ 9.28 \ 9.77 \ 9.55 \ 8.57 \ 6.62 \ 7.28 \ 5.79 \ 6.59 \ 6.92 \ 6.34 \ 8.24 \ 8.23 \ 7.80 \ 8.52 \ 8.88 \ 8.42]$

$a' = [7.82 \ 7.82 \ 7.82 \ 9.55 \ 9.55 \ 9.55 \ 9.55 \ 9.55 \ 9.55 \ 6.94 \ 6.94 \ 6.94 \ 6.94 \ 6.94 \ 6.94 \ 8.65 \ 8.65 \ 8.65 \ 8.65 \ 8.65 \ 8.65]$

Donde la media del sitio 1 es 7.82 m.

ii) Matrices **V** y **C**

La matriz **V** es:

	A1	E1	F1	A2	B2	C2	D2	E2	F2	A3	B3	C3	D3	E3	F3	A4	B4	C4	D4	E4	F4
A1	1.53	0	0	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0
E1	0	1.52	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0
F1	0	0	1.55	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	0.75
A2	0.76	0	0	1.41	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0
B2	0	0	0	0	1.42	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0
C2	0	0	0	0	0	1.40	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0
D2	0	0	0	0	0	0	1.40	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0	0
E2	0	0.76	0	0	0	0	0	1.40	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0
F2	0	0	0.76	0	0	0	0	0	1.43	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	0.75
A3	0.76	0	0	0.76	0	0	0	0	0	1.43	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0
B3	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	1.43	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0
C3	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	1.43	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0
D3	0	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	1.42	0	0	0	0	0	0.76	0	0
E3	0	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	1.43	0	0	0	0	0	0.76	0
F3	0	0	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	1.43	0	0	0	0	0	0.75
A4	0.76	0	0	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	1.40	0	0	0	0	0
B4	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	1.41	0	0	0	0
C4	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	1.40	0	0	0
D4	0	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	1.40	0	0
E4	0	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	1.40	0
F4	0	0	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	1.40

Los elementos de la matriz **V** son calculados de igual forma que en el ejemplo anterior, y se puede observar que las mayores varianzas se presentan en el Sitio 1 con el menor número de observaciones (n_{ik}).

La matriz **C** es:

	g_A	g_B	g_C	g_D	g_E	g_F
A1	0.61	0	0	0	0	0
E1	0	0	0	0	0.61	0
F1	0	0	0	0	0	0.61
A2	0.61	0	0	0	0	0
B2	0	0.61	0	0	0	0
C2	0	0	0.61	0	0	0
D2	0	0	0	0.61	0	0
E2	0	0	0	0	0.61	0
F2	0	0	0	0	0	0.61
A3	0.61	0	0	0	0	0
B3	0	0.61	0	0	0	0
C3	0	0	0.61	0	0	0
D3	0	0	0	0.61	0	0
E3	0	0	0	0	0.61	0
F3	0	0	0	0	0	0.61
A4	0.61	0	0	0	0	0
B4	0	0.61	0	0	0	0
C4	0	0	0.61	0	0	0
D4	0	0	0	0.61	0	0
E4	0	0	0	0	0.61	0
F4	0	0	0	0	0	0.61

iii) Vector **g**

Los valores de mejora predichos son:

$$\mathbf{g}' = [-0.1315 \quad 0.1141 \quad -0.4687 \quad -0.0523 \quad 0.0031 \quad -0.3161]$$

La incorporación del sitio 1, no produjo cambios importantes en la predicción de los valores de mejora, ya que sólo contiene 3 de las 6 familias en estudio, y además éstas tienen pocos individuos (aproximadamente la mitad). Por esta razón, la información de esta prueba recibió una baja ponderación en la matriz **V**.

Por otra parte, los valores genéticos de las familias que no están presentes en el sitio 1 no sufren variaciones con respecto al ejemplo anterior.

EJEMPLO 4 - Prueba de progenie de hermanos completos

Para este ejemplo el modelo estadístico es:

$$y_{ijkl} = \mu + B_i + F_j + H_k + FH_{jk} + w_{ijkl}$$

donde:

y_{ijkl} = i j k l-ésima observación

μ = media general

B_i = efecto fijo del i-ésimo bloque, $i=1, 2, 3, 4$

F_j = efecto aleatorio de la j-ésima madre, $j=1,2,...,5$ $E(F_j) = 0$, $\text{Var}(F_j) = \sigma_f^2$

H_k = efecto aleatorio del k-ésimo padre, $k=1,2,\dots,6$ $E(H_k) = 0$, $\text{Var}(H_k) = \sigma_f^2$
 FH_{jk} = efecto aleatorio de la interacción de la jk -ésima familia de hermanos completos. $E(FH_{jk}) = 0$, $\text{Var}(FH_{jk}) = \sigma_d^2$
 w_{ijk} = error aleatorio del i -ésimo árbol en la ijk -ésima parcela. $E(w_{ijk}) = 0$,
 $\text{Var}(w_{ijk}) = \sigma_w^2$

Para este ejemplo se analizarán las cruzas de 6 padres de **Pinus taeda** en un diseño parcial con algunas cruzas faltantes.

CUADRO 16
-PROMEDIOS FAMILIARES PARA LA ALTURA (m) DE PINUS TAEDA.

PROMEDIO FAMILIAR						
MADRE PADRE	A	B	C	D	E	F
A	-	-	-	2.85 (19)	-	-
B	2.61 (16)	-	2.74 (16)	2.88 (17)	-	-
C	2.18 (17)	-	-	2.64 (19)	-	-
D	-	-	-	-	-	-
E	2.86 (17)	2.33 (15)	2.94 (19)	2.67 (16)	-	-
F	2.69 (18)	1.97 (10)	1.88 (12)	2.87 (20)	2.68 (13)	-

Las observaciones individuales para calcular estos promedios se encuentran en el Anexo N° 2.

Los componentes de varianza para el modelo de hermanos completos son:

CUADRO 17
COMPONENTES DE VARIANZA PARA ALTURA (M) DE PINUS TAEDA

RASGO	σ_f^2	σ_d^2	σ_w^2	σ_A^2	$\text{Var}(y_{ijk})$	h^2
Altura	0.027	0.014	0.480	0.108	0.548	0.197

i) Vectores **y** y **a**

Cada observación representa el promedio sobre todos los árboles de una familia de hermanos completos (cuadro 16).

$$\mathbf{y}' = [2.61 \ 2.18 \ 2.86 \ 2.69 \ 2.33 \ 1.97 \ 2.74 \ 2.94 \ 1.88 \ 2.85 \ 2.88 \ 2.64 \ 2.67 \ 2.87 \ 2.68]$$

La esperanza del vector de las observaciones es $E(y) = \mu + E_i$, pues el sitio es el único efecto fijo considerado en el modelo. Es decir:

$$E(\bar{y}_{jk}) = E(\bar{y}_{\dots}) = \bar{y}_{\dots} = 2.59$$

$$\mathbf{a}' = [2.59 \ 2.59 \ 2.59 \ 2.59 \ 2.59 \ 2.59 \ 2.59 \ 2.59 \ 2.59 \ 2.59 \ 2.59 \ 2.59 \ 2.59 \ 2.59 \ 2.59]$$

ii) Matrices **V** y **C**

Para la matriz **V** se necesita:

$$\text{Var}(\bar{y}_{jk}) = \sigma_f^2 + \sigma_d^2 + \sigma_w^2 / n_{jk}$$

$$= 2 \sigma_f^2 + \sigma_d^2 + \sigma_w^2 / n_{jk}$$

$$\begin{aligned} \text{Cov}(\bar{y}_{jk}, \bar{y}_{jk'}) &= \text{Cov}(\mu + B_i + F_j + H_k + FH_{jk} + w_{jk} / n_{jk}, \\ &\quad \mu + B_i + F_{j'} + H_k + FH_{jk'} + w_{jk'} / n_{jk'}) \\ &= \text{Cov}(F_k, F_k) \\ &= \sigma_f^2 \\ &= 1/4 \sigma_A^2 \\ &= 0.027 = \text{Cov}(\bar{y}_{jk}, \bar{y}_{jk'}) \end{aligned}$$

Además,

$$\text{Cov}(\bar{y}_{jk}, \bar{y}_{jk'}) = 0$$

Finalmente **V** es:

	AxD	BxA	BxC	BxD	CxA	CxD	ExA	ExB	ExC	ExD	FxA	FxB	FxC	FxD	FxE
AxD	0.09	0.03	0	0.03	0.03	0.03	0.03	0	0	0.03	0.03	0	0	0.03	0
BxA	0.03	0.10	0.03	0.03	0.03	0	0.03	0.03	0	0	0.03	0.03	0	0	0
BxC	0	0.03	0.10	0.03	0.03	0.03	0	0.03	0.03	0	0	0.03	0.03	0	0
BxD	0.03	0.03	0.03	0.10	0	0.03	0	0.03	0	0.03	0	0.03	0	0.03	0
CxA	0.03	0.03	0.03	0	0.10	0.03	0.03	0	0.03	0	0.03	0	0.03	0	0
CxD	0.03	0	0.03	0.03	0.03	0.09	0	0	0.03	0.03	0	0	0.03	0.03	0
ExA	0.03	0.03	0	0	0.03	0	0.10	0.03	0.03	0.03	0.03	0	0	0	0.03
ExB	0	0.03	0.03	0.03	0	0	0.03	0.10	0.03	0.03	0	0.03	0	0	0.03
ExC	0	0	0.03	0	0.03	0.03	0.03	0.03	0.09	0.03	0	0	0.03	0	0.03
ExD	0.03	0	0	0.03	0	0.03	0.03	0.03	0.03	0.10	0	0	0	0.03	0.03
FxA	0.03	0.03	0	0	0.03	0	0.03	0	0	0	0.09	0.03	0.03	0.03	0.03
FxB	0	0.03	0.03	0.03	0	0	0	0.03	0	0	0.03	0.12	0.03	0.03	0.03
FxC	0	0	0.03	0	0.03	0.03	0	0	0.03	0	0.03	0.03	0.11	0.03	0.03
FxD	0.03	0	0	0.03	0	0.03	0	0	0	0.03	0.03	0.03	0.03	0.09	0.03
FxE	0	0	0	0	0	0	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.10

Para la matriz **C**:

$$\begin{aligned}
 \text{Cov}(\bar{y}_{jk}, g_k) &= \text{Cov}(\mu + B_i + F_j + H_k + FH_{jk} + w_{jk} / n_{jk}, g_k) \\
 &= \text{Cov}(F_k, g_k) \\
 &= \text{Cov}(\frac{1}{2}g_k, g_k) \\
 &= \frac{1}{2} \sigma_A^2 \\
 &= 0.054
 \end{aligned}$$

	g _A	g _B	g _C	g _D	g _E	g _F
AxD	0.054	0	0	0.054	0	0
BxA	0.054	0.054	0	0	0	0
BxC	0	0.054	0.054	0	0	0
BxD	0	0.054	0	0.054	0	0
CxA	0.054	0	0.054	0	0	0
CxD	0	0	0.054	0.054	0	0
ExA	0.054	0	0	0	0.054	0
ExB	0	0.054	0	0	0.054	0
ExC	0	0	0.054	0	0.054	0
ExD	0	0	0	0.054	0.054	0
FxA	0.054	0	0	0	0	0.054
FxB	0	0.054	0	0	0	0.054
FxC	0	0	0.054	0	0	0.054
FxD	0	0	0	0.054	0	0.054
FxE	0	0	0	0	0.054	0.054

iii) Vector **g**

$$g' = [-0.059 \ 0.1491 \ -0.4846 \ 0.0121 \ 0.0368 \ 0.3096]$$

Note que para la predicción de un valor de mejora de un padre particular usando la información de hermanos completos, BLP incorpora no sólo las observaciones de la progenie de ese padre, sino también las de las progenies emparentadas. Por ejemplo, el valor de mejora del padre A está afectado por el desempeño de las familias de hermanos completos (AxD, BxA, CxA, ExA y FxA), pero además cualquiera de las otras cruza tiene una covarianza que la relaciona con la progenie de A, lo que se refleja en los elementos distintos de cero de las matrices **V** y **C**.

Es importante destacar que, además de las situaciones ya ejemplificadas, BLP puede incorporar la información de varios rasgos, pruebas de distintas edades así como el parentesco entre las observaciones. En cada una de estas situaciones los elementos que varían son las varianzas y covarianzas de las matrices **V** y **C**, producto de las distintas precisiones y correlaciones con los valores de mejora a predecir que presentan las observaciones.

Mejor Predicción Lineal Inesgada (BLUP)

Una de las características del método anterior (BLP) es asumir que los elementos del vector de efectos fijos **a** son constantes conocidas e inesgadas, cuando en realidad son estimadas con algún grado de error. De este modo, las aplicaciones de BLP son solamente una aproximación a la mejor predicción lineal.

Existe, sin embargo, una metodología conocida como la mejor predicción lineal insesgada (BLUP), similar en su teoría a BLP y que al predecir los valores de mejora estima los efectos fijos mediante GLS (White y Hodge, 1989).

Esta metodología será detallada extensamente en un capítulo posterior de estos apuntes.

REFERENCIAS

Balocchi, C.; Jayawickrama, K. y Pérez, E. 1991. Octavo Informe Anual (1989-1991). Cooperativa de Mejoramiento Genético UACH/CONAF/Empresas Forestales. U. Austral de Chile. Fac. de Cs. Forestales. Serie Técnica. Valdivia, Chile. 56 p.

Huber, D.; White, T.; Littell, R. y Hodge, G. 1992. Ordinary Least Squares Estimation of General and Specific Combining Abilities from Half-Diallel Mating Designs. *Silvae Genetica* 41 (4-5). pp. 263-273

Graybill, F. 1976. Theory and Application of the Linear Model. Duxbury Press, North Scituate, MA. 704 p.

Searle, S.R. 1971. Linear Models. John Wiley, New York.

White, T. y Hodge, G. 1989. Predicting Breeding Values with Applications in Forest Tree Improvement. Forest Sciences Volumen 33. Kluwer Academic Pub. London. 367 p.

ANEXO 1
MEDICIONES INDIVIDUALES PARA ALTURA (m) DE EUCALYPTUS NITENS
A LOS 4 AÑOS

BLOQUE	FAMILIA	ALTURA	BLOQUE	FAMILIA	ALTURA
1	A	8.1	2	B	7.6
1	A	10.5	2	C	4.9
1	A	6.5	2	C	5.5
1	B	9.3	2	C	8.0
1	B	8.6	2	D	7.8
1	B	8.6	2	D	6.9
1	C	5.5	2	D	7.5
1	C	2.5	2	D	7.0
1	C	5.4	2	E	8.8
1	D	9.2	2	E	8.4
1	D	8.5	2	E	8.0
1	D	10.5	2	F	7.3
1	D	10.0	2	F	8.6
1	E	8.9	3	A	8.0
1	E	6.5	3	A	6.0
1	E	6.0	3	B	9.5
1	E	8.5	3	B	7.0
1	F	7.4	3	E	9.4
1	F	3.5	3	F	6.5
1	F	9.0	3	F	5.0
2	A	4.5	4	A	3.8
2	A	5.0	4	B	2.0
2	A	5.9	4	C	2.4
2	B	4.8	4	D	1.8
2	B	3.8			

ANEXO 2. –
PROMEDIOS DE PARCELAS PARA ALTURA (m) DE LA PROGENIE ORIGINADA A PARTIR DE
LAS CRUZAS DE 6 PADRES DE PINUS TAEDA.

BLOQUE	MADRE	PADRE	PARCELA	ALTURA	BLOQUE	MADRE	PADRE	PARCELA	ALTURA
1	1	2	1	2.6899	3	1	2	1	2.2961
1	1	3	2	1.9080	3	1	3	2	2.8956
1	1	5	3	3.1242	3	1	5	3	2.5359
1	1	6	4	2.4933	3	1	6	4	2.9032
1	2	5	1	1.4783	3	2	5	1	2.7737
1	2	6	2	2.7026	3	2	6	2	1.2040
1	3	2	1	3.0480	3	3	2	1	2.9870
1	3	5	2	3.4991	3	3	5	2	2.8407
1	3	6	3	2.4003	3	3	6	3	1.3564
1	4	1	1	3.3955	3	4	1	1	2.6746
1	4	2	2	3.4290	3	4	2	2	2.7066
1	4	3	3	2.5298	3	4	3	3	3.4198
1	4	5	4	2.4155	3	4	5	4	3.3299
1	4	6	5	3.2004	3	4	6	5	3.4564
1	5	6	1	2.2403	3	5	6	1	3.2614
2	1	2	1	3.5662	4	1	2	1	1.8974
2	1	3	2	2.6335	4	1	3	2	1.3005
2	1	5	3	3.6942	4	1	5	3	2.0726
2	1	6	4	3.4808	4	1	6	4	1.8821
2	2	5	1	3.4260	4	2	5	1	1.6400
2	2	6	2	2.4282	4	2	6	2	1.5392
2	3	2	1	3.0480	4	3	2	1	1.8898
2	3	5	2	2.8895	4	3	5	2	2.5146
2	3	6	3	1.9406	4	3	6	3	1.8389
2	4	1	1	3.0114	4	4	1	1	2.3348
2	4	2	2	3.6454	4	4	2	2	1.7272
2	4	3	3	2.9566	4	4	3	3	1.6581
2	4	5	4	2.8118	4	4	5	4	2.1184
2	4	6	5	3.2674	4	4	6	5	1.5545
2	5	6	1	3.7917	4	5	6	1	1.4122

METODOLOGÍAS PARA LA DETERMINACIÓN DEL VALOR DE MEJORA

Salvador Gezan Pacheco¹

Julio Torres Cuadros²

INTRODUCCION

El objetivo principal de un Programa de Mejoramiento Genético Forestal es modificar las características de interés a través de la selección de los individuos con cualidades deseables, para utilizarlos como progenitores en una próxima generación.

La mejor forma de saber si un progenitor tiene una calidad superior es a través de las pruebas genéticas, dentro de las cuales la más importante es la prueba de progenie. El objetivo de esta prueba es evaluar la calidad genética de los padres en base al rendimiento de su progenie.

El diseño de estas pruebas permite separar la influencia genética de la ambiental, ya que todas las progenies se desarrollan en un ambiente común. De este modo, se pueden identificar las diferentes fuentes de variación presentes tales como sitio, bloque, procedencia, familia, etc.

La determinación de la porción genética heredable o valor genético es indispensable para seleccionar aquellos individuos de características deseables mediante una jerarquización. Esta, sin embargo, se ve obstaculizada entre otras cosas por la presencia de desbalances, debido a que normalmente no todas las familias (o progenies) están plantadas en el mismo sitio, en un mismo año o localidad. Por otro lado, diferencias en el diseño de campo y en el análisis estadístico también afectarán los resultados.

Existen varios métodos de jerarquización, los que varían en su nivel de complejidad y precisión. Algunos de los métodos más utilizados son:

- Promedio Simple (PS)
- Promedio de los Promedios de Parcelas (PPP)
- Promedio de Mínimos Cuadrados Ordinarios (OLS)
- Promedio de Mínimos Cuadrados Generalizados (GLS)
- Mejor Predicción Lineal (BLP)
- Mejor Predicción Lineal Insesgada (BLUP)

Estas metodologías pueden dividirse en dos grupos de acuerdo a si los valores de mejora son estimados como efectos fijos o predichos como efectos aleatorios (para una mayor discusión ver White y Hodge, 1989).

Todos los métodos tratan los efectos genéticos como fijos a excepción de BLP y BLUP, los que se basan en un modelo mixto constituido por efectos fijos y aleatorios.

¹ Ingeniero Forestal (E). Proyecto Fondef D97I1065. Centro Experimental Forestal. Pedro Aguirre Cerda # 2.150, Valdivia, Chile.

² Ingeniero Forestal. Consultor de Progénesis LTDA.

ESTIMACION DE LOS VALORES DE MEJORA

Promedio Simple (PS)

Este es el método más básico y consiste en calcular el promedio de todas las observaciones individuales de una familia dada para una variable específica, independiente de si pertenecen a diferentes sitios y/o bloques.

Su fórmula es:

$$\bar{y}_{i\cdot} = \frac{\sum_{j=1}^{n_i} y_{ij}}{n_i} \quad (1)$$

donde

$\bar{y}_{i\cdot}$ = promedio de la i-ésima familia
 y_{ij} = observación del j-ésimo individuo de la i-ésima familia
 n_i = número total de individuos de la i-ésima familia

Para ejemplificar este método se utilizaron las mediciones individuales para altura de **Eucalyptus nitens** que se encuentran listadas en el Anexo N° 1. El objetivo siempre es obtener una jerarquización que permita seleccionar a las mejores familias.

Al aplicar la Ecuación 1, se obtiene:

CUADRO 1
PROMEDIOS SIMPLES PARA ALTURA (m) DE EUCALYPTUS NITENS POR FAMILIA

FAMILIA	PROMEDIO SIMPLE
A	6.48
B	6.80
C	4.89
D	7.69
E	8.06
F	6.76

El inconveniente que presenta este método es que si las familias no tienen el mismo número de árboles, se favorecerá a aquellas con mayor representación en bloques o sitios "buenos" y se perjudicará a las familias con mayor representación en bloques o sitios "malos" o pobres, produciéndose un sesgo en la jerarquización (White y Hodge, 1989).

Para evitar este problema, se recurre a los promedios de promedio de parcela.

Promedios de Promedios de Parcela (PPP)

Como su nombre lo indica, consiste en la obtención del promedio de los promedios de parcela, generándose así un único valor representativo para cada familia. En este caso se asume que la información posee el mismo valor en todas las parcelas no importando cuantos individuos se encuentren en ella.

Su fórmula es:

$$\bar{y}_{ij\cdot} = \frac{\sum_{j=1}^{n_{ij}} y_{ijk}}{n_{ij}} \quad (2)$$

$$\bar{y}_{i\cdot} = \frac{\sum_{j=1}^{b_i} \bar{y}_{ij\cdot}}{b_i} \quad (3)$$

donde

- $\bar{y}_{ij\cdot}$ = promedio de la i-ésima familia en el j-ésimo bloque
- y_{ijk} = observación del k-ésimo individuo de la ij-ésima parcela
- n_{ij} = número total de individuos en la ij-ésima parcela
- b_i = número total de bloques en los que se encuentra la i-ésima familia

Al aplicar la ecuación 2 se obtiene:

CUADRO 2
—PROMEDIOS DE PARCELAS PARA LA ALTURA (m) DE EUCALYPTUS NITENS

	PROMEDIO DE PARCELA			
FAMILIA	B1	B2	B3	B4
A	8.37	5.13	7.00	3.80
B	8.83	5.40	8.25	2.00
C	4.47	6.13		2.40
D	9.55	7.30		1.80
E	7.48	8.40	9.40	
F	6.63	7.95	5.75	

Posteriormente, los promedios de parcela se promedian a través de los 4 bloques, obteniéndose un único valor por familia (ecuación 3). De este modo, el resultado final (cuadro 3) es:

CUADRO 3
ALTURA PROMEDIO DE EUCALYPTUS NITENS POR FAMILIA

FAMILIA	PROMEDIO DE PROMEDIOS DE PARCELA
A	6.08
B	6.12
C	4.33
D	6.22
E	8.43
F	6.78

Existen variantes que mejoran esta metodología a través de un ajuste de las observaciones. Los Puntajes Estándar Promediados, por ejemplo, corrigen las diferencias de variabilidad entre los diferentes bloques, dividiendo la observación original por la desviación estándar del bloque en el que ella se encuentra. Posteriormente se calculan los promedios familiares corregidos por las medias del bloque y del sitio, para obtener los promedios de promedio de parcela y finalmente los promedios familiares (Balocchi et al., 1991).

Este método es fácil de aplicar, pero tiene el inconveniente de entregar los resultados en unidades estandarizadas, las que no son fácilmente interpretables y además, no entregan valores de ganancia.

Si el desbalance es tal, que algunas familias no están representadas en uno o más bloques, cualquier variante utilizada del promedio de promedio de parcelas producirá inconsistencias en las estimaciones. Para evitar este problema, se recurre a los promedios de mínimos cuadrados.

Promedios de Mínimos Cuadrados (LSM)

Corresponden a la determinación de las medias familiares utilizando las fuentes de variación (efectos fijos) estimadas por mínimos cuadrados ordinarios (OLS).

Según White y Hodge (1989), estos promedios son esencialmente la media marginal familiar que sería esperada si todas las familias estuvieran representadas en todos los bloques y/o sitios.

Este método requiere la especificación de un modelo lineal que explique el comportamiento de la(s) variable(s) en estudio, a fin de separar la porción genética de la ambiental. Las fuentes de variación más comunes que se presentan en un modelo genético son: sitio, bloque, procedencia, familia y parcela, entre otros.

Para este ejemplo se utilizará un modelo lineal de medios hermanos para un único sitio:

$$\bar{y}_{ijk} = \mu + B_i + F_j + BF_{ij} + \bar{w}_{ijk}$$

donde

- $\bar{y}_{ijk}$ = observación de la ijk -ésima parcela
- μ = media general
- B_i = efecto fijo del i -ésimo bloque, $i = 1, 2, 3, 4$
- F_j = efecto aleatorio de la j -ésima familia, $j = 1, 2, \dots, b$, $E(F_j) = 0$, $\text{Var}(F_j) = \sigma_f^2$
- BF_{ij} = efecto aleatorio de la interacción del i -ésimo bloque y la j -ésima familia, $E(BF_{ij}) = 0$, $\text{Var}(BF_{ij}) = \sigma_{bf}^2$
- $\bar{w}_{ijk}$ = error aleatorio de la ijk -ésima parcela, $E(w_{ijk}) = 0$, $\text{Var}(w_{ijk}) = \sigma_w^2$

Este modelo expresado matricialmente es:

$$\mathbf{y} = \mathbf{Xb} + \mathbf{e}$$

donde

- $\mathbf{y}$ = vector de dimensión $n \times 1$ de observaciones
- $\mathbf{X}$ = matriz de dimensión $n \times k$ de diseño, conteniendo ceros y unos
- $\mathbf{b}$ = vector de dimensión $k \times 1$ de los efectos fijos a ser estimados
- $\mathbf{e}$ = vector de dimensión $n \times 1$ de errores aleatorios

Para ilustrar este método se utilizaron los promedios de parcela por bloque de **Eucalyptus nitens** de 4 años (cuadro 2).

Para efectos de simplificar el ejemplo se asumió que las interacciones bloque x familia no eran significativas, por lo tanto no constituyen efectos a ser estimados. De este modo, el total de observaciones es $n = 20$ y los efectos son $k = 11$, los que corresponden a 6 familias más 4 bloques y la media general (μ).

Finalmente, el modelo es:

$$\begin{bmatrix} \bar{y}_{1A} \\ \bar{y}_{1B} \\ \bar{y}_{1C} \\ \bar{y}_{1D} \\ \bar{y}_{1E} \\ \bar{y}_{1F} \\ \bar{y}_{2A} \\ \bar{y}_{2B} \\ \bar{y}_{2C} \\ \bar{y}_{2D} \\ \bar{y}_{2E} \\ \bar{y}_{2F} \\ \bar{y}_{3A} \\ \bar{y}_{3B} \\ \bar{y}_{3E} \\ \bar{y}_{3F} \\ \bar{y}_{4A} \\ \bar{y}_{4B} \\ \bar{y}_{4C} \\ \bar{y}_{4D} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 8.37 \\ 8.83 \\ 4.47 \\ 9.55 \\ 7.48 \\ 6.63 \\ 5.13 \\ 5.40 \\ 6.13 \\ 7.30 \\ 8.40 \\ 7.95 \\ 7.00 \\ 8.25 \\ 9.40 \\ 5.75 \\ 3.80 \\ 2.00 \\ 2.40 \\ 1.80 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 1 & 1 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 1 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 1 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ 1 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 1 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \\ 1 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \\ 1 & 0 & 1 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \\ 1 & 0 & 0 & 1 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \\ 1 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \\ 1 & 0 & 0 & 0 & 1 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 & 0 & 1 & 0 & 0 \end{bmatrix} \times \begin{bmatrix} \mu \\ B_1 \\ B_2 \\ B_3 \\ B_4 \\ F_A \\ F_B \\ F_C \\ F_D \\ F_E \\ F_F \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} \bar{w}_{1A} \\ \bar{w}_{1B} \\ \bar{w}_{1C} \\ \bar{w}_{1D} \\ \bar{w}_{1E} \\ \bar{w}_{1F} \\ \bar{w}_{2A} \\ \bar{w}_{2B} \\ \bar{w}_{2C} \\ \bar{w}_{2D} \\ \bar{w}_{2E} \\ \bar{w}_{2F} \\ \bar{w}_{3A} \\ \bar{w}_{3B} \\ \bar{w}_{3E} \\ \bar{w}_{3F} \\ \bar{w}_{4A} \\ \bar{w}_{4B} \\ \bar{w}_{4C} \\ \bar{w}_{4D} \end{bmatrix}$$

Los distintos efectos son estimados utilizando la siguiente fórmula de mínimos cuadrados ordinarios (Huber et al., 1992):

$$\mathbf{b} = (\mathbf{X}'\mathbf{X})^{-1}\mathbf{X}'\mathbf{y} \quad (4)$$

Para la estimación del vector $\mathbf{b}$ se asume que todos los efectos del modelo son fijos y de esta forma estimables.

La matriz resultante de $\mathbf{X}'\mathbf{X}$ siempre será una matriz singular (determinante igual a cero), lo que significa que no es posible obtener su inversa, por lo tanto tampoco estimar $\mathbf{b}$. Para solucionar este problema se utiliza una inversa generalizada o pseudoinversa (para más detalles ver Searle, 1970).

La inversa generalizada o G-inversa (cuya notación es $\mathbf{A}^+$, en lugar de $\mathbf{A}^{-1}$), no posee las propiedades más deseables de una verdadera inversa (es decir, $\mathbf{A}\mathbf{A}^+ \neq \mathbf{I}$). Sin embargo, para cualquier matriz singular se pueden obtener varias G-inversas distintas que poseen idénticas propiedades. Una matriz será denominada inversa generalizada de $\mathbf{A}$, si $\mathbf{A}\mathbf{A}^+\mathbf{A} = \mathbf{A}$. Para cualquier matriz $\mathbf{A}$ siempre será posible encontrar una inversa generalizada que cumpla con esta propiedad (White y Hodge, 1989).

De este modo, habrá tantas soluciones de $\mathbf{b}$, como G-inversas de $(\mathbf{X}'\mathbf{X})^+$ existan, y cada solución de $\mathbf{b}$ será identificada como $\mathbf{b}_o$. El vector $\mathbf{X}\mathbf{b}_o$ representa las estimaciones por mínimos cuadrados de las observaciones originales considerando el desbalance propio de la prueba y siempre será único, independiente de la G-inversa que se utilice. Posteriormente, con estas estimaciones se obtienen los LSM que corresponden a los promedios de promedios de parcelas familiares estimados por OLS.

Su diferencia con el método anterior es que en este caso se estima un efecto fijo común para todas las familias, independiente de que algunas estén o no presentes en un bloque, permitiendo la utilización amplia de este método en casos de parcelas y/o familias desaparecidas.

CUADRO 4
EFFECTOS FIJOS PARA EUCALYPTUS NITENS ESTIMADOS POR OLS

μ	B ₁	B ₂	B ₃	B ₄	F _A	F _B	F _C	F _D	F _E	F _F
4.301	2.538	1.701	2.393	-2.331	0.699	0.744	-0.603	1.280	1.915	0.265

A partir de este cuadro se pueden obtener las nuevas estimaciones de cada promedio original. Así, por ejemplo $y_{2C} = \mu + B_2 + F_c = 5.40$, en vez de 6.13 m. El cuadro 5 muestra estos promedios:

CUADRO 5
PROMEDIOS ESTIMADOS POR OLS PARA ALTURA DE EUCALYPTUS NITENS

PROMEDIOS DE PARCELA				
FAMILIA	B1	B2	B3	B4
A	7.54	6.70	7.39	2.67
B	7.58	6.75	7.44	2.71
C	6.24	5.40	6.09	1.37
D	8.12	7.28	7.97	3.25
E	8.75	7.92	8.61	3.89
F	7.10	6.27	6.96	2.24

Finalmente, sumando cada parcela se tiene un único promedio por familia (cuadro 6).

CUADRO 6
ALTURA PROMEDIO DE EUCALYPTUS NITENS POR FAMILIA

FAMILIA	LSM
A	6.08
B	6.12
C	4.77
D	6.66
E	7.29
F	5.64

Con esta metodología las medias de las parcelas faltantes observadas en el Cuadro 2, ahora son estimadas por OLS. Para este caso, por ejemplo, se puede observar que las familias E y F bajan sus promedios, ya que ahora cada una incluye para su promedio familiar una media estimada en el bloque 4 (el peor bloque de la prueba).

Uno de los inconvenientes que presenta este método es la cantidad de recursos computacionales que se requieren para obtener las estimaciones. Para evitar este problema se trabaja con algún tipo de promedio, como los promedios de parcela utilizados en este ejemplo, lo que reduce las dimensiones de las matrices.

Esta simplificación, sin embargo, produce diferencias de precisión entre los promedios, debido a que algunos de ellos son obtenidos a partir de varias observaciones y otros a partir de sólo una. Este problema es solucionado al utilizar estimaciones de las medias a través de mínimos cuadrados generalizados, los que incorporan estas diferencias de precisión.

Promedio de Mínimos Cuadrados Generalizados (GLSM)

Corresponde a la estimación de las medias familiares utilizando las fuentes de variación (efectos fijos) calculadas a través de los mínimos cuadrados generalizados (GLS).

GLS incorpora las diferencias de precisión y calidad entre las observaciones en una matriz de varianzas-covarianzas, $\mathbf{V}$, al momento de estimar los efectos, a diferencia del método anterior (LSM), que asume igual precisión para todas las observaciones, es decir, utiliza una matriz $\mathbf{V}$ igual a la matriz identidad ($\mathbf{I}$).

Las diferencias de precisión, y por lo tanto de varianza son producto de la diversidad de diseños experimentales, edades de evaluación, y grados de desbalance en las pruebas genéticas.

La fórmula de GLS es (Huber et al., 1992; Searle, 1970):

$$\mathbf{b} = (\mathbf{X}'\mathbf{V}^{-1}\mathbf{X})^{-1}\mathbf{X}'\mathbf{V}^{-1}\mathbf{y} \quad (5)$$

La inversa de $\mathbf{X}'\mathbf{V}^{-1}\mathbf{X}$ es singular, por lo que se debe utilizar alguna G-inversa para obtener los estimaciones $\mathbf{b}_o$ de los efectos. Al igual que en OLS, el vector $\mathbf{X}\mathbf{b}_o$ será único independiente de la G-inversa que se ocupe.

Para la especificación de la matriz $\mathbf{V}$ son necesarias las estimaciones de los componentes de varianza del modelo lineal. Las metodologías para realizar esto se encuentran bien detalladas en la literatura (Searle, 1970; Graybill, 1976).

Para ilustrar este método se utilizaron los promedios de parcela por bloque de **Eucalyptus nitens** de 4 años (cuadro 7). El paréntesis indica el número de mediciones consideradas en la obtención del promedio.

CUADRO 7
-PROMEDIOS DE PARCELAS PARA LA ALTURA (m) DE EUCALYPTUS NITENS

FAMILIA	PROMEDIO DE PARCELA			
	B1	B2	B3	B4
A	8.37 (3)	5.13 (3)	7.00 (2)	3.80 (1)
B	8.83 (3)	5.40 (3)	8.25 (2)	2.00 (1)
C	4.47 (3)	6.13 (3)	-	2.40 (1)
D	9.55 (4)	7.30 (4)	-	1.80 (1)
E	7.48 (4)	8.40 (3)	9.40 (1)	-
F	6.63 (3)	7.95 (2)	5.75 (2)	-

El modelo lineal es el mismo descrito en la sección sobre promedios de mínimos cuadrados (LSM), y los componentes de varianza son (cuadro 8):

CUADRO 8
COMPONENTES DE VARIANZA PARA ALTURA (M) DE EUCALYPTUS NITENS

RASGO	σ^2_f	σ^2_{fb}	σ^2_w	σ^2_A	$\text{Var}(\bar{y}_{ijk})$	h^2
Altura	0.6888	0.078	2.810	0.6888	3.5768	0.1204

La matriz **V** de dimensión 20 x 20, contiene en la diagonal las varianzas de las medias familiares y fuera de la diagonal las covarianzas entre estas medias.

Al utilizar promedios de parcela las varianzas de las medias familiares presentarán desigual número de árboles por parcela. Por esta razón debe incluirse en la fórmula el número de individuos utilizados en el cálculo de cada media.

De este modo:

$$\text{Var}(\bar{y}_{ij}) = \sigma^2_f + \sigma^2_{fb} + \sigma^2_w / n_{ij}$$

Además, se requiere la covarianza para una misma familia en diferentes bloques:

$$\begin{aligned} \text{Cov}(\bar{y}_{ij}, \bar{y}_{i'j'}) &= \text{Cov}(\mu + B_i + F_j + BF_{ij} + w_{ij} / n_{ij}, \mu + B_{i'} + F_{j'} + BF_{i'j'} + w_{i'j'} / n_{i'}) \\ &= \text{Cov}(F_j, F_{j'}) \\ &= \sigma^2_f \\ &= 0.6888 \end{aligned}$$

Para este ejemplo el componente de covarianza familia x bloque es igual a cero ya que sólo se tiene una parcela por bloque.

$$\text{Cov}(\bar{y}_{ij}, \bar{y}_{i'j'}) = 0$$

Finalmente la matriz **V** es:

	A1	B1	C1	D1	E1	F1	A2	B2	C2	D2	E2	F2	A3	B3	E3	F3	A4	B4	C4	D4
A1	1.70	0	0	0	0	0	0.69	0	0	0	0	0	0.69	0	0	0	0.69	0	0	0
B1	0	1.70	0	0	0	0	0	0.69	0	0	0	0	0	0.69	0	0	0	0.69	0	0
C1	0	0	1.70	0	0	0	0	0	0.69	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.69	0
D1	0	0	0	1.47	0	0	0	0	0	0.69	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.69
E1	0	0	0	0	1.47	0	0	0	0	0	0.69	0	0	0	0.69	0	0	0	0	0
F1	0	0	0	0	0	1.70	0	0	0	0	0	0.69	0	0	0	0.69	0	0	0	0
A2	0.69	0	0	0	0	0	1.70	0	0	0	0	0	0.69	0	0	0	0.69	0	0	0
B2	0	0.69	0	0	0	0	0	1.70	0	0	0	0	0	0.69	0	0	0	0.69	0	0
C2	0	0	0.69	0	0	0	0	0	1.70	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.69	0
D2	0	0	0	0.69	0	0	0	0	0	1.47	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.69
E2	0	0	0	0	0.69	0	0	0	0	0	1.70	0	0	0	0.69	0	0	0	0	0
F2	0	0	0	0	0	0.69	0	0	0	0	0	2.17	0	0	0	0.69	0	0	0	0
A3	0.69	0	0	0	0	0	0.69	0	0	0	0	0	2.17	0	0	0	0.69	0	0	0
B3	0	0.69	0	0	0	0	0	0.69	0	0	0	0	0	2.17	0	0	0	0.69	0	0
E3	0	0	0	0	0.69	0	0	0	0	0	0.69	0	0	0	3.58	0	0	0	0	0
F3	0	0	0	0	0	0.69	0	0	0	0	0	0.69	0	0	0	2.17	0	0	0	0
A4	0.69	0	0	0	0	0	0.69	0	0	0	0	0	0.69	0	0	0	3.58	0	0	0
B4	0	0.69	0	0	0	0	0	0.69	0	0	0	0	0	0.69	0	0	0	3.58	0	0
C4	0	0	0.69	0	0	0	0	0	0.69	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3.58	0
D4	0	0	0	0.69	0	0	0	0	0	0.69	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3.58

Note que a menor número de observaciones el valor de la varianza aumenta.

Con la matriz **V** ya definida, los efectos fijos utilizando la fórmula de GLS son:

CUADRO 9
EFFECTOS FIJOS PARA EUCALYPTUS NITENS CALCULADOS POR GLS

μ	B ₁	B ₂	B ₃	B ₄	F _A	F _B	F _C	F _D	F _E	F _F
4.256	2.586	1.638	2.383	-2.352	0.552	0.866	-0.834	1.800	1.624	0.248

El cuadro 10 muestra los promedios calculados en base a estas estimaciones:

CUADRO 10
PROMEDIOS ESTIMADOS POR GLS DE EUCALYPTUS NITENS POR FAMILIA

PROMEDIOS DE PARCELA				
FAMILIA	B1	B2	B3	B4
A	7.39	6.45	7.19	2.46
B	7.71	6.76	7.51	2.77
C	6.01	5.06	5.80	1.07
D	8.64	7.69	8.44	3.70
E	8.47	7.52	8.26	3.53
F	7.09	6.14	6.89	2.15

Finalmente, sumando cada parcela se tiene un único promedio por familia (cuadro 11).

CUADRO 11
ALTURA PROMEDIO DE EUCALYPTUS NITENS POR FAMILIA

FAMILIA	GLSM
A	5.87
B	6.19
C	4.49
D	7.12
E	6.94
F	5.57

Note que el promedio de la familia D aumenta de 6.66 en el método anterior (OLS) a 7.12 m en este método, debido que al incorporar la matriz **V**, el promedio en el bloque 4 (el peor para esta familia), tiene una menor ponderación que el resto de las medias (bloques 1, 2 y 3).

En la construcción de la matriz **V** se pueden incorporar no sólo efectos ambientales sino que además efectos genéticos. Esta información es de relevancia en las pruebas de progenie de hermanos completos y muy especialmente en los programas de segunda generación, en los que parte del material tiene algún grado de relación.

Los cuatro métodos anteriores consideran que los efectos genéticos son fijos y que pueden ser obtenidos mediante el cálculo de algún tipo de promedio. Si las familias están igualmente representadas, se obtendrá la misma jerarquización con cualquiera de los métodos. Esto, sin embargo, no es común en las pruebas de árboles forestales, ya que las familias con frecuencia presentan diferencias en la calidad y cantidad de información.

PREDICCIÓN DE LOS VALORES DE MEJORA

Los métodos que se presentan a continuación consideran que los efectos genéticos son aleatorios, por lo tanto deben ser predichos. Además, a diferencia de los métodos anteriores, los resultados que entregan no son promedios familiares, sino valores de mejora, los que representan la diferencia genética de la madre con respecto al promedio de la población que es traspasada a su progenie.

Mejor Predicción Lineal (BLP)

La mejor predicción lineal es un método que predice los valores de mejora, consideran las relaciones genéticas y diferencias precisión entre las observaciones.

La principal ventaja de BLP por sobre los métodos anteriores es que permite el uso de múltiples fuentes de datos (pruebas de diferentes edades, localidades, precisión, diseño y niveles de parentesco y mejora). Estas fuentes de información son usadas simultáneamente, incrementando así la precisión de las predicciones.

La ecuación de BLP es:

$$\mathbf{g} = \mathbf{t} + \mathbf{C}'\mathbf{V}^{-1}(\mathbf{y} - \mathbf{a}) \quad (6)$$

donde

g	vector de predicciones del valor genético
t	vector de las esperanzas de los valores genéticos
C	matriz de covarianzas entre las observaciones y los rasgos a predecir
V	matriz de varianzas y covarianzas entre las observaciones
y	vector de observaciones
a	vector de las esperanzas de las observaciones

El vector **y** de dimensión $n \times 1$ corresponde a las observaciones, las que pueden ser: mediciones individuales, medias de parcelas, medias familiares en un sitio, medias familiares promediadas sobre todas los sitios, entre otras.

La elección de niveles más altos de medias como la unidad de observación en **y** reduce la complejidad de los cálculos, pero puede implicar una pérdida significativa de información, especialmente cuando las pruebas están desbalanceadas.

El vector **a** = **E(y)** de dimensión $n \times 1$ corresponde a las estimaciones de los valores esperados de las observaciones en **y**. Estos valores están asociados con los efectos fijos del modelo lineal. Para un modelo con sitios como efectos fijos, **a** corresponderá a las medias esperadas de cada sitio. Pero también puede representar medias de bloques, tratamientos, procedencias y otros tipos de efectos fijos.

En la predicción de los valores de mejora, los valores esperados son usados para expresar los datos como desviaciones de sus efectos fijos. El vector **(y-a)** representa las observaciones ajustadas debido a los efectos indeseables (fijos), de este modo, se evita que los valores de mejora predichos para un padre sean sobrestimados al ser probados en un ambiente favorable. Cuando los efectos fijos son los sitios o bloques, **(y-a)** expresa la media de cada familia como una desviación de la media del sitio o bloque correspondiente.

La matriz **V** = **Var(y)** de dimensión $n \times n$ se define como la matriz de varianzas y covarianzas entre las observaciones en **y**, y corresponde exactamente a la misma matriz **V** definida para GLS (ver sección 2.4).

El vector aleatorio **g** de dimensión $q \times 1$ representa los valores de mejora a ser predichos. La dimensión de **g** refleja el número de rasgos y genotipos presentes.

El vector **t** = **E(g)** de dimensión $q \times 1$ representa la esperanza de los valores de mejora, es una constante que indica la existencia o ausencia de mejoramiento genético anterior. Se asume igual a cero si no ha ocurrido una selección previa (como en el caso de la selección masal), pero si los valores de mejora a ser predichos tienen diferentes efectos genéticos fijos (por ejemplo, si provienen de diferentes fuentes de semillas), entonces estos efectos se reflejarán en **t**.

La matriz **C** = **Cov(y,g)**, es una matriz de dimensión $n \times q$ que representa las covarianzas entre las observaciones y los valores de mejora a predecir. Esta matriz debe ser estimada directamente de los datos o derivada de estimaciones externas de covarianzas genéticas.

A continuación, con el fin de ilustrar cómo trabaja BLP, se han desarrollado una serie de ejemplos. Para todos ellos se asume que no existen efectos genéticos fijos (es decir, $\mathbf{t} = 0$).

EJEMPLO 1 - Prueba de progenie de medios hermanos en un sitio

a) Promedios Familiares como unidad de observación

A fin de simplificar los cálculos se utilizaron como unidad de observación las medias familiares de *Eucalyptus nitens* para el rasgo de altura a los 4 años en una sola prueba (cuadro 12). El modelo lineal es el mismo descrito en la sección sobre promedios de mínimos cuadrados (LSM), y los componentes de varianza se encuentran en el cuadro 8.

CUADRO 12
PROMEDIOS FAMILIARES PARA ALTURA (m) DE EUCALYPTUS NITENS

FAMILIA	PROMEDIO FAMILIAR
A	6.48 (9)
B	6.80 (9)
C	4.89 (7)
D	7.69 (9)
E	8.06 (8)
F	6.76 (7)

El paréntesis indica el número de observaciones con que fue calculado el promedio.

i) Vectores $\mathbf{y}$ y $\mathbf{a}$

$$\mathbf{y}' = [6.48 \ 6.80 \ 4.89 \ 7.69 \ 8.06 \ 6.76]$$

El vector $\mathbf{a}$ se obtiene aplicando la esperanza al modelo lineal:

$$E(\bar{y}) = \mu$$

Esta esperanza puede ser estimada utilizando los promedios de todos los árboles de la prueba.

$$\mathbf{a}' = [6.83 \ 6.83 \ 6.83 \ 6.83 \ 6.83 \ 6.83]$$

ii) Matrices **V** y **C**

La matriz **V** es de dimensión 6 x 6, y contiene los siguientes elementos:

$$\begin{aligned} \text{Var}(\bar{y}_{ij}) &= \text{Var}(\mu + B_i + F_j + BF_{ij} / b_j + w_{ij} / n_{ij}) \\ &= \sigma_f^2 + \sigma_{fb}^2 / b_j + \sigma_w^2 / n_{ij} \end{aligned}$$

$\text{Cov}(\bar{y}_{ij}, \bar{y}_{i'j'})$ es igual cero ya que las familias no están emparentadas. Finalmente la matriz **V** es:

	A	B	C	D	E	F
A	1.02	0	0	0	0	0
B	0	1.02	0	0	0	0
C	0	0	1.12	0	0	0
D	0	0	0	1.03	0	0
E	0	0	0	0	1.07	0
F	0	0	0	0	0	1.12

La matriz **C** es de dimensión 6 x 6, y relaciona cada media familiar con el valor de mejora a predecir. Sus elementos son:

$$\begin{aligned} \text{Cov}(\bar{y}_{ij}, g_j) &= \text{Cov}(\mu + B_i + F_j + BF_{ij}/b_j + w_{ij}/n_{ij}, g_j) \\ &= \text{Cov}(F_j, g_j) \\ &= \text{Cov}(1/2 g_j, g_j) \\ &= 1/2 \sigma_A^2 = (2 / 2.5) \sigma_f^2 \quad \text{donde } \sigma_A^2 = 2.5 \sigma_f^2 \\ &= 0.5510 \end{aligned}$$

$\text{Cov}(\bar{y}_{ij}, g_j)$ es igual a cero, debido a que no existe parentesco entre el valor de mejora de una familia y las observaciones de las familias restantes.

Finalmente la matriz **C** es:

	g _A	g _B	g _C	g _D	g _E	g _F
A	0.55	0	0	0	0	0
B	0	0.55	0	0	0	0
C	0	0	0.55	0	0	0
D	0	0	0	0.55	0	0
E	0	0	0	0	0.55	0
F	0	0	0	0	0	0.55

iii) Vector **g**

Una vez que las matrices ya han sido definidas e integradas en la ecuación de BLP, el vector **g** de los valores de mejora familiares es:

$$\mathbf{g}' = [-0.1889 \ -0.0162 \ -0.9578 \ 0.4614 \ 0.6358 \ -0.0346]$$

Con el fin de reducir el tamaño de las matrices, para este ejemplo se tomaron promedios simples como unidad de observación. La jerarquización obtenida coincidió con la generada por los promedios simples, sin embargo, en este caso no se trata de promedios sino de predicciones de los valores de mejora familiares, los que son a su vez predicciones de ganancia.

b) Promedios de parcela como unidad de observación

Con el fin de usar en forma más eficiente la información disponible, se utilizaron los promedios de parcela por bloque de **Eucalyptus nitens** (ver cuadro 7). El modelo lineal y los componentes de varianza son los mismos del ejemplo anterior.

i) Vector **y** y **a**

$$\mathbf{y}' = [8.37 \ 8.83 \ 4.47 \ 9.55 \ 7.48 \ 6.63 \ 5.13 \ 5.40 \ 6.13 \ 7.30 \ 8.40 \ 7.95 \ 7.00 \ 8.25 \ 9.40 \ 5.75 \ 3.80 \ 2.00 \ 2.40 \ 1.80]$$

Al aplicar la esperanza al modelo lineal:

$$\begin{aligned} E(\bar{y}_{ij}) &= E(\mu + B_i + F_j + BF_{ij} + w_{ij} / n_{ij}) \\ &= \mu + B_i \end{aligned}$$

Esta esperanza puede ser estimada utilizando los promedios de todos los árboles en un bloque dado.

$$\mathbf{a}' = [7.65 \ 7.65 \ 7.65 \ 7.65 \ 7.65 \ 7.65 \ 6.68 \ 6.68 \ 6.68 \ 6.68 \ 6.68 \ 6.68 \ 7.34 \ 7.34 \ 7.34 \ 7.34 \ 2.50 \ 2.50 \ 2.50 \ 2.50]$$

ii) Matrices **V** y **C**

La matriz **V** es exactamente la misma del ejemplo de GLS.

La matriz **C** es de dimensión 20 x 6, y sus elementos son:

$$\begin{aligned} \text{Cov}(\bar{y}_{ij}, g_j) &= \text{Cov}(\mu + B_i + F_j + BF_{ij} + w_{ij} / n_{ij}, g_j) \\ &= \text{Cov}(F_j, g_j) \\ &= \text{Cov}(\frac{1}{2} g_j, g_j) \\ &= \frac{1}{2} \sigma_A^2 = (2 / 2.5) \sigma_f^2 \\ &= 0.5510 \end{aligned} \quad \text{donde } \sigma_A^2 = 2.5 \sigma_f^2$$

$$\text{Cov}(\bar{y}_{ij\cdot}, g_j) = 0$$

	g_A	g_B	g_C	g_D	g_E	g_F
A1	0.55	0	0	0	0	0
B1	0	0.55	0	0	0	0
C1	0	0	0.55	0	0	0
D1	0	0	0	0.55	0	0
E1	0	0	0	0	0.55	0
F1	0	0	0	0	0	0.55
A2	0.55	0	0	0	0	0
B2	0	0.55	0	0	0	0
C2	0	0	0.55	0	0	0
D2	0	0	0	0.55	0	0
E2	0	0	0	0	0.55	0
F2	0	0	0	0	0	0.55
A3	0.55	0	0	0	0	0
B3	0	0.55	0	0	0	0
E3	0	0	0	0	0.55	0
F3	0	0	0	0	0	0.55
A4	0.55	0	0	0	0	0
B4	0	0.55	0	0	0	0
C4	0	0	0.55	0	0	0
D4	0	0	0	0.55	0	0

i) Vector $\mathbf{g}$

Una vez que las matrices ya han sido definidas e integradas en la ecuación de BLP, el vector $\mathbf{g}$ de los valores de mejora familiares es:

$$\mathbf{g}' = [-0.1077 \quad 0.0615 \quad -0.7877 \quad 0.5480 \quad 0.4311 \quad -0.2581]$$

Al utilizar observaciones de un nivel mas desagregado que el Ejemplo 1a, se produjeron leves diferencias de jerarquización manteniéndose, sin embargo, coincidencias entre sus extremos (peores y mejores familias).

EJEMPLO 2 - Pruebas de progenie de medios hermanos en 3 sitios

Para este ejemplo, el modelo lineal es:

$$y_{ijkl} = \mu + E_i + B_{ij} + F_k + FE_{ik} + w_{ijkl}$$

donde

y_{ijkl} = ijk-ésima observación

μ = media general

E_i = efecto fijo del i-ésimo sitio, $i = 1, 2, 3$

B_{ij} = efecto fijo del j-ésimo bloque en el i-ésimo sitio, $j = 1, 2, \dots, b_i$,

F_k = efecto aleatorio de la k-ésima familia, $k = 1, 2, \dots, s_i$, $E(F_k) = 0$, $\text{Var}(F_k) = \sigma_f^2$

FE_{ik} = efecto aleatorio de la interacción familia x sitio, $E(FE_{ik}) = 0$, $\text{Var}(FE_{ik}) = \sigma_{fe}^2$

w_{ijkl} = error aleatorio del l-ésimo árbol en la ijk-ésima parcela, $E(w_{ijkl}) = 0$,

$$\text{Var}(w_{ijkl}) = \sigma_w^2$$

La unidad de observación para este ejemplo corresponde a las medias familiares de cada sitio.

CUADRO 13
-PROMEDIOS FAMILIARES PARA LA ALTURA (m) DE EUCALYPTUS NITENS EN 3 SITIOS

FAMILIA	PROMEDIO FAMILIAR		
	S2	S3	S4
A	9.61 (30)	6.62 (24)	8.24 (35)
B	10.19 (28)	7.28 (25)	8.23 (32)
C	9.28 (37)	5.79 (24)	7.80 (37)
D	9.77 (36)	6.59 (26)	8.52 (35)
E	9.55 (37)	6.92 (24)	8.88 (39)
F	8.57 (25)	6.34 (23)	8.42 (37)

Los paréntesis indican el número de individuos por sitio para cada familia.

Los componentes de varianza para este modelo son:

CUADRO 14
COMPONENTES DE VARIANZA PARA ALTURA (m) DE EUCALYPTUS NITENS

RASGO	σ^2_f	σ^2_{fe}	σ^2_w	σ^2_A	Var(y_{ijkl})	h^2
Altura	0.764	0.578	2.081	0.764	3.432	0.139

i) Vectores **y** y **a**

$$\mathbf{y}' = [9.61 \ 10.19 \ 9.28 \ 9.77 \ 9.55 \ 8.57 \ 6.62 \ 7.28 \ 5.79 \ 6.59 \ 6.92 \ 6.34 \ 8.24 \ 8.23 \ 7.80 \ 8.52 \ 8.88 \ 8.42]$$

La esperanza del modelo lineal es:

$$\begin{aligned} E(\bar{y}_{i\cdot k}) &= E(\mu + E_i + B_{ij} + F_k + FE_{ik} + w_{ijk} / n_{ik}) \\ &= \mu + E_i \end{aligned}$$

El término n_{ik} representa el número total de individuos de la ik-ésima parcela.

Además:

$$E(\bar{y}_{i\cdots}) = \mu + E_i$$

Por lo que la media de cada sitio será un buen estimador de **a**.

$$\mathbf{a}' = [9.55 \ 9.55 \ 9.55 \ 9.55 \ 9.55 \ 9.55 \ 6.94 \ 6.94 \ 6.94 \ 6.94 \ 6.94 \ 6.94 \ 8.65 \ 8.65 \ 8.65 \ 8.65 \ 8.65 \ 8.65]$$

Donde 9.55, 6.94 y 8.65 son las medias para los sitios 2, 3 y 4, respectivamente.

ii) Matrices **V** y **C**

Para cualquier media familiar:

$$\text{Var}(\bar{y}_{i \cdot k}) = \sigma_f^2 + \sigma_{fe}^2 + \sigma_w^2 / n_{ik}$$

$$\begin{aligned} \text{Cov}(\bar{y}_{i \cdot k}, \bar{y}_{i' \cdot k'}) &= \text{Cov}(\mu + E_i + B_{ij} + F_k + FE_{ik} + w_{ijk} / n_{ik}, \\ &\quad \mu + E_{i'} + B_{i'j} + F_{k'} + FE_{i'k'} + w_{i'jk'} / n_{i'k'}) \\ &= \text{Cov}(F_k, F_{k'}) \\ &= \sigma_f^2 \\ &= 0.764 \end{aligned}$$

$$\text{Cov}(\bar{y}_{i \cdot k}, \bar{y}_{i' \cdot k'}) = \text{Cov}(\bar{y}_{i \cdot k}, \bar{y}_{i' \cdot k'}) = 0$$

Finalmente la matriz **V** es:

	A2	B2	C2	D2	E2	F2	A3	B3	C3	D3	E3	F3	A4	B4	C4	D4	E4	F4
A2	1.41	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0
B2	0	1.42	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0
C2	0	0	1.40	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0
D2	0	0	0	1.40	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0	0
E2	0	0	0	0	1.40	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0
F2	0	0	0	0	0	1.43	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	0.75
A3	0.76	0	0	0	0	0	1.43	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0
B3	0	0.76	0	0	0	0	0	1.43	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0
C3	0	0	0.76	0	0	0	0	0	1.43	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0
D3	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	1.42	0	0	0	0	0	0.76	0	0
E3	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	1.43	0	0	0	0	0	0.76	0
F3	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	1.43	0	0	0	0	0	0.75
A4	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	1.40	0	0	0	0	0
B4	0	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	1.41	0	0	0	0
C4	0	0	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	1.40	0	0	0
D4	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	1.40	0	0
E4	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	1.40	0
F4	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	1.40

Los elementos de **C** son:

$$\begin{aligned} \text{Cov}(\bar{y}_{i \cdot k}, g_k) &= \text{Cov}(\mu + E_i + B_{ij} + F_k + FE_{ik} + w_{ijk} / n_{ik}, g_k) \\ &= \text{Cov}(F_k, g_k) \\ &= \text{Cov}(\frac{1}{2} g_k, g_k) \\ &= \frac{1}{2} \sigma_A^2 = (2 / 2.5) \sigma_f^2 && \text{donde } \sigma_A^2 = 2.5 \sigma_f^2 \\ &= 0.6112 \end{aligned}$$

$$\text{Cov}(\bar{y}_{i-k}, g_k) = 0$$

	g_A	g_B	g_C	g_D	g_E	g_F
A2	0.61	0	0	0	0	0
B2	0	0.61	0	0	0	0
C2	0	0	0.61	0	0	0
D2	0	0	0	0.61	0	0
E2	0	0	0	0	0.61	0
F2	0	0	0	0	0	0.61
A3	0.61	0	0	0	0	0
B3	0	0.61	0	0	0	0
C3	0	0	0.61	0	0	0
D3	0	0	0	0.61	0	0
E3	0	0	0	0	0.61	0
F3	0	0	0	0	0	0.61
A4	0.61	0	0	0	0	0
B4	0	0.61	0	0	0	0
C4	0	0	0.61	0	0	0
D4	0	0	0	0.61	0	0
E4	0	0	0	0	0.61	0
F4	0	0	0	0	0	0.61

iii) Vector $\mathbf{g}$

Aplicando la Ecuación 6 se tiene que el vector de valores de mejora predichos es:

$$\mathbf{g}' = [-0.1393 \ 0.1141 \ -0.4687 \ -0.0523 \ 0.0448 \ -0.3723]$$

EJEMPLO 3 - Cuatro sitios de prueba

Se desean obtener los valores genéticos de las familias del ejemplo anterior, pero esta vez se dispone de observaciones de otro sitio (S1), el que contiene sólo algunas familias, y con un bajo número de individuos.

El cuadro 15 contiene las medias familiares para este ejemplo.

CUADRO 15
-PROMEDIOS FAMILIARES PARA LA ALTURA (m) DE EUCALYPTUS NITENS EN 4 SITIOS

FAMILIA	PROMEDIO FAMILIAR			
	S1	S2	S3	S4
A	7.70 (11)	9.61 (30)	6.62 (24)	8.24 (35)
B	-	10.19 (28)	7.28 (25)	8.23 (32)
C	-	9.28 (37)	5.79 (24)	7.80 (37)
D	-	9.77 (36)	6.59 (26)	8.52 (35)
E	7.59 (12)	9.55 (37)	6.92 (24)	8.88 (39)
F	7.75 (10)	8.57 (25)	6.34 (23)	8.42 (37)

i) Vectores **y** y **a**

$y' = [7.70 \ 7.59 \ 7.75 \ 9.61 \ 10.19 \ 9.28 \ 9.77 \ 9.55 \ 8.57 \ 6.62 \ 7.28 \ 5.79 \ 6.59 \ 6.92 \ 6.34 \ 8.24 \ 8.23 \ 7.80 \ 8.52 \ 8.88 \ 8.42]$

$a' = [7.82 \ 7.82 \ 7.82 \ 9.55 \ 9.55 \ 9.55 \ 9.55 \ 9.55 \ 9.55 \ 6.94 \ 6.94 \ 6.94 \ 6.94 \ 6.94 \ 6.94 \ 8.65 \ 8.65 \ 8.65 \ 8.65 \ 8.65 \ 8.65]$

Donde la media del sitio 1 es 7.82 m.

ii) Matrices **V** y **C**

La matriz **V** es:

	A1	E1	F1	A2	B2	C2	D2	E2	F2	A3	B3	C3	D3	E3	F3	A4	B4	C4	D4	E4	F4
A1	1.53	0	0	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0
E1	0	1.52	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0
F1	0	0	1.55	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	0.75
A2	0.76	0	0	1.41	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0
B2	0	0	0	0	1.42	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0
C2	0	0	0	0	0	1.40	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0
D2	0	0	0	0	0	0	1.40	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0	0
E2	0	0.76	0	0	0	0	0	1.40	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0
F2	0	0	0.76	0	0	0	0	0	1.43	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	0.75
A3	0.76	0	0	0.76	0	0	0	0	0	1.43	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0
B3	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	1.43	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0
C3	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	1.43	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0
D3	0	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	1.42	0	0	0	0	0	0.76	0	0
E3	0	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	1.43	0	0	0	0	0	0.76	0
F3	0	0	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	1.43	0	0	0	0	0	0.75
A4	0.76	0	0	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	1.40	0	0	0	0	0
B4	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	1.41	0	0	0	0
C4	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	1.40	0	0	0
D4	0	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	1.40	0	0
E4	0	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	1.40	0
F4	0	0	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	0.76	0	0	0	0	0	1.40

Los elementos de la matriz **V** son calculados de igual forma que en el ejemplo anterior, y se puede observar que las mayores varianzas se presentan en el Sitio 1 con el menor número de observaciones (n_{ik}).

La matriz **C** es:

	g_A	g_B	g_C	g_D	g_E	g_F
A1	0.61	0	0	0	0	0
E1	0	0	0	0	0.61	0
F1	0	0	0	0	0	0.61
A2	0.61	0	0	0	0	0
B2	0	0.61	0	0	0	0
C2	0	0	0.61	0	0	0
D2	0	0	0	0.61	0	0
E2	0	0	0	0	0.61	0
F2	0	0	0	0	0	0.61
A3	0.61	0	0	0	0	0
B3	0	0.61	0	0	0	0
C3	0	0	0.61	0	0	0
D3	0	0	0	0.61	0	0
E3	0	0	0	0	0.61	0
F3	0	0	0	0	0	0.61
A4	0.61	0	0	0	0	0
B4	0	0.61	0	0	0	0
C4	0	0	0.61	0	0	0
D4	0	0	0	0.61	0	0
E4	0	0	0	0	0.61	0
F4	0	0	0	0	0	0.61

iii) Vector **g**

Los valores de mejora predichos son:

$$\mathbf{g}' = [-0.1315 \quad 0.1141 \quad -0.4687 \quad -0.0523 \quad 0.0031 \quad -0.3161]$$

La incorporación del sitio 1, no produjo cambios importantes en la predicción de los valores de mejora, ya que sólo contiene 3 de las 6 familias en estudio, y además éstas tienen pocos individuos (aproximadamente la mitad). Por esta razón, la información de esta prueba recibió una baja ponderación en la matriz **V**.

Por otra parte, los valores genéticos de las familias que no están presentes en el sitio 1 no sufren variaciones con respecto al ejemplo anterior.

EJEMPLO 4 - Prueba de progenie de hermanos completos

Para este ejemplo el modelo estadístico es:

$$y_{ijkl} = \mu + B_i + F_j + H_k + FH_{jk} + w_{ijkl}$$

donde:

y_{ijkl} = ijl-ésima observación

μ = media general

B_i = efecto fijo del i-ésimo bloque, $i=1, 2, 3, 4$

F_j = efecto aleatorio de la j-ésima madre, $j=1,2,...,5$ $E(F_j) = 0$, $Var(F_j) = \sigma^2_f$

H_k = efecto aleatorio del k-ésimo padre, $k=1,2,\dots,6$ $E(H_k) = 0$, $\text{Var}(H_k) = \sigma_f^2$
 FH_{jk} = efecto aleatorio de la interacción de la jk -ésima familia de hermanos completos. $E(FH_{jk}) = 0$, $\text{Var}(FH_{jk}) = \sigma_d^2$
 w_{ijk} = error aleatorio del i -ésimo árbol en la ijk -ésima parcela. $E(w_{ijk}) = 0$,
 $\text{Var}(w_{ijk}) = \sigma_w^2$

Para este ejemplo se analizarán las cruzas de 6 padres de **Pinus taeda** en un diseño parcial con algunas cruzas faltantes.

CUADRO 16
-PROMEDIOS FAMILIARES PARA LA ALTURA (m) DE PINUS TAEDA.

PROMEDIO FAMILIAR						
MADRE PADRE	A	B	C	D	E	F
A	-	-	-	2.85 (19)	-	-
B	2.61 (16)	-	2.74 (16)	2.88 (17)	-	-
C	2.18 (17)	-	-	2.64 (19)	-	-
D	-	-	-	-	-	-
E	2.86 (17)	2.33 (15)	2.94 (19)	2.67 (16)	-	-
F	2.69 (18)	1.97 (10)	1.88 (12)	2.87 (20)	2.68 (13)	-

Las observaciones individuales para calcular estos promedios se encuentran en el Anexo N° 2.

Los componentes de varianza para el modelo de hermanos completos son:

CUADRO 17
COMPONENTES DE VARIANZA PARA ALTURA (M) DE PINUS TAEDA

RASGO	σ_f^2	σ_d^2	σ_w^2	σ_A^2	$\text{Var}(y_{ijk})$	h^2
Altura	0.027	0.014	0.480	0.108	0.548	0.197

i) Vectores **y** y **a**

Cada observación representa el promedio sobre todos los árboles de una familia de hermanos completos (cuadro 16).

$$\mathbf{y}' = [2.61 \ 2.18 \ 2.86 \ 2.69 \ 2.33 \ 1.97 \ 2.74 \ 2.94 \ 1.88 \ 2.85 \ 2.88 \ 2.64 \ 2.67 \ 2.87 \ 2.68]$$

La esperanza del vector de las observaciones es $E(y) = \mu + E_i$, pues el sitio es el único efecto fijo considerado en el modelo. Es decir:

$$E(\bar{y}_{jk}) = E(\bar{y}_{\dots}) = \bar{y}_{\dots} = 2.59$$

$$\mathbf{a}' = [2.59 \ 2.59 \ 2.59 \ 2.59 \ 2.59 \ 2.59 \ 2.59 \ 2.59 \ 2.59 \ 2.59 \ 2.59 \ 2.59 \ 2.59 \ 2.59 \ 2.59]$$

ii) Matrices **V** y **C**

Para la matriz **V** se necesita:

$$\text{Var}(\bar{y}_{jk}) = \sigma_f^2 + \sigma_d^2 + \sigma_w^2 / n_{jk}$$

$$= 2 \sigma_f^2 + \sigma_d^2 + \sigma_w^2 / n_{jk}$$

$$\begin{aligned} \text{Cov}(\bar{y}_{jk}, \bar{y}_{jk'}) &= \text{Cov}(\mu + B_i + F_j + H_k + FH_{jk} + w_{jk} / n_{jk}, \\ &\quad \mu + B_i + F_{j'} + H_k + FH_{jk'} + w_{jk'} / n_{jk'}) \\ &= \text{Cov}(F_k, F_k) \\ &= \sigma_f^2 \\ &= 1/4 \sigma_A^2 \\ &= 0.027 = \text{Cov}(\bar{y}_{jk}, \bar{y}_{jk'}) \end{aligned}$$

Además,

$$\text{Cov}(\bar{y}_{jk}, \bar{y}_{jk'}) = 0$$

Finalmente **V** es:

	AxD	BxA	BxC	BxD	CxA	CxD	ExA	ExB	ExC	ExD	FxA	FxB	FxC	FxD	FxE
AxD	0.09	0.03	0	0.03	0.03	0.03	0.03	0	0	0.03	0.03	0	0	0.03	0
BxA	0.03	0.10	0.03	0.03	0.03	0	0.03	0.03	0	0	0.03	0.03	0	0	0
BxC	0	0.03	0.10	0.03	0.03	0.03	0	0.03	0.03	0	0	0.03	0.03	0	0
BxD	0.03	0.03	0.03	0.10	0	0.03	0	0.03	0	0.03	0	0.03	0	0.03	0
CxA	0.03	0.03	0.03	0	0.10	0.03	0.03	0	0.03	0	0.03	0	0.03	0	0
CxD	0.03	0	0.03	0.03	0.03	0.09	0	0	0.03	0.03	0	0	0.03	0.03	0
ExA	0.03	0.03	0	0	0.03	0	0.10	0.03	0.03	0.03	0.03	0	0	0	0.03
ExB	0	0.03	0.03	0.03	0	0	0.03	0.10	0.03	0.03	0	0.03	0	0	0.03
ExC	0	0	0.03	0	0.03	0.03	0.03	0.03	0.09	0.03	0	0	0.03	0	0.03
ExD	0.03	0	0	0.03	0	0.03	0.03	0.03	0.03	0.10	0	0	0	0.03	0.03
FxA	0.03	0.03	0	0	0.03	0	0.03	0	0	0	0.09	0.03	0.03	0.03	0.03
FxB	0	0.03	0.03	0.03	0	0	0	0.03	0	0	0.03	0.12	0.03	0.03	0.03
FxC	0	0	0.03	0	0.03	0.03	0	0	0.03	0	0.03	0.03	0.11	0.03	0.03
FxD	0.03	0	0	0.03	0	0.03	0	0	0	0.03	0.03	0.03	0.03	0.09	0.03
FxE	0	0	0	0	0	0	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.10

Para la matriz **C**:

$$\begin{aligned}
 \text{Cov}(\bar{y}_{jk}, g_k) &= \text{Cov}(\mu + B_i + F_j + H_k + FH_{jk} + w_{jk} / n_{jk}, g_k) \\
 &= \text{Cov}(F_k, g_k) \\
 &= \text{Cov}(\frac{1}{2}g_k, g_k) \\
 &= \frac{1}{2} \sigma_A^2 \\
 &= 0.054
 \end{aligned}$$

	g_A	g_B	g_C	g_D	g_E	g_F
AxD	0.054	0	0	0.054	0	0
BxA	0.054	0.054	0	0	0	0
BxC	0	0.054	0.054	0	0	0
BxD	0	0.054	0	0.054	0	0
CxA	0.054	0	0.054	0	0	0
CxD	0	0	0.054	0.054	0	0
ExA	0.054	0	0	0	0.054	0
ExB	0	0.054	0	0	0.054	0
ExC	0	0	0.054	0	0.054	0
ExD	0	0	0	0.054	0.054	0
FxA	0.054	0	0	0	0	0.054
FxB	0	0.054	0	0	0	0.054
FxC	0	0	0.054	0	0	0.054
FxD	0	0	0	0.054	0	0.054
FxE	0	0	0	0	0.054	0.054

iii) Vector **g**

$$\mathbf{g}' = [-0.059 \quad 0.1491 \quad -0.4846 \quad 0.0121 \quad 0.0368 \quad 0.3096]$$

Note que para la predicción de un valor de mejora de un padre particular usando la información de hermanos completos, BLP incorpora no sólo las observaciones de la progenie de ese padre, sino también las de las progenies emparentadas. Por ejemplo, el valor de mejora del padre A está afectado por el desempeño de las familias de hermanos completos (AxD, BxA, CxA, ExA y FxA), pero además cualquiera de las otras cruza tiene una covarianza que la relaciona con la progenie de A, lo que se refleja en los elementos distintos de cero de las matrices **V** y **C**.

Es importante destacar que, además de las situaciones ya ejemplificadas, BLP puede incorporar la información de varios rasgos, pruebas de distintas edades así como el parentesco entre las observaciones. En cada una de estas situaciones los elementos que varían son las varianzas y covarianzas de las matrices **V** y **C**, producto de las distintas precisiones y correlaciones con los valores de mejora a predecir que presentan las observaciones.

Mejor Predicción Lineal Inesgada (BLUP)

Una de las características del método anterior (BLP) es asumir que los elementos del vector de efectos fijos **a** son constantes conocidas e inesgadas, cuando en realidad son estimadas con algún grado de error. De este modo, las aplicaciones de BLP son solamente una aproximación a la mejor predicción lineal.

Existe, sin embargo, una metodología conocida como la mejor predicción lineal insesgada (BLUP), similar en su teoría a BLP y que al predecir los valores de mejora estima los efectos fijos mediante GLS (White y Hodge, 1989).

Esta metodología será detallada extensamente en un capítulo posterior de estos apuntes.

REFERENCIAS

Balocchi, C.; Jayawickrama, K. y Pérez, E. 1991. Octavo Informe Anual (1989-1991). Cooperativa de Mejoramiento Genético UACH/CONAF/Empresas Forestales. U. Austral de Chile. Fac. de Cs. Forestales. Serie Técnica. Valdivia, Chile. 56 p.

Huber, D.; White, T.; Littell, R. y Hodge, G. 1992. Ordinary Least Squares Estimation of General and Specific Combining Abilities from Half-Diallel Mating Designs. *Silvae Genetica* 41 (4-5). pp. 263-273

Graybill, F. 1976. Theory and Application of the Linear Model. Duxbury Press, North Scituate, MA. 704 p.

Searle, S.R. 1971. Linear Models. John Wiley, New York.

White, T. y Hodge, G. 1989. Predicting Breeding Values with Applications in Forest Tree Improvement. Forest Sciences Volumen 33. Kluwer Academic Pub. London. 367 p.

ANEXO 1
MEDICIONES INDIVIDUALES PARA ALTURA (m) DE EUCALYPTUS NITENS
A LOS 4 AÑOS

BLOQUE	FAMILIA	ALTURA	BLOQUE	FAMILIA	ALTURA
1	A	8.1	2	B	7.6
1	A	10.5	2	C	4.9
1	A	6.5	2	C	5.5
1	B	9.3	2	C	8.0
1	B	8.6	2	D	7.8
1	B	8.6	2	D	6.9
1	C	5.5	2	D	7.5
1	C	2.5	2	D	7.0
1	C	5.4	2	E	8.8
1	D	9.2	2	E	8.4
1	D	8.5	2	E	8.0
1	D	10.5	2	F	7.3
1	D	10.0	2	F	8.6
1	E	8.9	3	A	8.0
1	E	6.5	3	A	6.0
1	E	6.0	3	B	9.5
1	E	8.5	3	B	7.0
1	F	7.4	3	E	9.4
1	F	3.5	3	F	6.5
1	F	9.0	3	F	5.0
2	A	4.5	4	A	3.8
2	A	5.0	4	B	2.0
2	A	5.9	4	C	2.4
2	B	4.8	4	D	1.8
2	B	3.8			

ANEXO 2. –
PROMEDIOS DE PARCELAS PARA ALTURA (m) DE LA PROGENIE ORIGINADA A PARTIR DE
LAS CRUZAS DE 6 PADRES DE PINUS TAEDA.

BLOQUE	MADRE	PADRE	PARCELA	ALTURA	BLOQUE	MADRE	PADRE	PARCELA	ALTURA
1	1	2	1	2.6899	3	1	2	1	2.2961
1	1	3	2	1.9080	3	1	3	2	2.8956
1	1	5	3	3.1242	3	1	5	3	2.5359
1	1	6	4	2.4933	3	1	6	4	2.9032
1	2	5	1	1.4783	3	2	5	1	2.7737
1	2	6	2	2.7026	3	2	6	2	1.2040
1	3	2	1	3.0480	3	3	2	1	2.9870
1	3	5	2	3.4991	3	3	5	2	2.8407
1	3	6	3	2.4003	3	3	6	3	1.3564
1	4	1	1	3.3955	3	4	1	1	2.6746
1	4	2	2	3.4290	3	4	2	2	2.7066
1	4	3	3	2.5298	3	4	3	3	3.4198
1	4	5	4	2.4155	3	4	5	4	3.3299
1	4	6	5	3.2004	3	4	6	5	3.4564
1	5	6	1	2.2403	3	5	6	1	3.2614
2	1	2	1	3.5662	4	1	2	1	1.8974
2	1	3	2	2.6335	4	1	3	2	1.3005
2	1	5	3	3.6942	4	1	5	3	2.0726
2	1	6	4	3.4808	4	1	6	4	1.8821
2	2	5	1	3.4260	4	2	5	1	1.6400
2	2	6	2	2.4282	4	2	6	2	1.5392
2	3	2	1	3.0480	4	3	2	1	1.8898
2	3	5	2	2.8895	4	3	5	2	2.5146
2	3	6	3	1.9406	4	3	6	3	1.8389
2	4	1	1	3.0114	4	4	1	1	2.3348
2	4	2	2	3.6454	4	4	2	2	1.7272
2	4	3	3	2.9566	4	4	3	3	1.6581
2	4	5	4	2.8118	4	4	5	4	2.1184
2	4	6	5	3.2674	4	4	6	5	1.5545
2	5	6	1	3.7917	4	5	6	1	1.4122

INDICE DE SELECCION

Julio Torres Cuadros¹
Salvador Gezan Pacheco²

INTRODUCCIÓN

La mayoría de los programas de mejoramiento genético forestal han llegado a una etapa en que tanto información como material genético están disponibles para crear generaciones avanzadas de árboles selectos. Esto significa que la selección puramente visual debe dar paso a metodologías de evaluación que puedan aprovechar eficientemente toda la información actual (tanto individual como familiar).

En este contexto, el índice de selección multicriterio es una interesante metodología de evaluación genética, extensamente desarrollada para la mejora animal y, en menor escala, para árboles forestales, que combina información fenotípica individual y/o familiar en un solo valor, el que luego es comparado para todos los individuos de la prueba. Es una adecuada herramienta en casos de datos medianamente balanceados y las dificultades en el cálculo de sus parámetros económicos no es una limitante para su uso, ya que existen metodologías relativamente sencillas y precisas que dan una buena interpretación del valor monetario de cada rasgo en un índice.

La evaluación genética vía índices y posterior instalación de huertos semilleros clonales o de polinización controlada, permite obtener mayores ganancias que métodos más simples (selección masal) y ganancias similares a métodos de mayor complejidad estadística (BLP y BLUP) (White y Hodge, 1989).

TEORÍA DEL ÍNDICE DE SELECCIÓN

Los programas de mejoramiento genético forestal de generación avanzada están enfocados a mejorar varias características simultáneamente, lo que complica el proceso de selección de los individuos. Cotterill y Dean (1990) consideran que, independientemente del método de selección utilizado, la ganancia genética disminuirá a medida que el número de rasgos bajo selección se incrementa. Es por esto que los mejoradores deben minimizar el número de rasgos que serán seleccionados y evitar, si es posible, combinar características negativamente correlacionadas, como por ejemplo, densidad de la madera con rasgos de crecimiento.

La teoría del índice de selección fue inicialmente descrita por Smith (1936). Debido a que el valor genético de las características de interés al seleccionar plantas es desconocido, este autor solucionó el problema definiendo lo que él llamó una "función discriminante" de las características observables, anteriormente descrita por Fischer (1936). Esta función sería el mejor indicador del valor genético de una planta. Posteriormente Hazel (1943) extendió el procedimiento a la selección de individuos en poblaciones animales. Este método de selección simultánea de varios rasgos fue posteriormente conocido como el índice de selección de Smith-Hazel.

¹ Ingeniero Forestal. Consultor de Progenesis LTDA

² Ingeniero Forestal (E). Proyecto Fondef D97I1065. Centro Experimental Forestal. Pedro Aguirre Cerda # 2.150, Valdivia, Chile.

El aporte significativo que Hazel hizo fue definir una metodología para la estimación de las varianzas y covarianzas necesarias para derivar el índice y, además, definir el valor genético total o agregado de un individuo, como una combinación lineal de valores genéticos aditivos, cada uno ponderado por su valor económico relativo (Lin, 1978).

La teoría del índice se basa en que el beneficio de la selección sobre un grupo de individuos es la suma de las ganancias genéticas logradas para varios rasgos, los cuales tienen una importancia económica (Hazel, 1943).

Objetivo del Mejoramiento

Los rasgos que participan en la selección son escogidos en base a un objetivo de mejoramiento, el cual es considerado el paso más importante en un programa de mejoramiento genético, ya que entrega la dirección precisa hacia dónde se quiere llegar con el programa, es decir, depende directamente del objetivo de producción de la empresa.

Los mejoradores genéticos y economistas han definido los objetivos de mejoramiento como todos los rasgos que afectan la rentabilidad de su proceso productivo, es decir, aquellos que influyen en los ingresos y costos. Estas características son incluidas luego en el valor genético agregado ponderadas por su valor económico.

De esta forma, el valor genético agregado es (Hazel, 1943):

$$H = a_1G_1 + a_2G_2 + \dots + a_nG_n \quad (1)$$

donde

- a_i = valor económico relativo del rasgo i-ésimo
- G_i = valor genético aditivo del rasgo i-ésimo
- H = valor genético agregado del individuo

Como los factores ambientales y genéticos no aditivos (dominancia y epistásis) hacen que el fenotipo del individuo no se parezca al genotipo, para un rasgo cualquiera, los individuos con el más alto valor de H no podrán ser reconocidos directamente con exactitud. Por esta razón la selección debe ser practicada indirectamente, utilizando una variable correlacionada basada en el desempeño fenotípico de cada individuo para varios rasgos, además de la información familiar de cada rasgo, en el caso que se cuente con ella (Smith, 1936; Hazel, 1943).

De acuerdo a esto la variable correlacionada será el índice de selección:

$$I = b_1P_1 + b_2P_2 + \dots + b_nP_n \quad (2)$$

donde

- b_i = coeficiente de regresión múltiple, que maximiza la correlación entre H e I
- P_i = medición fenotípica del rasgo i-ésimo
- I = valor del índice, en base al cual se realiza la selección

Los rasgos que se definen en la función del índice no necesariamente deben ser los mismos que se definieron en H . Puede existir una diferencia entre los rasgos que afectan directamente la rentabilidad y que forman parte del objetivo de mejoramiento, y aquellos rasgos que son medidos y que forman parte de los criterios de selección, principalmente debido a que algunos rasgos son muy caros de medir (Woolaston y Jarvis, 1995).

Cálculo del Índice

Los coeficientes b_i del índice son calculados de modo de maximizar la correlación entre el índice y el valor genético agregado (r_{IH}). Es decir, que el valor genético predicho sea lo más cercano posible al valor genético verdadero (pero siempre desconocido). De esta forma, el cálculo del índice de selección no centra el problema en la predicción del valor de mejora del individuo para cada rasgo (como es el caso de otras metodologías de selección), sino más bien en la estimación de los coeficientes de la ecuación del índice (los b_i).

A diferencia de las metodologías de BLP y BLUP, el índice de selección calcula un único conjunto de coeficientes b para todos los individuos de la prueba, simplificando de esta manera todo el proceso matemático.

El cálculo de los coeficientes b_i se realiza mediante la resolución del siguiente conjunto de ecuaciones simultáneas (Hazel, 1943):

$$\begin{aligned} b_1 \text{Cov}(P_1, P_1) &+ b_2 \text{Cov}(P_1, P_2) + \dots + b_n \text{Cov}(P_1, P_n) = \text{Cov}(P_1, H) \\ b_1 \text{Cov}(P_2, P_1) &+ b_2 \text{Cov}(P_2, P_2) + \dots + b_n \text{Cov}(P_2, P_n) = \text{Cov}(P_2, H) \\ b_1 \text{Cov}(P_3, P_1) &+ b_2 \text{Cov}(P_3, P_2) + \dots + b_n \text{Cov}(P_3, P_n) = \text{Cov}(P_3, H) \\ &\vdots \\ b_1 \text{Cov}(P_n, P_1) &+ b_2 \text{Cov}(P_n, P_2) + \dots + b_n \text{Cov}(P_n, P_n) = \text{Cov}(P_n, H) \end{aligned}$$

Estas son las ecuaciones del índice y pueden ser escritas en notación matricial (para una derivación de la ecuación ver Lin, 1978; White y Hodge, 1989) como:

$$Pb = Ga \quad (3)$$

es decir,

$$\begin{bmatrix} \text{Cov}(P_1, P_1) & \text{Cov}(P_1, P_2) & \dots & \text{Cov}(P_1, P_n) \\ \text{Cov}(P_2, P_1) & \text{Cov}(P_2, P_2) & \dots & \text{Cov}(P_2, P_n) \\ \text{Cov}(P_3, P_1) & \text{Cov}(P_3, P_2) & \dots & \text{Cov}(P_3, P_n) \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \text{Cov}(P_n, P_1) & \text{Cov}(P_n, P_2) & \dots & \text{Cov}(P_n, P_n) \end{bmatrix} \begin{bmatrix} b_1 \\ b_2 \\ b_3 \\ \vdots \\ b_n \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \text{Cov}(G_1, G_1) \\ \text{Cov}(G_2, G_2) \\ \text{Cov}(G_3, G_3) \\ \vdots \\ \text{Cov}(G_n, G_n) \end{bmatrix} \begin{bmatrix} a_1 \\ a_2 \\ a_3 \\ \vdots \\ a_n \end{bmatrix}$$

donde

- P = matriz de varianzas y covarianzas entre las observaciones fenotípicas
- b = vector de coeficientes de la ecuación del índice
- G = matriz de varianzas y covarianzas genéticas
- a = vector de ponderadores económicos de los rasgos

Despejando el vector b se tiene la ecuación final para el cálculo de los coeficientes del índice de selección:

$$b = P^{-1}Ga \quad (4)$$

Esta ecuación es la base del índice de selección y es muy similar a las de BLP y BLUP (ver White y Hodge, 1989).

Para resolver la Ecuación 4 se requieren las heredabilidades en sentido estricto o restringido (h^2) y las desviaciones estándar fenotípicas (σ_i) de los rasgos; las correlaciones genéticas (r_g) y fenotípicas (r_i) entre los rasgos y además los valores económicos relativos (vector a de la ecuación 2).

GANANCIA GENÉTICA

El progreso genético logrado a través de la selección de los mejores individuos en base a un índice de selección puede ser calculado para cada rasgo individual (G_j) y dependerá en gran parte de la correlación entre el valor del índice y el valor genético de ese rasgo.

La ganancia genética para cada rasgo en el índice se expresa como (Cotterill y Dean, 1990; Lin, 1978):

$$\Delta G_j = i \frac{\text{Cov}(G_j, I)}{s_I} \quad (5)$$

donde

ΔG_j en I = ganancia esperada en el j-ésimo rasgo debida a la selección
 i = intensidad de selección
 $\text{Cov}(G_j, I)$ = covarianza entre G_j (valor genético del j-ésimo rasgo) e I
 σ_i = desviación estándar de I (valor del índice)

El progreso genético de la selección también puede ser calculado como ganancia genética total (en términos de un valor genético económico), la que puede expresarse como (Lin, 1978; White y Hodge, 1989):

$$\begin{aligned} \Delta H &= b_{HI} (I_s - I_\mu) = i \sigma_i \\ &= r_{HI} i \end{aligned}$$

donde

ΔH = ganancia genética total
 I_s = valor medio del índice para los individuos seleccionados
 I_μ = valor medio del índice para la población
 i = intensidad de selección (donde, $i = (I_s - I_\mu) / \sigma_i$)
 r_{HI} = correlación entre el valor genético agregado y el valor del índice

Una forma alternativa de calcular H es:

$$\begin{aligned} \Delta H &= b_{HI} (I_s - I_\mu) = \sum a_j \Delta G_j \\ \Delta H &= a_1 \Delta G_1 + a_2 \Delta G_2 + \dots + a_n \Delta G_n \end{aligned}$$

donde

a_j = ponderador económico de la j-ésima variable

Esto significa que ΔH es una combinación lineal de ganancias genéticas en los rasgos del índice, cada una ponderada por su valor económico relativo.

PONDERADORES ECONÓMICOS

Los ponderadores económicos han sido definidos por Hazel (1943) como el beneficio económico adicional que puede esperarse del incremento en una unidad de un rasgo.

Su determinación no es fácil. Existen varias situaciones que dificultan una determinación confiable; los valores económicos de los rasgos pueden variar por cambios en la situación del mercado, ya que los costos y los precios pueden fluctuar periódicamente, o también para algunos rasgos la información puede no estar disponible. Además los valores también sufrirán cambios cuando se alteren las escalas de los rasgos, principalmente para rasgos de crecimiento. Esto sugiere la necesidad de recalcular los valores a medida que las circunstancias varíen (Lin, 1978; Cotterill y Dean, 1990; White y Hodge, 1989).

Pese a estos inconvenientes, existen algunas metodologías relativamente simples y que entregan una interpretación monetaria de los rasgos en evaluación (Cotterill y Dean, 1990).

Método del Igual Énfasis

Este método se basa en el supuesto de que un cambio de una unidad en un rasgo es de la misma importancia que un cambio de la misma proporción en otro rasgo. Una unidad, sin embargo, representa en algunos casos más de la variación total que en otros casos. Para que estos valores describan adecuadamente el valor económico relativo de cada rasgo, se requiere que sean expresados en base a una cantidad estándar de variación por rasgo. La cantidad usualmente elegida para esto es la desviación estándar fenotípica (σ_i).

El valor económico para cada rasgo dentro de la función de valor genético agregado (H) será el recíproco de la desviación estándar fenotípica:

$$a_i = \frac{1}{s_{Fi}} \quad (6)$$

donde

- a_i = ponderador económico para el rasgo i-ésimo
 s_{Fi} = desviación estándar fenotípica del rasgo i-ésimo

Debido a que este método se basa en un supuesto no siempre correcto pero si bastante simple, se utiliza muchas veces como punto de partida para la aplicación del método de la ganancia deseada.

Método de la Ganancia Deseada

Pocos mejoradores están preparados para asignar ponderadores económicos a los rasgos, pero la mayoría puede especificar la cantidad de ganancia que a ellos les gustaría lograr en cada rasgo en un programa de mejora. Este tipo de "ganancia deseada" es una forma de ponderador económico. De esta manera, el método determina el valor económico de cada rasgo, en base a la ganancia futura que se desea obtener de la selección..

Según la teoría del índice de selección, la respuesta genética del índice para un rasgo individual j-ésimo está dada por la fórmula matricial (Cotterill y Jackson, 1985):

$$\Delta G = g = \frac{i * Gb}{\sqrt{b' Pb}} \quad (7)$$

donde

$$\begin{aligned} \Delta G &= g = \text{vector de ganancias genéticas de los rasgos en el índice} \\ Gb &= \text{Cov}(G_i, I) \\ b' P b &= \sigma^2_I \\ b &= P^{-1} Ga \end{aligned}$$

El vector b es la solución al conjunto de ecuaciones lineales, $Pb = Ga$, de la Ecuación 4.

La metodología de la ganancia deseada sustituye el vector de ganancias esperadas g , por g^* , el vector de ganancias deseadas y posteriormente soluciona la ecuación para b . Premultiplicando ambos lados de la ecuación por $G^{-1} * i$ y sustituyendo g^* por g , se obtiene (Pesek y Baker, 1969):

$$b^* = \frac{b}{\sqrt{b' Pb}} = G^{-1} g^* \quad (8)$$

De este modo, el vector b^* de coeficientes del índice producirá en cada rasgo una respuesta esperada proporcional a la respuesta deseada, pero no necesariamente igual. La ecuación que estima los ponderadores económicos a , dados los coeficientes b^* (es decir, resolviendo hacia atrás) es:

$$a = G^{-1} P b^* \quad (\text{de la ec. 4})$$

y substituyendo b^* de la ecuación anterior:

$$a = G^{-1} P G^{-1} g^*$$

Así, el vector de ponderadores económicos calculado, a , será el que entrega la ganancia deseada previamente definida.

Aun cuando la definición de la ganancia deseada facilita la asignación de valores económicos a los rasgos, no siempre los mejoradores están en posición de asignar las mejores proporciones de ganancia entre rasgos, por lo que el método nuevamente se dificulta.

Otra forma de aplicar el método de la ganancia deseada es usar una iteración. En este caso, la ganancia esperada en los rasgos individuales en un índice es calculada para muchas diferentes combinaciones de ponderadores económicos. El conjunto de ponderadores económicos que entregue la más deseable combinación de ganancias esperadas es escogido para aplicarlo en el índice.

El punto de partida para la iteración de los valores económicos se basa en el valor obtenido por el método del igual énfasis, los que posteriormente van modificándose, obteniendo un conjunto de ganancias genéticas entre las cuales elegir.

AJUSTE DE LAS OBSERVACIONES

Antes de que las observaciones fenotípicas sean utilizadas en el índice de selección, es necesario realizar un ajuste, eliminando así el efecto que tienen las diferencias de los bloques sobre las mediciones finales de los árboles.

El ajuste de las observaciones tiene un efecto real sobre la identificación de los mejores individuos, ya que la variación ambiental muestra como individuos superiores sólo a aquellos que crecen en un buen sitio. Corrigiendo esta variación se está más cerca de cumplir con el objetivo de identificar los mejores árboles de un ensayo.

Existen muchos métodos para ajustar los datos por sus efectos de bloque (ver White y Hodge, 1989). Sin embargo, correcciones más simples, como el ajuste por bloques son relativamente eficientes (Cotterill y Dean, 1990).

El ajuste por bloques consiste en aplicar una corrección aditiva basada en las diferencias entre la media total de un rasgo ($\bar{y}_{\text{ensayo}}$) (medida sobre todos los individuos del ensayo) y la media de cada bloque para ese mismo rasgo ($\bar{y}_{\text{bloque}}$). Esta diferencia es considerada como el factor de corrección para cada observación.

De esta manera una observación corregida será calculada como (Cotterill y Dean, 1990):

$$y_{ij}^* = y_{ij} + (\bar{y}_{\text{ensayo } i} - \bar{y}_{\text{bloque } j})$$

donde

y_{ij}^*	=	observación corregida en el i-ésimo sitio, j-ésimo bloque
y_{ij}	=	observación inicial sin corregir en el i-ésimo sitio, j-ésimo bloque
$\bar{y}_{\text{ensayo } i}$	=	media total de la variable a corregir en el i-ésimo sitio
$\bar{y}_{\text{bloque } j}$	=	media de la variable a corregir, en el j-ésimo bloque

A continuación se presentan dos ejemplos en que se utiliza la metodología del índice de selección multicriterio.

EJEMPLO 1: Índice de selección combinando información individual de dos rasgos

Se desea calcular un índice de selección para las mediciones individuales de altura y diámetro a la altura del pecho de **Eucalyptus nitens** a los 4 años, en el ensayo El Morro, está localizado en la comuna de Mulchén, provincia de Bío Bío, VIII Región.

En este caso las variables en el índice (criterio de selección) coinciden con las del valor genético agregado (objetivo de mejoramiento).

La información requerida para el cálculo del índice se encuentra en el cuadro 1.

CUADRO 1
PARÁMETROS GENÉTICOS DE UN ENSAYO DE EUCALYPUS NITENS

Rasgo	Heredabilidad ¹ (h ²)	Desviación estándar fenotípica σ_f	Correlaciones fenotípicas y genéticas		Ponderador económico ²
			r_f	r_g	
Altura (m)	0.1204	1.891	0.8612	0.3759	0.7
DAP (cm)	0.2275	2.777			0.3

¹ El cálculo de la heredabilidad se realizó utilizando un factor de corrección debido a la autopolinización. En este caso fue de 0.4 para medios hermanos (en lugar de 0.25, que es normalmente utilizado).

² Los ponderadores económicos fueron calculados por la metodología de la ganancia deseada.

i) Cálculo de la matriz **P**

Los elementos sobre la diagonal de la matriz **P** corresponden a las varianzas fenotípicas para altura, $\sigma_{F(ALT)}^2$ y DAP, $\sigma_{F(DAP)}^2$. Mientras que los elementos fuera de la diagonal corresponden a las covarianzas fenotípicas entre los dos rasgos.

$$\mathbf{P} = \begin{bmatrix} \text{Cov}(P_{ALT}, P_{ALT}) & \text{Cov}(P_{ALT}, P_{DAP}) \\ \text{Cov}(P_{DAP}, P_{ALT}) & \text{Cov}(P_{DAP}, P_{DAP}) \end{bmatrix}$$

donde P_{ALT} y P_{DAP} son las observaciones fenotípicas para altura y DAP respectivamente. En este ejemplo y de acuerdo a los datos del cuadro 1:

$$\text{Cov}(P_{ALT}, P_{ALT}) = \sigma_{F(ALT)}^2 = (1.891)^2 = 3.576$$

$$\text{Cov}(P_{DAP}, P_{DAP}) = \sigma_{F(DAP)}^2 = (2.777)^2 = 7.714$$

$$\text{Cov}(P_{ALT}, P_{DAP}) = \text{Cov}(P_{DAP}, P_{ALT}) = r_f(\sigma_{F(ALT)} * \sigma_{F(DAP)}) = 0.861 (1.891 * 2.777) = 4.522$$

De esta forma la matriz **P** es:

$$\mathbf{P} = \begin{bmatrix} 3.576 & 4.522 \\ 4.522 & 7.714 \end{bmatrix}$$

ii) Cálculo de la matriz **G** y el vector **a**

La matriz **G** corresponde a la matriz de covarianzas entre el valor fenotípico P_i y el valor genético agregado H :

$$\mathbf{G} = \begin{bmatrix} \text{Cov}(P_{ALT}, H) \\ \text{Cov}(P_{DAP}, H) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \text{Cov}(P_{ALT}, a_1 G_{ALT} + a_2 G_{DAP}) \\ \text{Cov}(P_{DAP}, a_1 G_{ALT} + a_2 G_{DAP}) \end{bmatrix}$$

$$= \begin{bmatrix} a_1 \text{Cov}(G_{ALT}, G_{ALT}) + a_2 \text{Cov}(G_{ALT}, G_{DAP}) \\ a_1 \text{Cov}(G_{DAP}, G_{ALT}) + a_2 \text{Cov}(G_{DAP}, G_{DAP}) \end{bmatrix}$$

Esta matriz a su vez puede descomponerse en la matriz de varianzas y covarianzas genéticas y en el vector de ponderadores económicos:

$$= \begin{matrix} & \mathbf{G} & & \mathbf{a} \\ \begin{bmatrix} \text{Cov}(G_{ALT}, G_{ALT}) & \text{Cov}(G_{ALT}, G_{DAP}) \\ \text{Cov}(G_{DAP}, G_{ALT}) & \text{Cov}(G_{DAP}, G_{DAP}) \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} a_1 \\ a_2 \end{bmatrix} \end{matrix}$$

donde

$\text{Cov}(G_{ALT}, G_{ALT})$ corresponde a la varianza genética aditiva de la altura

$\text{Cov}(G_{DAP}, G_{DAP})$ corresponde a la varianza genética aditiva del DAP

$\text{Cov}(G_{ALT}, G_{DAP})$ corresponde a la covarianza genética aditiva entre altura y DAP

a_i corresponde al ponderador económico del rasgo i-ésimo

En este ejemplo y de acuerdo a los datos del cuadro 1:

$$\text{Cov}(G_{ALT}, G_{ALT}) = \sigma^2_{A(ALT)} = \sigma^2_{F(ALT)} * h^2_{ALT} = 0.431$$

$$\text{Cov}(G_{DAP}, G_{DAP}) = \sigma^2_{A(DAP)} = \sigma^2_{F(DAP)} * h^2_{DAP} = 1.755$$

$$\text{Cov}(G_{ALT}, G_{DAP}) = \text{Cov}(G_{DAP}, G_{ALT}) = r_g (\sigma_{A(ALT)} * \sigma_{A(DAP)}) = 0.376 (0.656 * 1.325) = 0.327$$

De esta forma la matriz **G** es:

$$\mathbf{G} = \begin{bmatrix} 0.431 & 0.327 \\ 0.327 & 1.755 \end{bmatrix}$$

La matriz **a** es:

$$\mathbf{a} = \begin{bmatrix} 0.7 \\ 0.3 \end{bmatrix}$$

y la Ecuación 4 de los coeficientes **b** del índice corresponde a:

$$\mathbf{b} = \mathbf{P}^{-1} \mathbf{G} \mathbf{a}$$

$$\mathbf{b} = \begin{matrix} & \mathbf{P}^{-1} & & \mathbf{G} & & \mathbf{a} \\ \begin{bmatrix} 1.081 & -0.634 \\ -0.634 & 0.501 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0.431 & 0.327 \\ 0.327 & 1.755 \end{bmatrix} & \begin{bmatrix} 0.7 \\ 0.3 \end{bmatrix} \end{matrix}$$

$$\mathbf{b} = \begin{bmatrix} -0.0469 \\ 0.1254 \end{bmatrix}$$

Finalmente el índice de selección multicriterio toma la forma:

$$I = -0.0469 P_{ALT} + 0.1254 P_{DAP}$$

donde P_{ALT} P_{DAP} corresponden a las observaciones fenotípicas para altura y DAP de cada uno de los individuos en el ensayo, previamente ajustadas por sus efectos de bloque.

iii) Cálculo de la Ganancia

Utilizando las matrices $\mathbf{P}$, $\mathbf{G}$ y $\mathbf{b}$, ya calculadas, el vector $\mathbf{g}$ de ganancia genética, expresada en las unidades de cada rasgo (ecuación 7), corresponde a:

$$\mathbf{g} = \begin{bmatrix} 0.2014 \\ 1.9791 \end{bmatrix}$$

Para una intensidad de selección de 1 árbol por cada 100 ($i = 2.665$)

iv) Cálculo de la eficiencia del índice

La precisión o eficiencia del índice es estimada a través de la correlación entre el índice y el valor genético agregado (r_{IH}). Este valor se calcula como (Lin, 1978):

$$Corr(I, H) = \frac{s_{IH}}{s_I s_H} = \frac{s_I^2}{s_I s_H} = \frac{s_I}{s_H}$$

donde

σ_{IH} = covarianza entre el índice de selección y el valor genético agregado.

σ_I = desviación estándar del índice de selección.

σ_H = desviación estándar del valor genético agregado.

Note que $\sigma_{IH} = \sigma_I^2$

Para este ejemplo y utilizando notación matricial (White y Hodge, 1989):

$$\sigma_I^2 = \mathbf{b}'\mathbf{P}\mathbf{b}$$

$$= \begin{bmatrix} -0.047 & 0.125 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 3.576 & 4.522 \\ 4.522 & 7.714 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} -0.047 \\ 0.125 \end{bmatrix}$$

$$= 0.076$$

$$\sigma_H^2 = \mathbf{a}'\mathbf{G}\mathbf{a}$$

$$= \begin{bmatrix} 0.7 & 0.3 \end{bmatrix} 0.431 \begin{bmatrix} 0.327 & 0.7 \\ 0.327 & 1.755 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 0.7 \\ 0.3 \end{bmatrix}$$

$$= 0.3052$$

De este modo:

$$r_{HI} = \sigma_I / \sigma_H = 0.276 / 0.711 = 0.39$$

Esta correlación nos indica la calidad del índice calculado y su valor aumenta a medida que se integran más fuentes de información. Es decir, cuando el índice de selección incluye medias familiares de medios hermanos y hermanos completos para algunos o todos los rasgos. Esta medida de la precisión también es una valiosa herramienta para determinar la importancia de agregar o eliminar información del índice, ya que, por ejemplo, un aumento de variables puede no aumentar significativamente la correlación r_{HI} , pero significar un aumento de los costos de medición.

EJEMPLO 2: Índice de selección combinando observaciones individuales y familiares para dos rasgos

En este ejemplo se desarrollará un índice que incluya, además de las observaciones individuales, las medias familiares de medios hermanos para los rasgos de altura y DAP en el mismo ensayo.

i) Cálculo de la matriz **P**

La matriz **P** incluirá las observaciones individuales y las medias familiares de medios hermanos para altura y DAP. De esta manera la matriz pasará de una dimensión de 2x2 en el ejemplo anterior a una dimensión de 4x4.

$$\begin{bmatrix} \text{Cov}(P_{ALT}, P_{ALT}) & \text{Cov}(P_{ALT}, P_{DAP}) & \text{Cov}(P_{ALT}, \bar{P}_{ALT}) & \text{Cov}(P_{ALT}, \bar{P}_{DAP}) \\ \text{Cov}(P_{DAP}, P_{ALT}) & \text{Cov}(P_{DAP}, P_{DAP}) & \text{Cov}(P_{DAP}, \bar{P}_{ALT}) & \text{Cov}(P_{DAP}, \bar{P}_{DAP}) \\ \text{Cov}(\bar{P}_{ALT}, P_{ALT}) & \text{Cov}(\bar{P}_{ALT}, P_{DAP}) & \text{Cov}(\bar{P}_{ALT}, \bar{P}_{ALT}) & \text{Cov}(\bar{P}_{ALT}, \bar{P}_{DAP}) \\ \text{Cov}(\bar{P}_{DAP}, P_{ALT}) & \text{Cov}(\bar{P}_{DAP}, P_{DAP}) & \text{Cov}(\bar{P}_{DAP}, \bar{P}_{ALT}) & \text{Cov}(\bar{P}_{DAP}, \bar{P}_{DAP}) \end{bmatrix}$$

donde P_{ALT} y P_{DAP} son las mediciones individuales de altura y DAP, y $\bar{P}_{ALT}$ y $\bar{P}_{DAP}$ corresponden a sus respectivas medias familiares de medios hermanos.

Los valores de las varianzas y covarianzas fenotípicas individuales son las mismas que para el Ejemplo 1:

$$\text{Cov}(P_{ALT}, P_{ALT}) = 3.576$$

$$\text{Cov}(P_{DAP}, P_{DAP}) = 7.714$$

$$\text{Cov}(P_{ALT}, P_{DAP}) = \text{Cov}(P_{DAP}, P_{ALT}) = 4.522$$

Los restantes valores de la matriz **P** fueron calculados en base a a las fórmulas desarrolladas por White y Hodge (1989) y son:

1) La covarianza entre una observación individual y la media familiar para el rasgo de altura:

$$\text{Cov}(P_{ALT}, \bar{P}_{ALT}) = \text{Cov}(\bar{P}_{ALT}, P_{ALT}) = 0.4 \sigma_{A(ALT)}^2 = 0.172$$

en donde 0.4 corresponde al coeficiente de parentesco para **Eucalyptus nitens** sugerido por Potts et al., (1995).

2) La varianza de las medias familiares para el rasgo de altura:

$$\text{Cov}(\bar{P}_{ALT}, \bar{P}_{ALT}) = 0.4 \sigma^2_{A(ALT)} = 0.172$$

3) La covarianza entre la media familiar para altura y una observación individual para DAP:

$$\text{Cov}(\bar{P}_{ALT}, P_{DAP}) = \text{Cov}(P_{DAP}, \bar{P}_{ALT}) = 0.4 \text{Cov}(G_{ALT}, G_{DAP}) = 0.131$$

4) La covarianza entre las medias familiares para altura y DAP:

$$\text{Cov}(\bar{P}_{ALT}, \bar{P}_{DAP}) = \text{Cov}(\bar{P}_{DAP}, \bar{P}_{ALT}) = 0.4 \text{Cov}(G_{ALT}, G_{DAP}) = 0.131$$

5) La covarianza entre una observación individual y la media familiar para el DAP:

$$\text{Cov}(P_{DAP}, \bar{P}_{DAP}) = \text{Cov}(\bar{P}_{DAP}, P_{DAP}) = 0.4 \sigma^2_{A(DAP)} = 0.702$$

6) La varianza de las medias familiares para el diámetro a la altura del pecho:

$$\text{Cov}(\bar{P}_{DAP}, \bar{P}_{DAP}) = 0.4 \sigma^2_{A(DAP)} = 0.702$$

De esta forma la matriz **P** es:

$$\mathbf{P} = \begin{bmatrix} 3.576 & 4.522 & 0.172 & 0.131 \\ 4.522 & 1.755 & 0.131 & 0.702 \\ 0.172 & 0.131 & 0.172 & 0.131 \\ 0.131 & 0.702 & 0.131 & 0.702 \end{bmatrix}$$

ii) Cálculo de la matriz **G** y el vector **a**

La matriz **G** en el ejemplo 2 tendrá una dimensión de 4x2, ya que incluirá dentro de las observaciones, las medias familiares para los dos rasgos en estudio.

$$\begin{aligned} \mathbf{G} \cdot \mathbf{a} &= \begin{bmatrix} \text{Cov}(\bar{P}_{ALT}, H) \\ \text{Cov}(\bar{P}_{DAP}, H) \\ \text{Cov}(\bar{P}_{ALT}, H) \\ \text{Cov}(\bar{P}_{DAP}, H) \end{bmatrix} = \text{Cov}(\bar{P}, a_1 G_{ALT} + a_2 G_{DAP}) \\ &= \begin{bmatrix} \text{Cov}(G_{ALT}, G_{ALT}) & \text{Cov}(G_{ALT}, G_{DAP}) \\ \text{Cov}(G_{DAP}, G_{ALT}) & \text{Cov}(G_{DAP}, G_{DAP}) \\ r \text{Cov}(G_{ALT}, G_{ALT}) (1 + 3/bn) & r \text{Cov}(G_{ALT}, G_{DAP}) (1 + 3/bn) \\ r \text{Cov}(G_{DAP}, G_{ALT}) (1 + 3/bn) & r \text{Cov}(G_{DAP}, G_{DAP}) (1 + 3/bn) \end{bmatrix} \begin{bmatrix} a_1 \\ a_2 \end{bmatrix} \end{aligned}$$

donde:

$\text{Cov}(G_{\text{ALT}}, G_{\text{ALT}})$ = varianza genética aditiva de la altura
 $\text{Cov}(G_{\text{DAP}}, G_{\text{DAP}})$ = varianza genética aditiva del DAP
 $\text{Cov}(G_{\text{ALT}}, G_{\text{DAP}})$ = covarianza genética aditiva entre altura y DAP
 b = número de bloques de la prueba ($b = 10$)
 n = número promedio de individuos por familia ($n = 27$)
 r = coeficiente de parentesco para medios hermanos ($r = 0.4$)

En este ejemplo y de acuerdo a los datos del cuadro 1:

$$\begin{aligned}
 \text{Cov}(G_{\text{ALT}}, G_{\text{ALT}}) &= 0.431 \\
 \text{Cov}(G_{\text{DAP}}, G_{\text{DAP}}) &= 1.755 \\
 \text{Cov}(G_{\text{ALT}}, G_{\text{DAP}}) &= \text{Cov}(G_{\text{DAP}}, G_{\text{ALT}}) = 0.327
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 r \text{ Cov}(G_{\text{ALT}}, G_{\text{ALT}}) (1 + 3/bn) &= 0.4 (0.431) (1.01) = 0.174 \\
 r \text{ Cov}(G_{\text{DAP}}, G_{\text{DAP}}) (1 + 3/bn) &= 0.4 (1.755) (1.01) = 0.709 \\
 r \text{ Cov}(G_{\text{ALT}}, G_{\text{DAP}}) (1 + 3/bn) &= r \text{ Cov}(G_{\text{DAP}}, G_{\text{ALT}}) (1 + 3/bn) = 0.4 (0.327) (1.01) = 0.132
 \end{aligned}$$

De esta forma la matriz **G** es:

$$\mathbf{G} = \begin{bmatrix} 0.431 & 0.327 \\ 0.327 & 1.755 \\ 0.174 & 0.132 \\ 0.132 & 0.709 \end{bmatrix}$$

La matriz **a** es:

- Observacion

$$\mathbf{a} = \begin{bmatrix} 0.7 \\ 0.3 \end{bmatrix}$$

y la ecuación 4 de los coeficientes b del índice corresponde a:

$$b = P^{-1} G a$$

$$\mathbf{b} = \begin{bmatrix} -0.067 & 0.279 & 0.067 & -0.279 \\ 0.279 & -0.216 & -0.280 & 0.217 \\ 0.067 & -0.279 & 6.710 & -0.984 \\ -0.279 & 0.217 & -0.984 & 1.443 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 0.431 \\ 0.327 \\ 0.174 \\ 0.132 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 0.327 & 0.7 \\ 1.755 & 0.3 \\ 0.132 & 0.709 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} 0.7 \\ 0.3 \end{bmatrix}$$

$$\mathbf{b} = \begin{bmatrix} 0.1100 \\ -0.0311 \\ 0.5980 \\ 0.3336 \end{bmatrix}$$

Por lo tanto el índice de selección multicriterio toma la forma:

$$I = 0.1100 P_{ALT} - 0.0311 P_{DAP} + 0.5980 \bar{P}_{ALT} + 0.3336 \bar{P}_{DAP}$$

donde P_{ALT} y P_{DAP} corresponden a las observaciones fenotípicas de cada uno de los individuos previamente ajustadas por sus efectos de bloque, y $\bar{P}_{ALT}$, $\bar{P}_{DAP}$ corresponden a las medias familiares de medios hermanos sin ajustar.

iii) Cálculo de la Ganancia

Utilizando las matrices **P**, **G** y **b**, ya calculadas, el vector **g** de ganancia genética, expresada en las unidades de cada rasgo, corresponde a:

$$\mathbf{g} = \begin{bmatrix} 1.0557 \\ 1.6920 \end{bmatrix}$$

Para una intensidad de selección de 1 árbol por cada cien ($i = 2.665$).

iv) Cálculo de la eficiencia del índice

Para este ejemplo y utilizando notación matricial (White y Hodge, 1989):

$$\sigma^2_I = \mathbf{b}'\mathbf{P}\mathbf{b} = 0.2188$$

$$\sigma^2_H = \mathbf{a}'\mathbf{G}\mathbf{a} = 0.5062$$

De este modo:

$$r_{HI} = \sigma_I / \sigma_H = 0.468 / 0.711 = 0.66$$

Esta correlación indica que al integrar la información familiar de medios hermanos se incrementa la eficiencia del índice calculado, siendo en este caso el aumento de 0.39 a 0.64, lo que mejora considerablemente la calidad de las jerarquizaciones realizadas en base a este índice combinado.

El cuadro 2 muestra un resumen de los resultados obtenidos en los dos ejemplos:

CUADRO 2
RESUMEN DE LOS RESULTADOS OBTENIDOS UTILIZANDO LOS DOS TIPOS DE ÍNDICES

Índice de selección	r_{IH}	Ganancia genética (ΔG)	
		Altura	DAP
		(m) (%) ¹	(cm) (%)
Individual: $I = b_1 P_{ALT} + b_2 P_{DAP}$	0.39	0.2014 (2%)	1.9791 (27%)
Familiar: $I = b_1 P_{ALT} + b_2 P_{DAP} + b_3 \bar{P}_{ALT} + b_4 \bar{P}_{DAP}$	0.66	1.0557 (15%)	1.6920 (23%)

¹Las ganancias en porcentaje están calculadas con respecto al promedio de la prueba para cada rasgo.

CONCLUSIONES

De los resultados del cuadro 2 se puede observar que para el rasgo de altura es mucho más eficiente utilizar un índice familiar que integre los promedios familiares de medios hermanos. Su ganancia aumenta de un 2 a un 13% al integrar la información familiar.

El diámetro muestra una disminución en su ganancia al integrar medias familiares (de 27 a 23%), pero esto se debe a un efecto de compensación, ya que la altura tiene una menor heredabilidad con respecto al DAP y por lo tanto, su ponderador económico es mayor para que no se obtengan ganancias negativas ($a_{ALT} = 0.7$ en comparación a $a_{DAP} = 0.3$). Por esta razón es conveniente utilizar un índice individual que integre sólo el rasgo de altura, ya sea individual o combinando las medias familiares, para que sus ganancias no se vean disminuidas. Haciendo esto, indirectamente también se mejorará el rasgo de altura, ya que la correlación genética entre ellos es positiva ($r_g = 0.3759$).

Por último, la correlación entre el valor genético agregado y el índice de selección, se incrementa considerablemente al integrar información familiar (0.39 vs 0.68), aumentando así la eficiencia del método.

REFERENCIAS

- Cotterill, P. y Dean, C. 1990. Successful Tree Breeding with Index Selection. CSIRO Publications, Melbourne. 81 pp.
- Cotterill, P. y Jackson, N. 1985. On index selection. I. Methods of determining economic weight. *Silvae Genetica* 34, 56 -63.
- Fisher, R. 1936. The use of multiple measurements in taxonomic problems. *Ann. Eugen.* 7, 179-189.

- Hazel, L. 1943. The genetic basis for constructing selection indexes. *Genetics* 28, 476 - 490.
- Lin, C. 1978. Index selection for genetic improvement of quantitative characters. *Theor. Appl. Genet.* 52, 49 - 56.
- Pesek, J. y Baker, R. 1969. Desired improvement in relation to selection indices. *Can. J. Plant Sci.* 49, 803 - 804.
- Potts, B.; Volker, P.; Hodge, G.; Borralho, N.; Hardner, C. y Owen, J. 1995. Genetic limitations in the exploitation of base populations of *Eucalyptus globulus* ssp. *globulus*. En: *Eucalyptus Plantation: Improving Fibre Yield and Quality* (Eds. B. Potts, N. Borralho, J. Reid, R. Cromer, W. Tibbits y C. Raymond). pp. 217-221. Proc. CRC-IUFRO. Conf., Hobart, 19-24 Feb. CRC for Temperate Hardwood Forestry, Hobart (Australia).
- Smith, F. 1936. A discriminant function for plant selection. *Ann. Eugen.* (London) 7, 240 - 250.
- White, T. y Hodge, G. 1989. Predicting Breeding Values with Applications in Forest Tree Improvement. *Forest Sciences Volumen 33*. Kluwer Academic Pub. London. pp 367.
- Woolaston R. y Jarvis S. 1995. The importance of breeding objectives in Forest Tree Improvement. En "Eucalyptus Plantations: Improving Fibre Yield and Quality" (Eds. B.M. Potts, N.M.G.Borralho, B.Reid, R.N. Cromer, W.N.Tibbits and C.A.Raymond). pp 463 - 468. Proc. CRC-IUFRO.

PREDICCIÓN DE VALORES DE MEJORA A TRAVÉS DE UN MODELO BLUP DE ÁRBOLES INDIVIDUALES

Nuno MG. Borralho¹

INTRODUCCIÓN

En los últimos años han habido considerables progresos en las herramientas de análisis y predicción de los valores genéticos individuales, en particular en los llamados modelos **BLUP** individuales. El método que ahora se usa extensivamente en los programas de mejora genética animal, es más efectivo y poderoso porque usa toda la información que se genera en el programa de mejora genética. La información y los resultados también resultan más accesibles para el profesional gracias a los modelos genéticos más intuitivos y a la disponibilidad de programas computacionales. La extensión de esta teoría al área forestal es reciente, pero el interés en la aplicación es creciente y existen varios ejemplos de uso de **BLUP** en programas de mejoramiento genético en pequeña y gran escala. No hay duda que **BLUP** llegará a ser el método escogido en la evaluación genética de árboles en un futuro cercano.

El capítulo enfoca los principios y conceptos de los modelos mixtos en general y en particular de los modelos para árboles individuales, además algunos detalles de problemas especiales y las ventajas de aplicarlos a las situaciones forestales.

ASPECTOS TEÓRICOS

En las pruebas genéticas forestales, el valor genético o valor de mejora es evaluado a través del desempeño de las progenies de acuerdo con el modelo;

$$y_{ij} = \mu + h_i + s_j + w_{ij}$$

donde y_{ij} es el registro individual de la progenie del j -ésimo progenitor en el i -ésimo bloque, μ es la media de la prueba, h_i es el efecto del bloque, s_j es el efecto del j -ésimo progenitor, con una media 0 y desviación σ_s^2 y w_{ij} es el error residual ($0, \sigma_w^2$). Una vez analizado, este modelo entrega la solución para cada padre (o aptitud combinatoria general), basado en la media de su progenie, después de ajustada por la media y el bloque. Si se necesita la solución para ambos padres y su progenie, una alternativa es reescribir el modelo tal como;

$$y_{ij} = \mu + h_i + a_j + e_{ij}$$

donde a_j es ahora el efecto genético aditivo del j -ésimo árbol ($0, \sigma_a^2$) y e_{ij} es el efecto ambiental aleatorio ($0, \sigma_e^2$). Frecuentemente **R** se asume como la matriz identidad **I**, así los efectos ambientales se asumen independiente entre observaciones. La matriz **A** es la matriz de parentesco aditiva, el Numerador de la Matriz de Parentesco, o la relación de parentesco entre los términos de **a**. El uso de **A** (o de su inversa) es una característica común en los modelos de árboles forestales.

¹ Ingeniero Forestal, Ph.D. RAIZ, Herdade da Torre Bela, Ap. 15, 2065 Alcoentre, Portugal.
e-mail: raiz.cif@mail.telepac.pt

Arboles no emparentados.

Considere el modelo:

$$y_{ij} = \mu + a_i + e_{ij}$$

donde $\text{var}(y_{ij}) = \sigma_a^2 + \sigma_e^2$ y $\text{cov}(a_i, e_{ij}) = 0$, y si los árboles no están emparentados, $\text{cov}(y_i, y_j) = 0$. Este modelo es apropiado cuando se tiene solo un dato de cada individuo y estos no están emparentados. Antes del cálculo de los valores de mejora se definirá la heredabilidad como;

$$h^2 = \frac{\sigma_a^2}{\sigma_y^2}$$

con $\sigma_a^2 = \text{cov}(a, \mu + a + e) = \text{cov}(a, y)$. De esta forma $h^2 = \text{cov}(a, y)/\text{var}(y)$, y consecuentemente

$$\hat{a} = \frac{\text{cov}(a, y)}{\text{var}(y)}(y_i - \mu) \quad (2)$$

$$\hat{a}_i = h^2(y_i - \mu)$$

y si la relación entre a y y_i es lineal, $\hat{a}_i$ es la media condicional de a dado y_i , que es $E(a_i | y_i)$. Note que los valores genotípicos están generalmente linealmente relacionados con el fenotipo solo si el genotipo y el fenotipo tiene una distribución normal, lo cual implica un modelo infinitesimal (el resultado de un gran número de loci, donde cada uno tiene un pequeño efecto), y una distribución normal de las desviaciones ambientales. Si la relación entre a y e , no es lineal, se tiene que conocer la forma de la distribución conjunta de a y y , para obtener el mejor predictor.

Arboles emparentados

Para una población de individuos emparentados, nosotros podemos definir un modelo lineal similar;

$$y_{ij} = \mu + a_i + e_{ij} \quad (3)$$

donde ahora $\text{var}(y_{ij}) = \mathbf{A}\sigma_a^2 + \mathbf{I}\sigma_e^2$ donde $\mathbf{A}$ es la matriz de parentesco genético. Una extensión multivariada de (2) es

$$\hat{\mathbf{a}} = \mathbf{C}\mathbf{V}^{-1}(\mathbf{y} - \mu) = E(\mathbf{a} | \mathbf{y})$$

si son realmente lineales, donde $\mathbf{C} = \text{cov}(\mathbf{a}, \mathbf{y}) = \mathbf{A}\sigma_a^2$ y $\mathbf{V}^{-1} = (\mathbf{A}\sigma_a^2 + \mathbf{I}\sigma_e^2)^{-1}$

Esta son las ecuaciones comunes de índice de selección. El modelo puede ser además generalizado para incluir efectos fijos, árboles sin datos, árboles con datos repetidos y errores correlacionados. Luego, el modelo lineal puede ser;

$$y_{ij} = \mu + b_j + a_{ij} + e_{ij}$$

o en notación matricial

$$y = Xb + Za + e$$

donde;

$$E(y) = Xb$$

$$\text{var}(y) = ZAZ' \sigma_a^2 + R\sigma_e^2$$

Ahora $\hat{a} = CV^{-1}(y - Xb)$ donde $C = \text{cov}(a, y) = AZ' \sigma_a^2$ y $V^{-1} = (ZAZ' \sigma_a^2 + R\sigma_e^2)^{-1}$ así,

$$\hat{a} = \sigma_a^2 AZ' (ZAZ' \sigma_a^2 + R\sigma_e^2)^{-1} (y - Xb).$$

Nuevamente, si esto es lineal, $\hat{a}$ es el mejor predictor (BLP) de a , asumiendo que se conoce σ_a^2 , σ_e^2 , y b . Si b es desconocido, la mejor predicción lineal (BLUP) se obtiene desde;

$$\hat{a} = CV^{-1}(y - X\tilde{b})$$

donde;

$$\tilde{b} = (XV^{-1}X)^{-} XV^{-1}y$$

esto es normalmente difícil de calcular y una forma alternativa es usar las ecuaciones de modelos mixtos de Henderson (EMM):

$$\begin{bmatrix} \tilde{b} \\ \hat{a} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} XR^{-1}X & XR^{-1}Z \\ ZR^{-1}X & ZR^{-1}Z + A^{-1}I \end{bmatrix}^{-1} \begin{bmatrix} XR^{-1}y \\ ZR^{-1}y \end{bmatrix}$$

donde $\lambda = (1 - h^2)/h^2$. Bajo condiciones de normalidad, $\hat{a}$ (con λ conocido) maximiza la correlación entre $\hat{a}$ y a , maximizando la correcta construcción de la jerarquización de a en base a $\hat{a}$ y maximizando la media del grupo seleccionado como $\hat{a}$.

Propiedades de la solución usando EMM.

Si $\begin{bmatrix} C_{11} & C_{12} \\ C_{21} & C_{22} \end{bmatrix}$ representa la inversa de $\begin{bmatrix} XR^{-1}X & XR^{-1}Z \\ ZR^{-1}X & ZR^{-1}Z + A^{-1}I \end{bmatrix}$ entonces;

$$\text{var}(\hat{a} - a) = \text{PEV} = C_{22}\sigma_e^2$$

$$\text{var}(K\tilde{b}) = K'C_{11}K\sigma_e^2$$

A través de A , los cambios en la media genética, tanto por azar o por selección se explican para: dadas varianzas y covarianzas correctas y el modelo genético adecuado, y si el llamado modelo del gen con efecto infinitesimal, es apropiado. Entonces teóricamente, las estimaciones BLUP:

- son insesgadas, y a mayor información acumulada, la estimación del valor de mejora (VM) de cada árbol se incrementa o decrece proporcionalmente, acercándose al valor real.

- la exactitud de la predicción puede ser estimada;
- los efectos fijos, como los bloques, son cuantificados para los niveles genéticos de los árboles que ellos contienen. También, el parentesco entre los árboles puede crear relaciones adicionales entre las diferentes clases de efectos fijos, incrementando la exactitud de la estimación.
- todo parentesco es considerado y descontado cuando surge la endogamia
- la contabilización se realiza antes de la selección de esta forma es posible comparar individuos de diferentes generaciones o en generaciones solapadas, de esta forma todos los VM toman la misma forma.
- para comparar las estimaciones del valor genético en el tiempo, BLUP provee un estimador insesgado de la tasa de mejora de la población.

Un problema crítico en los modelos de árboles es el tener una correcta comprensión y definición de la población base. Cuando se forman los NMP, todos los árboles sin identificación del progenitor se asumen que son una muestra de una simple población base con un valor promedio de mejora igual a 0 y una varianza común σ_a^2 . Si los árboles base se muestrean de poblaciones con diferentes medias genéticas, entonces el modelo debe explicar la estructura de las subpoblaciones y permitir diferentes valores esperados para los árboles de la población base.

PRINCIPIOS DE LA ESTIMACIÓN DE LOS VALORES GENÉTICOS.

El valor genético de un árbol es la descripción del valor de los genes de ese árbol cuando son traspasados a su progenie. Para la mayoría de los rasgos, los valores genéticos no son conocidos con certeza, pero se pueden estimar. Nosotros vamos a calcular el valor genético para los árboles utilizando varias fuentes de información, por ejemplo; desempeño individual para uno o más rasgos y el desempeño de los parientes. Es decir cuanta de esta información esta relacionada al valor genético verdadero, es decir cuanto de la superioridad debe ser penalizado, en términos estadístico cuanto debe ser regresado. El valor genético estimado usando el análisis **BLUP** posee varias propiedades muy útiles. La predicción del rendimiento de la progenie es el simple promedio de los valores genéticos de los dos progenitores usados:

$$\hat{P}_0 = \frac{\hat{a}_m + \hat{a}_f}{2}$$

donde P_0 es el promedio del rendimiento de la progenie. Si hay algo de información de la descendencia, el valor genético de un individuo de la progenie será;

$$\hat{P}_0 = \frac{\hat{a}_m + \hat{a}_f}{2} + hw^2 \left[(y - X\tilde{b}) - \frac{\hat{a}_m + \hat{a}_f}{2} \right]$$

y, para el pedigrí completo de los árboles;

$$h^2_w = \frac{\frac{1}{2}(1 - \bar{F})h^2}{\frac{1}{2}(1 - \bar{F})h^2 + (1 - h^2)}$$

es la heredabilidad familiar, y F es el coeficiente de endogamia promedio de los progenitores.

Estimación del valor genético para varios rasgos.

Para comparar árboles directamente se deben haber medido sus rasgos de importancia económica, el procedimiento más conveniente consiste en agregar a cada árbol su valor expresado en unidades económicas. Este puede estar definido, por ejemplo, como el beneficio económico para la silvicultura si toda la superficie fue plantada con la progenie de un árbol particular. La notación en este caso será el valor genético estimado expresado en \$ (VG\$). Por ejemplo, en los sistemas de producción de pulpa, se tiene información sobre la rectitud del fuste se puede hacer una jerarquización de acuerdo al impacto (a través de los costos de cosecha) en los costos totales. Desafortunadamente, el impacto de la rectitud del fuste en los costos de pulpaje es bajo y nuestra habilidad para separar los árboles en base a su VG\$ es limitada. Por otro lado, si tenemos disponible la información de volumen, densidad de la madera y rendimiento pulpable, la diferencia entre un buen genotipo y un mal genotipo será claramente establecida si estos rasgos son importantes en los costos de producción. De esta forma, las diferencias entre los VG\$ (que determina nuestros diferenciales de la selección) será mayor. En conclusión, mientras más información relevante se acumule sobre cada árbol, el beneficio se extiende a la estimación del valor genético y al VG\$. Recapitulando, resultará un diferencial de selección mayor entre el grupo de árboles seleccionados y el promedio general.

Exactitud de la estimación del valor genético.

Una información importante, cuando se realizan selecciones, es aquella relacionada con la exactitud de la predicción realizada. Esta puede ser una cuantificación del error de la varianza (EV) de la estimación del valor genético realizada como la raíz de la varianza (SE_{VG})^{0.5}. Por ejemplo, para los valores genéticos calculados desde el fenotipo (selección masal), el error estándar es igual a:

$$SE_{VG} = \sqrt{(1 - h^2)h^2 s_y^2}$$

Una medida más intuitiva es la que entrega la correlación entre el verdadero valor genético y el estimado ($r_{a\hat{a}}$), la que estima la exactitud de la estimación del valor genético. Esta se calcula como;

$$r_{a\hat{a}} = \sqrt{1 - \frac{SE_{VG}^2}{h^2 s_y^2}} = \sqrt{1 - \frac{EV}{s_a^2}}$$

Esa exactitud es una medida de la confianza que se puede tener en la predicción del valor genético de un rasgo en particular.

Como se mencionó antes, el EV se obtiene directamente de la inversa de las ecuaciones de modelos mixtos. En grandes análisis de **BLUP**, esto puede ser muy difícil y consumir gran cantidad de tiempo, en cambio se pueden usar fórmulas aproximadas. De cualquier manera, los mejoradores deben ser cuidadosos en el uso de la información sobre la exactitud de la estimación del valor genético. Un punto importante sobre la estimación del valor genético (si este es insesgado) es que este tiene la misma posibilidad de incrementarse o decrecer en su magnitud si la exactitud es mejorada. Así la exactitud puede reducir los riesgos de tener estimaciones erróneas, pero no puede ser usada para mejorar la exactitud de la predicción.

Mejorar la información disponible.

En mejoramiento genético forestal, la cantidad y el tipo de información disponible por selección puede variar considerablemente entre árboles. Algunos pueden tener una o varias mediciones o de sus progenies o hermanos. Algunas mediciones se toman en escalas continuas (por ejemplo, el crecimiento) y otras en escalas discretas (forma) o eventualmente como escalas de 0 o 1 (supervivencia). La información puede variar también de acuerdo a la edad, usualmente las evaluaciones más viejas son más relevantes.

Antes de desarrollar un análisis es importante verificar la calidad de la información disponible. Una importante consideración tiene relación con la concordancia que debe haber entre la información a usar y los supuestos del modelo a aplicar. Particularmente importantes son;

- que "a" e "y" se distribuyan normalmente.

Algunas distribuciones, como el crecimiento, pueden ser consideradas sesgadas a la izquierda, debido a individuos que sufren severos problemas ambientales o problemas genéticos. Estos individuos deben ser identificados y eliminados en lo posible del análisis.

- que las desviaciones ambientales y los errores sean normalmente distribuidos.

La presencia de problemas severos de competencia puede causar problemas de errores correlacionados con los valores genéticos.

- Relación lineal entre "y" y $K'\tilde{b}$.

MODELOS LINEALES EN SILVICULTURA.

Definición de un modelo lineal

Se acepta que los modelos lineales son siempre una aproximación. Esta es una consideración importante si su uso permite predicciones precisas para nuestros propósitos. Nosotros deberíamos primero ser capaces de definir el vector de datos (y) con n elementos. Para hacer inferencias respecto de este parámetro, o predicciones sobre futuras observaciones, este vector debe considerarse como un muestra aleatoria de alguna población verdadera o conceptual con distribución conocido o asumida.

Efectos fijos y aleatorios.

La información disponible para los análisis en general se encuentra agrupada o clasificada en terreno. Por ejemplo; familias (o parientes), repeticiones, sitios, parcelas, tratamientos de fertilización, espaciamiento, número de vecinos vivos o nivel de competencia de la maleza o ramoneo. A veces existe interés por conocer la magnitud de esos efectos, pero la mayoría de las veces simplemente se ajustan los factores, y se incluyen en el modelo según nuestra habilidad para comparar árboles creciendo en ambientes diferentes.

La definición respecto de si un factor es considerado fijo o aleatorio es algo arbitrario. Por supuesto, todos los factores aleatorios tienen varianza conocida, y similarmente, a todos los efectos fijos se les asume que no tienen varianza.

En los modelos para árboles forestales, los efectos genéticos aditivos se asumen como aleatorios, porque los análisis incluyen características intangibles que se asumen como aleatorias. La solución para la estimación de los valores genéticos, es en efecto, un conjunto de valores de variables aleatorias, aunque algunos valores usualmente no pueden ser medidos. En los ensayos forestales, los tratamientos como la fertilización, espaciamiento, procedencias o familias son considerados fijos cuando es de interés predecir sus efectos. Esto también se asume en las repeticiones de los experimentos, los tratamientos pueden ser repetidos exactamente, obteniéndose los mismos efectos. Las repeticiones y bloques, por otro lado, normalmente se consideran como efectos fijos. Desde el punto de vista estadístico, la situación de efectos fijos versus efectos aleatorios no es enteramente irrelevante. Cuando se tratan los bloques como efectos fijos, las evaluaciones genéticas son constantes frente a los efectos de bloque, por lo tanto se remueven el sesgo en las comparaciones genéticas entre clases. Cuando los bloques son tratados como efectos aleatorios, la información de cada árbol se incrementa, y consecuentemente la predicción del error de la varianza se reduce. Se ha demostrado, sin embargo, que cuando los bloques son relativamente grandes, o cuando la relación de la varianza residual con la varianza del bloque es pequeña esta decrece en el EV, cuando en los tratamientos en bloques la aleatorización es pequeña. Por lo demás, si el material genético en los bloques no se asigna aleatoriamente, como puede ocurrir frecuentemente comparando distintas generaciones, la estimación del valor genético puede ser sesgada. (Ugarte et al., 1992).

Los ejemplos comunes sobre los efectos en las evaluaciones genéticas se relacionan con el diseño escogido del ensayo, sitio, repeticiones, bloques en cada repetición. El propósito de estas clases es remover (o ajustar) de las observaciones de los árboles individuales los efectos ambientales (a pequeña o gran escala). Es más efectivo cuando se tienen cuantificados estos efectos, mientras más información fenotípica participe del ajuste, mejor se reflejará el mérito genético de los individuos.

Otros efectos ambientales permanentes pueden ser considerados. Un ejemplo es el efecto de las parcelas. Si los árboles de una misma familia son plantados en parcelas vecinas en un bloque, los individuos en la parcela comparten los mismos efectos ambientales. Si los efectos de parcela son importantes, los hermanos en la misma parcela se parecerán mucho a otros árboles hermanos creciendo en diferentes parcelas después de haber ajustado los efectos de bloque. En este caso simple, este efecto de parcela corresponde a lo que se conoce como interacción familia x bloque.

Finalmente, otros efectos pueden ser considerados, tales como la dominancia (o ACE), el nivel de endogamia y otros efectos ambientales tales como la competencia.

Un ejemplo

Los datos usados aquí corresponden a una serie pequeña de familia de hermanos completo de primera generación, los que provienen de cruzamientos entre 14 progenitores no selectos y no emparentados. El esquema de cruce corresponde a un dialelo incompleto, que incluye 43 familias.

La progenie de esas cruces fue establecida en ensayos, con un diseño de 18 bloques completos al azar, conteniendo cada uno parcelas de un árbol. Así, cada familia está inicialmente representada por 18 progenies, una en cada bloque. Tres años después de la plantación, se midió la altura en todos los árboles sobrevivientes (731 individuos). El detalle de los datos se registra a continuación:

Información del archivo de datos :

COVs/Rasgos	n	Media	Desv. Std.	C.V.	Min.	Max.
Altura	731	5.900	1.555	26	0.3	10.0

El análisis contempla el cálculo de los valores genéticos de 14 progenitores de la población base, y de sus 731 descendientes.

Información del parentesco;

Número de árboles base	14
Número de árboles no bases	731
Total de árboles	745

Modelo

El modelo usado considera los bloques como efecto fijos, y los árboles y las familias de hermanos completos (o aptitud combinatoria específica) como un efectos aleatorio secundario no correlacionado. En notación matricial se puede escribir como;

$$y = \mu + Xb + Za + Ws$$

donde b es el efecto de los bloques (fijo), a es el efecto de los valores genéticos de los árboles individuales, s es el efecto de los efectos no aditivos de las familias de hermanos completos (los efectos ACE), **X**, **Z** y **W** son matrices de incidencia y e es el efecto residual. Las tablas siguientes resumen la clasificación y los niveles de los efectos de bloque, familia y árboles;

Información del modelo:

Nº	Efecto	Tipo	Niveles	Rasgo (altura)
1	Bloque	Fijo	18	x
2	Fam.	Aleatorio	43	x
3	Árbol	Aleatorio	745	x

Los componentes de varianza para los efectos aleatorios se asumen conocidos e iguales a;

Covarianza (residual) ; 1,700

Covarianza (efectos aleatorios) ;

1.....árbol 0,33
2.....familia 0,064

Ecuaciones de modelos mixtos.

Las ecuaciones de modelos mixtos para este análisis son:

$$\begin{bmatrix} \tilde{b} \\ \hat{a} \\ \hat{s} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'X & X'Z & X'W \\ Z'X & X'X + A^{-1}I & Z'W \\ W'X & W'Z & W'W + It \end{bmatrix}^{-1} \begin{bmatrix} X'y \\ Z'y \\ W'y \end{bmatrix}$$

donde $\lambda = \sigma_e^2 / \sigma_a^2 = 1.7/0.33 = 5.15$ y $\tau = \sigma_e^2 / \sigma_f^2 = 1.7/0.064 = 26.56$

Solución para los efectos fijos.

Cuando se resuelve el conjunto de ecuaciones, nosotros obtenemos las soluciones simultáneamente para los efectos fijos y para los efectos aleatorios, además de la varianza del error. Las soluciones para los efectos fijos (los 18 bloques) y la correspondiente varianza del error son:

Bloque	Media del Bloque	±	Error estándar
30001	7,8011	±	0.166
30002	6,4196	±	0.161
30003	6,3065	±	0.165
30004	6,1898	±	0.161
30005	5,2972	±	0.164
30006	5,4531	±	0.164
30007	5,8553	±	0.164
30008	5,8332	±	0.164
30009	5,3048	±	0.167
30010	5,9298	±	0.167
30011	5,7186	±	0.164
30012	5,7786	±	0.164
30013	6,2088	±	0.167
30014	5,7515	±	0.167
30015	5,2117	±	0.164
30016	6,4081	±	0.164
30017	4,8594	±	0.164
30018	5,1931	±	0.164

Soluciones para los valores genéticos.

Las predicciones de los valores genéticos (soluciones para a) y su correspondiente varianza del error son:

Árbol	VG	±	EV
301001	0.2733	±	0.214
301002	0.2034	±	0.212
301003	0.0489	±	0.210
301004	0.0345	±	0.215
301005	0.31	±	0.212
301006	-0.1047	±	0.212
301007	0.2891	±	0.214
301008	-0.7398	±	0.214
301010	-0.0685	±	0.212
301011	-0.0133	±	0.213

301012	0.1772	±	0.212
301014	-0.3408	±	0.213
301015	0.4963	±	0.210
301016	0.1247	±	0.213
301017	0.0799	±	0.213
301019	0.0923	±	0.214
301020	-0.3459	±	0.214
301021	0.2761	±	0.213
301022	0.3063	±	0.211
301023	-0.4431	±	0.214
301024	-0.0908	±	0.210
301026	-0.0697	±	0.213
301027	0.1284	±	0.214
301028	0.3357	±	0.214
(...)			
318016	0.0968	±	0.211
318017	0.4795	±	0.213
318019	-0.2666	±	0.213
318020	-0.5072	±	0.214
318021	-0.1177	±	0.214
318022	0.1494	±	0.214
318023	0.193	±	0.213
318024	0.4485	±	0.212
318025	-0.2716	±	0.213
318027	-0.2891	±	0.210
318028	0.5302	±	0.211
10*	0.2037	±	0.172
13*	-0.9875	±	0.182
16*	-0.3132	±	0.173
17*	0.3198	±	0.190
18*	0.1321	±	0.188
19*	0.0037	±	0.173
2*	0.2132	±	0.182
20*	0.1862	±	0.189
21*	0.0272	±	0.222
3*	-1.0114	±	0.190
4*	0.3429	±	0.182
6*	0.557	±	0.190
7*	0.1977	±	0.176
9*	0.1287	±	0.210

La estimación del valor genético esta expresado en desviaciones respecto de la media de la población base. Una característica importante de los modelos individuales para arboles forestales es que el valor genético estimado para arboles pertenecientes a diferentes generaciones es comparable,

esto porque la estimación del valor genético de los progenitores y de la progenie ha sido estimado usando diferentes fuentes de información.

Solución para los efectos de familia (ACE):

La predicción para los efectos familiares (o ACE) es;

FAM	BLUP	±	EV
1013	-0.17684	±	0.1997
1016	-0.02815	±	0.21384
1018	0.13945	±	21361
1019	0.11827	±	0.21102
1020	0.23063	±	0.21806
1316	-0.17733	±	0.21397
1319	-0.28543	±	0.2183
1320	0.12988	±	0.21921
1617	0.23503	±	0.21677
1618	-0.04663	±	0.21655
1619	0.00997	±	0.19733
1620	-0.04524	±	0.21661
1718	-0.01385	±	0.21792
1819	0.08095	±	0.21782
1920	-0.0814	±	0.21678
204	0.09036	±	0.21567
206	-0.08404	±	0.22051
207	-0.02276	±	0.21885
210	0.13904	±	0.20499
217	-0.02317	±	0.22037
219	0.14493	±	0.21534
220	-0.19165	±	0.22059
310	-0.30259	±	0.21547
316	-0.10067	±	0.20328
317	-0.02098	±	0.21841
319	0.03192	±	0.21831
407	0.05723	±	0.21353
410	-0.08971	±	0.21561
413	0.03356	±	0.21329
416	0.18177	±	0.21279
419	-0.1402	±	0.21717
607	-0.04874	±	0.21821
610	0.13984	±	0.20123
619	0.19844	±	0.21497
621	0.01056	±	0.22581
710	0.1624	±	0.21425

713	0.06417	±	0.22024
716	0.08211	±	0.21425
717	-0.05301	±	0.21575
718	-0.09867	±	0.2171
719	-0.06604	±	0.19678
913	0.02895	±	0.22418
916	0.02096	±	0.22221

Estas estimaciones son desviaciones de las familias de hermanos completos respecto de la media de los valores genéticos de los progenitores. Por ejemplo, los efectos ACE de la cruce entre el padre 4 y el 16 (FAM416) tiene un valor de 0.19 metros por encima del promedio de los progenitores. ($0.5\text{EVBV}_4 + 0.5\text{EVBV}_{16} = 0.02$ metros). Los hermanos completos de esta cruce tienen de esta manera un valor genético esperado de $0.02 + 0.19 = 0.21$ metros.

Distribución de las estimaciones de valores genéticos.

Como se mencionó anteriormente, los valores genéticos estimados de los progenitores y de las progenies pueden ser ahora comparados directamente. Cuando los valores genéticos son jerarquizados, un progenitor de la población base (el árbol 6) está entre los mejores árboles, y los otros 29 corresponden a árboles de la progenie de la primera generación. Los mejores tienen un promedio de valor genético de alrededor de 0.5 metros, lo cual corresponde a una ganancia esperada de 0.5/5.9, o 8% en altura a la edad de tres años. La ganancia en volumen de la selección en base a los valores genéticos puede ser calculada como;

$$VG_{vol} = \frac{\text{cov}(VOL, HT)}{s_{a(Ht)}^2} \quad VG_{HT} = r_a \frac{s_{a(vol)}}{s_{a(Ht)}^2} \cdot VG_{HT}$$

Si la correlación entre la altura (en metros) y el volumen (en m³/ha) es 0.7, y la desviación estándar aditiva de la altura y el volumen son respectivamente $\sqrt{0.33}$ y $\sqrt{36}$ entonces;

$$VG_{vol} = \frac{(0.7 * 6)}{0.57} * VG_{Ht}$$

Para los árboles en la cima de la jerarquizaron (con estimaciones de valor genético = 0.5) esto corresponde a una ganancia de 3.7 m³/ha. La tabla a continuación entrega los valores genéticos estimados para los mejores 19 árboles, incluyendo progenitores y progenie.

Árbol	VG	EV
317001	0.5731	0.214
6	0.557	0.190
318028	0.5302	0.214
311003	0.5154	0.214
302004	0.5074	0.213

En nuestro ejemplo, solo 14 progenitores se espera que formen parte del muestreo aleatorio de la población base. La progenie resultante de ellos no es al azar. Por ejemplo, algunos progenitores son

usados mas que otros (de esta forma estos contribuyen mas a la siguiente generación) en el esquema de cruzamiento, y sus estimaciones de valor genético no tienen promedio cero.

Exactitud de las estimaciones de valores genéticos

La predicción de la varianza del error esta siempre presente. Esta puede usarse para estimar la exactitud o correlación entre la estimación del valor genético y el verdadero valor genético como;

$$r_{a\hat{a}} = \sqrt{1 - \frac{EV}{s_a^2}}$$

Por ejemplo, en el caso del mejor árbol en el ensayo, (árbol 317001) la exactitud es;

$$r_{aa} = \text{sqrt}(1 - .215/0.33) = 0.64$$

El segundo mejor árbol (árbol 6) perteneciente a la población base y con una exactitud de;

$$r_{aa} = \text{sqrt}(1 - .190/0.33) = 1,56$$

PROBLEMAS ESPECÍFICOS

Familias de polinización abierta.

En el ejemplo previo, de toda la progenie probada se conoce el padre y la madre. Sin embargo en el caso de las familias de polinización abierta uno de los progenitores no se conoce. Para mantener insesgado el estimador a (sombrero) se requiere que "e" represente sólo el muestreo mendeliano y esto es sólo si ambos progenitores se identifican y contabilizan para la matriz de parentesco (excepto para una población base no enparentada). En el caso de familias de polinización abierta, "e" contiene un componente genético que se agrega al muestreo mendeliano.

Cuando se establece la matriz de parentesco aditiva, los individuos de la misma familia de polinización abierta se asumen que comparten 1/4 de su efecto genético aditivo (ellos se consideran medio hermanos, con un valor genético promedio de los machos de cero, y la muestra proviene de la misma población y no se encuentra emparentada).

En muchas especies, las familias de polinización abierta rompen este supuesto; los hermanos pueden tener ambos padres en común (hermanos completos), el progenitor masculino puede provenir de una población considerablemente diferente y los dos progenitores pueden estar relacionados (incluido el caso extremo de la autopolinización, donde $F = 1/2$). La violación de este supuesto en las familias de medios hermanos, provoca un considerable sesgo en la estimación de la heredabilidad, pero no está claro cual es el impacto en la exactitud de la estimación de los valores genéticos, aunque en algunos casos hay tendencia al sesgo.

Híbridos, razas y procedencias.

Frecuentemente, las evaluaciones genéticas incluyen material originario de otras poblaciones, procedencias o razas. Estas poblaciones comparten la misma variabilidad genética, pero sus desempeños promedio difieren considerablemente.

El modelo que se describió previamente no es el mas apropiado para analizar situaciones entre especies o razas, esto porque no contabiliza los efectos de hibridación, incluidos efectos de

especies, de raza y heterosis. De esta forma que hay diferencias en los promedios genéticos entre las poblaciones puras, lo se considera de naturaleza aditiva. La heterosis (o vigor híbrido) se refiere a una repartición en el cruzamiento híbrido desde la media de ambas especies puras o las razas. Si el efecto raza se denota como g_A y g_B para las razas A y B, los efectos de raza en la generación F1 son;

$$\frac{1}{2}g_A + \frac{1}{2}g_B$$

Cada efecto de raza es ponderado por 1/2, porque la mitad de los genes en F1 provienen de cada raza. Si los arboles de la F1 son retrocruzados con la raza A, los efectos de raza en la progenie resultante son $3/4g_A + 1/4g_B$, desde ahora en la media de los casos, 3/4 de los genes provienen de la raza A, y 1/4 de la raza B. Sin embargo, para contabilizar los efectos no aditivos, las razas difieren en efectos maternos y la heterosis maternos o paternos.

La manera más simple, para extender el análisis BLUP a las situaciones de poblaciones híbridas, es incluir los efectos del cruzamiento y de heterosis en el modelo. La combinación tiene dos etapas;

(1) un análisis BLUP dentro del cruzamiento usando el modelo:

$$y = Wm + Xb + Zm + e$$

donde y es un vector de observaciones de $n \times 1$, m es un vector de medias de efectos fijos de los cruces de $t \times 1$, b es un vector de $f \times 1$ que contiene los otros efectos fijos, μ es el vector de los valores genéticos de dimensión $tn \times 1$, y W, X y Z son matrices de diseño. Este modelo dará las estimaciones del efecto medio del tipo de cruza y el valor de mejora de cada tipo de cruza, pero no separa los efectos entre los efectos genéticos y de heterosis.

(2) para estimar estos efectos puede ser usado un modelo lineal con los parámetros del cruzamiento;

$$\hat{m} = Kp + e$$

donde m es el vector de las estimaciones de las medias de grupo de los híbridos (del análisis 1), p es un vector de parámetros de hibridación (efectos genéticos aditivos, heterosis, heterosis maternal, etc.) y K es la matriz que relaciona los parámetros de los híbridos con el grupo de medias. Los componentes de la evaluación genética híbrida (después de Swan, 1992, In: Animal Breeding the Model Approach, PGFVS, Univ. New England, Australia) puede ser ilustrada como:

Un aspecto importante no considerado en lo ya descrito tiene relación con la presencia de interacciones importantes entre la estimación del valor genético y la raza de los progenitores. En otras palabras las estimaciones del valor genético de los arboles cambiaran dependiendo si están basada en datos genéticamente puros o de híbridos. Si este es el caso, el modelo biológico mas apropiado es considerar cada tipo de cruzamiento puro e híbrido como tratamientos separados, con la correlación entre cruza puras e híbridas menores a uno.

Grupos Genéticos

Si se asume un grupo simple de parámetros, la formación de grupos genéticos seguramente permite mejorar las comparaciones entre árboles en las razas. Esto será particularmente útil si los progenitores proviene claramente de poblaciones genéticamente distintas y se tienen conexiones débiles entre los diferentes grupos.

Los efectos de grupo pueden ser vistos como una cuantificación de los méritos genéticos o una selección no cuantificada de información de parientes. El modelo general con agrupación (que cuantifica a antecesores no identificados que no han sido muestreados de la misma población) es:

$$y_{ij} = m + h_i + a_i + \sum_{k=1}^n q_{jk} g_k + p_j + e_{ij}$$

Donde g es el grupo y q_k es la contribución porcentual del grupo a la jk -ésima observación. La notación matricial de este modelo es:

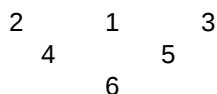
$$y = Xb + ZQg + Za + e$$

Donde $Q = TQ^*$

Donde T dado que $A = TWT'$ y Q^* asignan antecesores no identificados a los grupos. En este caso el valor genético del árbol es:

$$\hat{a}^* = Q\hat{g} + \hat{a}$$

Por ejemplo, considere el siguiente pedigrí;



Donde los progenitores 1 y 2 pertenece a una procedencia y el progenitor 3 a otra procedencia. El concepto es definir los grupos en base a su procedencia. Los progenitores de los árboles 1, 2 y 3 no están identificados. Si se asigna un progenitor "fantasma" a cada árbol base, el resultado es el siguiente archivo de pedigrí:

Árbol	Madre	Padre
1	P1	P2
2	P3	P4
3	P5	P6
4	1	2
5	1	3
6	5	4

Si los progenitores fantasmas de los árboles 1 y 2 pertenecen a una procedencia (denotada como G1), y el progenitor fantasma del árbol 3 pertenece a una procedencia distinta (G2), un segundo listado de pedigrí es:

Árbol	Grupo/ Madre	Progenitor Padre
1	G1	G1
2	G1	G1
3	G2	G2
4	1	2
5	1	3
6	5	4

Para este pedigrí se define $Q = TQ^*$ como

P1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
P2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
P3	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
P4	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
P5	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
P6	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
1	0,5	0,5	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0
2	0	0	0,5	0,5	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0
3	0	0	0	0	0,5	0,5	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
4	0,25	0,25	0,25	0,25	0	0	0,5	0,5	0	1	0	0	0	0	1	0
5	0,25	0,25	0	0	0,25	0,25	0,5	0	0,5	0	1	0	0	0	0,5	0,5
6	0,25	0,25	0,125	0,125	0,125	0,125	0,5	0,25	0,25	0,5	0,5	0	0	0	0,75	0,25

Lo que se puede reemplazar en EMM:

$$\begin{bmatrix} X'X & X'Z & X'ZQ \\ Z'X & Z'Z + G^{-1} & Z'ZQ \\ Q'Z'X & Q'Z'Z & Q'Z'ZQ \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \tilde{b} \\ \hat{a} \\ \hat{g} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'y \\ Z'y \\ Q'Z'y \end{bmatrix}$$

desde donde se obtiene: $\hat{a}^* = \hat{a} + Q\hat{g}$

Clones

Con la llegada de la propagación vegetativa, genotipos idénticos pueden presentarse en varias ocasiones, paralelamente en diferentes ensayos. A pesar de genotipos idénticos, el registro fenotípico puede ser por lo demás diferente. Una forma simple de incorporar esto es considerar los registros de diferentes rametos del clon como mediciones repetidas. Esto puede ser cuantificado para

la matriz Z en el MME. Las soluciones para cada clon estarán referidas a sus méritos genético aditivos, no al mérito genético total (aditivos + no aditivos). Paralelamente, si los efectos no aditivos son pequeños, el uso de varios clones de un genotipo mejora considerablemente la estimación del valor genético, particularmente si la heredabilidad del rasgo es baja. El efecto puede ser visto como un incremento en la exactitud debido a la repetición de las mediciones.

Considere el siguiente pedigrí, donde el árbol tres, es una progenie proveniente entre los árboles 1 y 2, y fue clonada dos veces (las mediciones se muestran entre paréntesis):

```

      1      2(11)
      |
      3(10)(9)
  
```

La correspondiente NMP (A) es:

```

      1      0      1 / 2
      0      1      1 / 2
      1 / 2  1 / 2      1
  
```

Y la inversa es:

```

      11 / 2  1 / 2  -1
      1 / 2  11 / 2  -1
      -1     -1     2
  
```

Las ecuaciones de modelos mixtos, asumiendo $\lambda = 1$ es:

$$\begin{array}{rcccccc}
 m & & 3 & 0 & 1 & -2 & 30 & & 10.1 \\
 \hat{a}_1 & = & 0 & 11/2 & 1/2 & -1 & 0 & = & -0.3 \\
 \hat{a}_2 & & 1 & 1/2 & 21/2 & -1 & 11 & & 0.3 \\
 \hat{a}_3 & & 2 & -1 & -1 & 4 & 19 & & -0.3
 \end{array}$$

Como el modelo tiene registros repetidos de árboles, la EMM puede ser expandido para incluir efectos ambientales permanentes o efectos de propagación además de otras contribuciones a la covarianza entre registro de un mismo clon. La integración entre material clonal y de semilla puede ser fácilmente realizada.

Efectos de Dominancia.

La extensión del modelo genético aditivo a un modelo general que involucre efectos aleatorios no genéticos es teóricamente prematuro. Por ejemplo, los efectos de Dominancia pueden ser agregados al modelo como:

$$y = Xb + Za + Zd + e$$

Donde $d = (0, \sigma_d^2)$ es el vector del efecto de dominancia genética de los arboles. La MME correspondiente:

$$\begin{bmatrix} X'X & X'Z & X'Z \\ Z'X & Z'Z + A^{-1}I & Z'Z \\ Z'X & Z'Z & Z'Z + D^{-1}t \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \hat{b} \\ \hat{a} \\ \hat{g} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'y \\ Z'y \\ Z'y \end{bmatrix}$$

Donde $\tau = \sigma_e^2 / \sigma_d^2$. El mérito genético total de un árbol será $\hat{g} = \hat{a} + \hat{d}$. Desafortunadamente, es diferente a la matriz A, la estructura y propiedades de D no son conocidas para las poblaciones bajo selección o donde la endogamia esta presente. Sin embargo, como una aproximación, uno puede ignorar algunas de estas complicaciones y calcular D^{-1} como uno para poblaciones no seleccionadas o no mejoradas. El modelo se puede mejorar si se implementa una regresión entre el valor fenotípico y el coeficiente de mejoramiento correspondiente. Este será cuantificado por el efecto promedio de la endogamia sobre la media. El modelo será:

$$y_i = m + h_j + a_i + d_i + bF_i + e_{ij}$$

Donde b es la pendiente de la depresión endogámica como una función de F. Se han desarrollado algoritmos para invertir D (bajo condiciones simples). Como ejemplo considere el siguiente pedigrí:

$$\begin{array}{cc} 1 & 2 \text{ (10)} \\ & 3 \text{ (9)} \quad 4 \text{ (8)} \end{array}$$

y se asuma que λ y τ es 2. La matriz de parentesco aditiva es:

$$A = \begin{bmatrix} 1 & 0 & 0,5 & 0,5 \\ 0 & 1 & 0,5 & 0,5 \\ 0,5 & 0,5 & 1 & 0,5 \\ 0,5 & 0,5 & 0,5 & 1 \end{bmatrix} \text{ y, } A^{-1}\lambda = \begin{bmatrix} 4 & 2 & -2 & -2 \\ 2 & 4 & -2 & -2 \\ -2 & -2 & 4 & 0 \\ -2 & -2 & 0 & 4 \end{bmatrix}$$

Similarmente la matriz de parentesco de dominancia es:

$$D = \begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0,25 \\ 0 & 0 & 0,25 & 1 \end{bmatrix} \text{ y, } D^{-1}\tau = \begin{bmatrix} 2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 2,13 & -0,53 \\ 0 & 0 & -0,53 & 2,13 \end{bmatrix}$$

Asumiendo que la media es el único efecto fijo:

m	3	0	1	1	1	0	1	1	1	27	9,023
$\hat{a}_1$	0	4	2	-2	-2	0	0	0	0	0	-1,4
$\hat{a}_2$	1	2	5	-2	-2	0	1	0	0	10	0,14
$\hat{a}_3$	1	-2	-2	5	0	0	0	1	0	9	0,007
$\hat{a}_4$	1	-2	-2	0	5	0	0	0	1	8	-0,147
$\hat{d}_1$	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0
$\hat{d}_2$	1	0	1	0	0	0	3	0	0	10	0,279
$\hat{d}_3$	1	0	0	1	0	0	0	3,13	-0,53	9	-0,059
$\hat{d}_4$	1	0	0	0	1	0	0	-0,53	3,13	8	-0,29

Resolviendo el conjunto de ecuaciones se establecerá una solución a cada estimación del valor genético y de la desviación de dominancia. El mérito genético total, por ejemplo para el árbol 3, será $\hat{a}_3 + \hat{d}_3 = 0,007 - 0,059 = -0,052$. Esta estimación será la mejor indicación del valor genético total de cada árbol, y resulta importante en el caso de sistemas implementados clonalmente.

Varianzas Heterogéneas

Como se menciono antes, por las propiedades que **BLUP** posee, la exactitud de las varianzas y covarianzas de todas las observaciones pueden ser conocidas y usadas en las evaluaciones. Sin embargo, por razones computacionales, o por falta de exactitud en los parámetros estimados, los modelos son usualmente ajustados usando los menos parámetros posibles. Un supuesto que se asume frecuentemente en estas simplificaciones es que la varianza es homogénea entre los distintos niveles de efectos fijos y aleatorios. En un ensayo con condiciones razonablemente homogéneas, esto usualmente no es difícil de asumir, pero cuando varios ensayos son combinados, con arboles que tiene distintas edades o tasas de crecimiento, las varianzas son probablemente diferentes.

Si la heterogeneidad de las varianzas no se considera, se esta ajustando un modelo incorrectos a los datos. Sin embargo, si esto no esta claro la pérdida de exactitud puede ser importante. Los problemas potenciales con varianzas heterogéneas dependen de los supuestos asumidos:

- Va homogénea pero Ve no lo es.
- Va y Ve heterogéneas
- Interacción genotipo ambiente

Para propósitos más prácticos, la varianza genotípica en cada ensayo, o paralelamente en cada bloque, puede ser estimado primero y ajustada por un factor. Un método simple es:

$$y_{ij}^c = y_{ij} \frac{s_p}{s_i}$$

Donde σ_p es la desviación estándar fenotípica de la población (primera estimación), σ_i es la desviación estándar del i-ésimo sitios o bloque, y $\hat{y}_{ij}$ es el ajuste para el j-ésimo registro. Si la exactitud de la estimación de la desviación estándar en cada bloque o sitio es diferente, se propone que para los parámetros individuales de la prueba se realice una regresión sobre el total como la

primera estimación, donde el coeficiente de regresión dependerá de las varianzas muestreada para cada prueba individual, y de la varianza de los parámetros a través de los sitios. Esta regresión puede ser escrita como:

$$\hat{q}_i^* = \hat{q}_0 + b_i (\hat{q}_i + \hat{q}_0)$$

donde $\hat{q}_i$ es el parámetro estimado (en este caso la desviación estándar) y $\hat{q}_i^*$ es la regresión estimada para el ensayo i , y $\hat{q}_0$ es el promedio (primera estimación). El coeficiente de regresión es $\beta = 1/(1+\gamma)$ con γ_1 entre la proporción de la varianza muestreada (en el ensayo) y la varianza del parámetro (entre ensayos). En la practica esta regresión hará las desviación estándar estimada en un ensayo tan cercana a la estimación a priori (sobre el total) cuando esta es basada sobre uno pocos árboles.

Como interpretar la interacción genotipo - ambiente?

Cuando los ambientes difieren considerablemente no es valido el supuesto de varianza común (después de haberla ajustado). En este caso un análisis multivariado debe ser usado. El ambiente 1 y 2 se deben considerar como dos rasgos diferentes.

La presencia de la interacción genotipo - ambiente puede ser medida por la magnitud de la correlación entre dos sitios. Roberson (1959) sugiere que la interacción genotipo - ambiente es biológica y agrícolamente importante si la correlación genética es menor a 0,8. Si diferentes sitios o regiones muestran baja correlación entre sitios, el rendimiento en cada región puede verse como un rasgo y puede ser usado un análisis multivariado BLUP. Cada árbol tendrá una estimación del valor genético para cada sitio.

¿Como se puede interpretar la correlación edad - edad?

Una situación común en mejoramiento genético es aquella en que individuos de diferentes edades son evaluado simultáneamente. En la mayoría de los casos los tamaños de los arboles difieren considerablemente, y una aproximación es considerar el desempeño a diferentes edades como diferentes rasgos. Esto parece justificable si las heredabilidades difieren considerablemente y las correlaciones genéticas edad - edad son menores que 1. En especies de rotaciones cortas, sin embargo, las correlaciones entre edades juveniles (primer y segundo año) y rendimientos posteriores (8 a 10 años), son cercanas a 1, sugiriendo que el rendimiento a diferentes edades puede ser visto como una expresión del mismo rasgo. Esto resulta en una notable simplificación del problema desde un análisis multivariado (que a veces relacionan mas de dos edades) a un análisis univariado.

Sin embargo, si paralelamente consideramos el rendimiento a diferentes edades como el mismo rasgo, el patrón anual de crecimiento en los arboles entrega información más real en los individuos más viejos que los más jóvenes. Para juntar análisis de ensayos con diferentes edades (además de diferentes tamaños) pero asumiendo que se evalúa el mismo rasgo, el primer paso es expandir o ajustar los registros iniciales de forma tal que las varianzas genéticas de las mediciones tempranas y tardías se tornen homogéneas. Esto puede hacerse multiplicando el registro mas joven por la proporción de las desviaciones estándar genética:

$$\frac{\sqrt{V_{A(m)}}}{\sqrt{V_{A(j)}}}$$

donde $V_A(m)$ y $V_A(j)$ son las varianzas genéticas a la edad madura y juvenil. Una expresión mas simple puede usar un factor de expansión teórico:

$$x = \frac{V_m}{V_j} = \frac{1}{\text{corr}(m, j)^2}$$

donde V_m es la varianza fenotípica de las mediciones maduras (más vieja en edad), V_j es la varianza de las mediciones parciales (juveniles), y $\text{corr}(m, j)$ es la correlación fenotípica entre los registros juveniles y maduro. Una consecuencia esperable de este ajuste es que los registros proyectados tendrán varianzas menores que los registros completos (debido a que las predicciones tienen menos varianza que las variables que ellos predicen). Una forma simple de corregir esto es expandiendo las varianzas de j hasta que las varianzas genéticas de ambos j y m se igualen. Las varianzas de estos registros expandidos (q) serán:

$$V_q = V_m + V_{(q-m)}$$

En orden a tener una varianza genética constante, la varianza ambiental de los registros expandidos será (van Raden 1991, J. Dairy Sci., 74:4344-4349):

$$\text{var}(e_q) = x^2(\text{var}(p)) - r(\text{var}(m))$$

donde r es la repetibilidad de incrementos anuales. Si se define una longitud ponderada (w_{len}) como el error de la varianza de m (de los registros completos) dividido por el error de la varianza de q (de los registros expandidos) entonces:

$$w_{len} = \frac{x^2(\text{var}(p)) - r(\text{var}(m))}{(1-r)V_m}$$

Teóricamente, x es siempre mas grande que 1 (ensayos jóvenes usualmente tienen menores varianzas), entonces w_{len} debe ser menor que 1. Se puede ahora incorporar este ponderador en las ecuaciones de modelos mixtos asumiendo $R = w_{len} I \sigma_e^2$, entonces R será la diagonal de la matriz con términos igual a $w_{len} \sigma_e^2$. Como los registros expandidos (más jóvenes) pueden tener mayor varianza del error que los registros completos (más viejos), en la evaluación BLUP son ponderados con menor peso.

Raleos selectivos

Teniendo información disponible de todos los arboles previo al raleo, el análisis BLUP cuantificará los árboles que serán eliminados por selección. Pueden ser seguidos dos procedimientos simples para ajustar el raleo en un ensayo de progenie: (1) Si los rasgos antes y después del raleo son considerados iguales (por ejemplo diámetro a los 3 años en todos los arboles y los 5 años en los arboles remanentes), los registros medidos previos al raleo deben ser expandidos, así las varianzas entre los seleccionados y no seleccionados serán homogéneos, y todos los arboles se incorporaran en un análisis simple. Las varianzas residuales de los registros expandidos pueden ser ajustadas adecuadamente, de acuerdo a los apartados anteriores (¿Como se puede interpretar la correlación edad-edad?). Si el rasgo previo al raleo es genéticamente diferente del rasgo medido después del raleo (por ejemplo, altura a edad temprana, y DAP a mayor edad), un análisis bivariado debe ser usado, con el rasgo juvenil medido en todos los arboles y el rasgo en la madures medido en los

árboles no seleccionados. Los parentescos genéticos entre los seleccionados y los no seleccionados puede ser usado para cuantificar el raleo selectivo.

INTEGRACIÓN DE TODA LA INFORMACIÓN

Es posible ahora expandir el análisis **BLUP** a toda la información generada en el programa de mejoramiento. Entregando la información de las varianzas y covarianzas entre rasgos, el modelo puede ser específico en incluir varios rasgos, las mediciones repetidas o pérdidas pueden ser acomodadas, y la dominancia aditiva y la depresión endogámica son predecibles.

Las dos fuentes de información más importantes usadas en un programa son (1) las mediciones tomadas de los diferentes rasgos, y las asignaciones a ambientes específicos y clases de edades, y (2) la relevancia económica de esos rasgos en el objetivo del mejoramiento.

Análisis Multivariado

Los modelos para árboles individuales definidos previamente pueden ser fácilmente ampliados (a un mayor costo computacional) para incluir varios rasgos. Como se mencionó previamente, los análisis multicaracteres pueden ser extendidos para incluir la interacción genotipo - ambiente o correlaciones inferiores edad - edad. El modelo aún es:

$$y = Xb + Za + e$$

pero "y" ahora contiene observaciones de m rasgos por árbol, y el vector "a" consiste de valores de mejora para m rasgos por árbol. En este caso el modelo es:

$$\text{Var}(a) = G = A \otimes G_0$$

y

$$G^{-1} = A^{-1} \otimes G_0^{-1}$$

donde A es la NMP como antes y G_0 es la matriz de varianzas y covarianzas genéticas entre los m rasgos. De este modo, $\text{var}(e)=R$ es un bloque diagonal que consiste en las varianzas residuales y covarianzas entre los rasgos de cada árbol.

Incorporación de la Información Económica

El uso de ponderadores económicos en la selección es bien conocido en el contexto de Índice de Selección. El principio es ponderar diferencialmente los rasgos de acuerdo a la valoración en el impacto económico global. Una forma familiar de esta expresión es:

$$Pb = Gv$$

donde v es un vector de ponderadores económicos para los rasgos objetivos del mejoramiento, b es el vector de coeficientes del índice, P es la matriz de varianza - covarianzas fenotípicas entre los rasgos en el índice, y G es la matriz de covarianzas genéticas entre los rasgos en el índice y los rasgos en el objetivo de mejoramiento. Cuando construimos los coeficientes de los índices, el vector v ponderará mayormente aquellos rasgos que están mayormente relacionados con el objetivo de mejoramiento.

Una expresión muy similar puede ser derivada de las soluciones BLUP. Luego g será el vector de las estimaciones del valor genético para los diferentes rasgos en el objetivo de mejoramiento. Entonces, el objetivo de mejoramiento, puede ser llevado a una función lineal con todos los rasgos relevantes como $v'g$, o $v_1g_1 + v_2g_2 + \dots + v_kg_k$. Para el árbol i , el $v'g_i$ es la valoración económica total. Una formulación más completa puede ser hecha al expandir la EMM, para incluir los rasgos actualmente medidos y aquellos que son importante pero que no tiene mediciones:

$$\begin{bmatrix} X'X & XZ & 0 \\ Z'X & Z'Z + A^{-1} \otimes G^{11} & A^{-1} \otimes G^{12} \\ 0 & A^{-1} \otimes G^{21} & A^{-1} \otimes G^{22} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \tilde{b} \\ \hat{a} \\ \hat{g} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'y \\ Z'y \\ 0 \end{bmatrix}$$

donde g es el vector de las predicciones de los valores genéticos, para todos los arboles, para los rasgos en el objetivo de mejoramiento. Ahora:

$$\text{var} \begin{bmatrix} a \\ g \end{bmatrix} = A \otimes \begin{bmatrix} G^{11} & G^{12} \\ G^{21} & G^{22} \end{bmatrix} = G$$

y

$$G^{-1} = A^{-1} \otimes \begin{bmatrix} G^{11} & G^{12} \\ G^{21} & G^{22} \end{bmatrix}$$

donde G_{22} es la varianza-covarianza genética entre los rasgos en el objetivo, y G_{12} es la matriz de covarianza genética entre los criterios de selección (rasgos para los cuales se tomaron mediciones) y los rasgos en el objetivo de mejoramiento. Si el vector de ponderadores económicos es definido de manera tal que los cambios en los rasgos unitarios están relacionados con cambios en las unidades económicas (\$/unidad rasgo), luego el mérito genético agregado (denotado como EVG\$) es;

$$H_i = v' G_{21}^{-1} G_{11}^{-1} a$$

El mérito genético agregado reflejara la real valoración económica para un sistema de producción particular, implementado para cada individuo. Esto puede llegar a ser un criterio para jerarquizar arboles en selecciones posteriores.

REFERENCIAS

Gianola, D. y Hammond, K. (Eds). 1990. Advances in Statistical Methods for Genetic Improvement of Livestock. Advances Series in Agricultural Science N° 18. Springer - Verlag. 534 p.

Hammond, K., Graser, H.-U. y McDonald, C. (Eds). 1992. Animal Breeding. The modern Approach. Post Graduate Foundation in Veterinary Science, University of Sydney. 257 p.

Henderson, C. 1976. A simple method for computing the inverse of the numerator relationships matrix used in the prediction of breeding values. Biometrics 32:69-83.

Henderson, C. 1975. Best linear unbiased estimation and prediction under a selection model. Biometrics 31: 423-447.

- Henderson, C. 1984. Applications of Linear Models in Animal Breeding. University of Guelph, Canada.
- Henderson, C. 1988. Use of average numerator relationships matrix for multiple-sire joining. J. Animal. Sci. 66:1614-1621.
- Komender, P, y Hoeschele, I. 1989. Use of mixed model methodology to improve estimation of crossbreeding parameters. Livest. Prod. Sci., 21: 101-113.
- Robinson, G. 1991. That BLUP is a good thing: the estimation of random effect. Statistical Science 6:15-51.
- Schneeberger, M., Barwick, S. Crow, G. y Hammond, K., 1992. Economics indices using breeding values predicted by BLUP. J. Anim. Breed. Genet. 109:180-187.
- Swan, A. y Kinghorn, B. 1992. Evaluation and exploitation of crossbreeding in dairy cattle. J. Dairy Sci. 75:624-639.
- Ugarte, E., Alenda, R. y Carabaño, M. 1992. Fixed or random contemporary groups in genetics evaluations. J. Dairy Sci. 75:269-278.
- van Raden, P. Wiggans, G. y Ernst, C. 1991. Expansion of projected lactation yield to stabilise genetic variance. J. Dairy. Sci., 74:4344-4349.
- Westell, R. Quaas, R. y van Vleck, L. 1988. Genetic groups in an animal model. J. Dairy Sci. 71:1340-1318.
- White, T. y Hodge, G. 1989. Predicting Breeding Values with Applications in Forest Tree Improvement. Kluwer Academics Publishers. Dordrecht. 367 p.

PREDICCIÓN DE VALORES DE MEJORA A TRAVÉS DE UN MODELO BLUP DE ÁRBOLES INDIVIDUALES

Nuno MG. Borralho¹

INTRODUCCIÓN

En los últimos años han habido considerables progresos en las herramientas de análisis y predicción de los valores genéticos individuales, en particular en los llamados modelos **BLUP** individuales. El método que ahora se usa extensivamente en los programas de mejora genética animal, es más efectivo y poderoso porque usa toda la información que se genera en el programa de mejora genética. La información y los resultados también resultan más accesibles para el profesional gracias a los modelos genéticos más intuitivos y a la disponibilidad de programas computacionales. La extensión de esta teoría al área forestal es reciente, pero el interés en la aplicación es creciente y existen varios ejemplos de uso de **BLUP** en programas de mejoramiento genético en pequeña y gran escala. No hay duda que **BLUP** llegará a ser el método escogido en la evaluación genética de árboles en un futuro cercano.

El capítulo enfoca los principios y conceptos de los modelos mixtos en general y en particular de los modelos para árboles individuales, además algunos detalles de problemas especiales y las ventajas de aplicarlos a las situaciones forestales.

ASPECTOS TEÓRICOS

En las pruebas genéticas forestales, el valor genético o valor de mejora es evaluado a través del desempeño de las progenies de acuerdo con el modelo;

$$y_{ij} = \mu + h_i + s_j + w_{ij}$$

donde y_{ij} es el registro individual de la progenie del j -ésimo progenitor en el i -ésimo bloque, μ es la media de la prueba, h_i es el efecto del bloque, s_j es el efecto del j -ésimo progenitor, con una media 0 y desviación σ_s^2 y w_{ij} es el error residual ($0, \sigma_w^2$). Una vez analizado, este modelo entrega la solución para cada padre (o aptitud combinatoria general), basado en la media de su progenie, después de ajustada por la media y el bloque. Si se necesita la solución para ambos padres y su progenie, una alternativa es reescribir el modelo tal como;

$$y_{ij} = \mu + h_i + a_j + e_{ij}$$

donde a_j es ahora el efecto genético aditivo del j -ésimo árbol ($0, \sigma_a^2$) y e_{ij} es el efecto ambiental aleatorio ($0, \sigma_e^2$). Frecuentemente **R** se asume como la matriz identidad **I**, así los efectos ambientales se asumen independiente entre observaciones. La matriz **A** es la matriz de parentesco aditiva, el Numerador de la Matriz de Parentesco, o la relación de parentesco entre los términos de **a**. El uso de **A** (o de su inversa) es una característica común en los modelos de árboles forestales.

¹ Ingeniero Forestal, Ph.D. RAIZ, Herdade da Torre Bela, Ap. 15, 2065 Alcoentre, Portugal.
e-mail: raiz.cif@mail.telepac.pt

Arboles no emparentados.

Considere el modelo:

$$y_{ij} = \mu + a_i + e_{ij}$$

donde $\text{var}(y_{ij}) = \sigma_a^2 + \sigma_e^2$ y $\text{cov}(a_i, e_{ij}) = 0$, y si los árboles no están emparentados, $\text{cov}(y_i, y_j) = 0$. Este modelo es apropiado cuando se tiene solo un dato de cada individuo y estos no están emparentados. Antes del cálculo de los valores de mejora se definirá la heredabilidad como;

$$h^2 = \frac{\sigma_a^2}{\sigma_y^2}$$

con $\sigma_a^2 = \text{cov}(a, \mu + a + e) = \text{cov}(a, y)$. De esta forma $h^2 = \text{cov}(a, y)/\text{var}(y)$, y consecuentemente

$$\hat{a} = \frac{\text{cov}(a, y)}{\text{var}(y)}(y_i - \mu) \quad (2)$$

$$\hat{a}_i = h^2(y_i - \mu)$$

y si la relación entre a y y_i es lineal, $\hat{a}_i$ es la media condicional de a dado y_i , que es $E(a_i | y_i)$. Note que los valores genotípicos están generalmente linealmente relacionados con el fenotipo solo si el genotipo y el fenotipo tiene una distribución normal, lo cual implica un modelo infinitesimal (el resultado de un gran número de loci, donde cada uno tiene un pequeño efecto), y una distribución normal de las desviaciones ambientales. Si la relación entre a y e , no es lineal, se tiene que conocer la forma de la distribución conjunta de a y y , para obtener el mejor predictor.

Arboles emparentados

Para una población de individuos emparentados, nosotros podemos definir un modelo lineal similar;

$$y_{ij} = \mu + a_i + e_{ij} \quad (3)$$

donde ahora $\text{var}(y_{ij}) = \mathbf{A}\sigma_a^2 + \mathbf{I}\sigma_e^2$ donde $\mathbf{A}$ es la matriz de parentesco genético. Una extensión multivariada de (2) es

$$\hat{\mathbf{a}} = \mathbf{C}\mathbf{V}^{-1}(\mathbf{y} - \mu) = E(\mathbf{a} | \mathbf{y})$$

si son realmente lineales, donde $\mathbf{C} = \text{cov}(a, y) = \mathbf{A}\sigma_a^2$ y $\mathbf{V}^{-1} = (\mathbf{A}\sigma_a^2 + \mathbf{I}\sigma_e^2)^{-1}$

Esta son las ecuaciones comunes de índice de selección. El modelo puede ser además generalizado para incluir efectos fijos, árboles sin datos, árboles con datos repetidos y errores correlacionados. Luego, el modelo lineal puede ser;

$$y_{ij} = \mu + b_j + a_{ij} + e_{ij}$$

o en notación matricial

$$y = Xb + Za + e$$

donde;

$$E(y) = Xb$$

$$\text{var}(y) = ZAZ' \sigma_a^2 + R\sigma_e^2$$

Ahora $\hat{a} = CV^{-1}(y - Xb)$ donde $C = \text{cov}(a, y) = AZ' \sigma_a^2$ y $V^{-1} = (ZAZ' \sigma_a^2 + R\sigma_e^2)^{-1}$ así,

$$\hat{a} = \sigma_a^2 AZ' (ZAZ' \sigma_a^2 + R\sigma_e^2)^{-1} (y - Xb).$$

Nuevamente, si esto es lineal, $\hat{a}$ es el mejor predictor (BLP) de a , asumiendo que se conoce σ_a^2 , σ_e^2 , y b . Si b es desconocido, la mejor predicción lineal (BLUP) se obtiene desde;

$$\hat{a} = CV^{-1}(y - X\tilde{b})$$

donde;

$$\tilde{b} = (XV^{-1}X)^{-} XV^{-1}y$$

esto es normalmente difícil de calcular y una forma alternativa es usar las ecuaciones de modelos mixtos de Henderson (EMM):

$$\begin{bmatrix} \tilde{b} \\ \hat{a} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} XR^{-1}X & XR^{-1}Z \\ ZR^{-1}X & ZR^{-1}Z + A^{-1}I \end{bmatrix}^{-1} \begin{bmatrix} XR^{-1}y \\ ZR^{-1}y \end{bmatrix}$$

donde $\lambda = (1 - h^2)/h^2$. Bajo condiciones de normalidad, $\hat{a}$ (con λ conocido) maximiza la correlación entre $\hat{a}$ y a , maximizando la correcta construcción de la jerarquización de a en base a $\hat{a}$ y maximizando la media del grupo seleccionado como $\hat{a}$.

Propiedades de la solución usando EMM.

Si $\begin{bmatrix} C_{11} & C_{12} \\ C_{21} & C_{22} \end{bmatrix}$ representa la inversa de $\begin{bmatrix} XR^{-1}X & XR^{-1}Z \\ ZR^{-1}X & ZR^{-1}Z + A^{-1}I \end{bmatrix}$ entonces;

$$\text{var}(\hat{a} - a) = \text{PEV} = C_{22}\sigma_e^2$$

$$\text{var}(K\tilde{b}) = K'C_{11}K\sigma_e^2$$

A través de A , los cambios en la media genética, tanto por azar o por selección se explican para: dadas varianzas y covarianzas correctas y el modelo genético adecuado, y si el llamado modelo del gen con efecto infinitesimal, es apropiado. Entonces teóricamente, las estimaciones BLUP:

- son insesgadas, y a mayor información acumulada, la estimación del valor de mejora (VM) de cada árbol se incrementa o decrece proporcionalmente, acercándose al valor real.

- la exactitud de la predicción puede ser estimada;
- los efectos fijos, como los bloques, son cuantificados para los niveles genéticos de los árboles que ellos contienen. También, el parentesco entre los árboles puede crear relaciones adicionales entre las diferentes clases de efectos fijos, incrementando la exactitud de la estimación.
- todo parentesco es considerado y descontado cuando surge la endogamia
- la contabilización se realiza antes de la selección de esta forma es posible comparar individuos de diferentes generaciones o en generaciones solapadas, de esta forma todos los VM toman la misma forma.
- para comparar las estimaciones del valor genético en el tiempo, BLUP provee un estimador insesgado de la tasa de mejora de la población.

Un problema crítico en los modelos de árboles es el tener una correcta comprensión y definición de la población base. Cuando se forman los NMP, todos los árboles sin identificación del progenitor se asumen que son una muestra de una simple población base con un valor promedio de mejora igual a 0 y una varianza común σ_a^2 . Si los árboles base se muestrean de poblaciones con diferentes medias genéticas, entonces el modelo debe explicar la estructura de las subpoblaciones y permitir diferentes valores esperados para los árboles de la población base.

PRINCIPIOS DE LA ESTIMACIÓN DE LOS VALORES GENÉTICOS.

El valor genético de un árbol es la descripción del valor de los genes de ese árbol cuando son traspasados a su progenie. Para la mayoría de los rasgos, los valores genéticos no son conocidos con certeza, pero se pueden estimar. Nosotros vamos a calcular el valor genético para los árboles utilizando varias fuentes de información, por ejemplo; desempeño individual para uno o más rasgos y el desempeño de los parientes. Es decir cuanta de esta información esta relacionada al valor genético verdadero, es decir cuanto de la superioridad debe ser penalizado, en términos estadístico cuanto debe ser regresado. El valor genético estimado usando el análisis **BLUP** posee varias propiedades muy útiles. La predicción del rendimiento de la progenie es el simple promedio de los valores genéticos de los dos progenitores usados:

$$\hat{P}_0 = \frac{\hat{a}_m + \hat{a}_f}{2}$$

donde P_0 es el promedio del rendimiento de la progenie. Si hay algo de información de la descendencia, el valor genético de un individuo de la progenie será;

$$\hat{P}_0 = \frac{\hat{a}_m + \hat{a}_f}{2} + hw^2 \left[(y - X\tilde{b}) - \frac{\hat{a}_m + \hat{a}_f}{2} \right]$$

y, para el pedigrí completo de los árboles;

$$h^2_w = \frac{\frac{1}{2}(1 - \bar{F})h^2}{\frac{1}{2}(1 - \bar{F})h^2 + (1 - h^2)}$$

es la heredabilidad familiar, y F es el coeficiente de endogamia promedio de los progenitores.

Estimación del valor genético para varios rasgos.

Para comparar árboles directamente se deben haber medido sus rasgos de importancia económica, el procedimiento más conveniente consiste en agregar a cada árbol su valor expresado en unidades económicas. Este puede estar definido, por ejemplo, como el beneficio económico para la silvicultura si toda la superficie fue plantada con la progenie de un árbol particular. La notación en este caso será el valor genético estimado expresado en \$ (VG\$). Por ejemplo, en los sistemas de producción de pulpa, se tiene información sobre la rectitud del fuste se puede hacer una jerarquización de acuerdo al impacto (a través de los costos de cosecha) en los costos totales. Desafortunadamente, el impacto de la rectitud del fuste en los costos de pulpaje es bajo y nuestra habilidad para separar los árboles en base a su VG\$ es limitada. Por otro lado, si tenemos disponible la información de volumen, densidad de la madera y rendimiento pulpable, la diferencia entre un buen genotipo y un mal genotipo será claramente establecida si estos rasgos son importantes en los costos de producción. De esta forma, las diferencias entre los VG\$ (que determina nuestros diferenciales de la selección) será mayor. En conclusión, mientras más información relevante se acumule sobre cada árbol, el beneficio se extiende a la estimación del valor genético y al VG\$. Recapitulando, resultará un diferencial de selección mayor entre el grupo de árboles seleccionados y el promedio general.

Exactitud de la estimación del valor genético.

Una información importante, cuando se realizan selecciones, es aquella relacionada con la exactitud de la predicción realizada. Esta puede ser una cuantificación del error de la varianza (EV) de la estimación del valor genético realizada como la raíz de la varianza (SE_{VG})^{0.5}. Por ejemplo, para los valores genéticos calculados desde el fenotipo (selección masal), el error estándar es igual a:

$$SE_{VG} = \sqrt{(1 - h^2)h^2 s_y^2}$$

Una medida más intuitiva es la que entrega la correlación entre el verdadero valor genético y el estimado ($r_{a\hat{a}}$), la que estima la exactitud de la estimación del valor genético. Esta se calcula como;

$$r_{a\hat{a}} = \sqrt{1 - \frac{SE_{VG}^2}{h^2 s_y^2}} = \sqrt{1 - \frac{EV}{s_a^2}}$$

Esa exactitud es una medida de la confianza que se puede tener en la predicción del valor genético de un rasgo en particular.

Como se mencionó antes, el EV se obtiene directamente de la inversa de las ecuaciones de modelos mixtos. En grandes análisis de **BLUP**, esto puede ser muy difícil y consumir gran cantidad de tiempo, en cambio se pueden usar fórmulas aproximadas. De cualquier manera, los mejoradores deben ser cuidadosos en el uso de la información sobre la exactitud de la estimación del valor genético. Un punto importante sobre la estimación del valor genético (si este es insesgado) es que este tiene la misma posibilidad de incrementarse o decrecer en su magnitud si la exactitud es mejorada. Así la exactitud puede reducir los riesgos de tener estimaciones erróneas, pero no puede ser usada para mejorar la exactitud de la predicción.

Mejorar la información disponible.

En mejoramiento genético forestal, la cantidad y el tipo de información disponible por selección puede variar considerablemente entre árboles. Algunos pueden tener una o varias mediciones o de sus progenies o hermanos. Algunas mediciones se toman en escalas continuas (por ejemplo, el crecimiento) y otras en escalas discretas (forma) o eventualmente como escalas de 0 o 1 (supervivencia). La información puede variar también de acuerdo a la edad, usualmente las evaluaciones más viejas son más relevantes.

Antes de desarrollar un análisis es importante verificar la calidad de la información disponible. Una importante consideración tiene relación con la concordancia que debe haber entre la información a usar y los supuestos del modelo a aplicar. Particularmente importantes son;

- que "a" e "y" se distribuyan normalmente.

Algunas distribuciones, como el crecimiento, pueden ser consideradas sesgadas a la izquierda, debido a individuos que sufren severos problemas ambientales o problemas genéticos. Estos individuos deben ser identificados y eliminados en lo posible del análisis.

- que las desviaciones ambientales y los errores sean normalmente distribuidos.

La presencia de problemas severos de competencia puede causar problemas de errores correlacionados con los valores genéticos.

- Relación lineal entre "y" y $K'\tilde{b}$.

MODELOS LINEALES EN SILVICULTURA.

Definición de un modelo lineal

Se acepta que los modelos lineales son siempre una aproximación. Esta es una consideración importante si su uso permite predicciones precisas para nuestros propósitos. Nosotros deberíamos primero ser capaces de definir el vector de datos (y) con n elementos. Para hacer inferencias respecto de este parámetro, o predicciones sobre futuras observaciones, este vector debe considerarse como un muestra aleatoria de alguna población verdadera o conceptual con distribución conocido o asumida.

Efectos fijos y aleatorios.

La información disponible para los análisis en general se encuentra agrupada o clasificada en terreno. Por ejemplo; familias (o parientes), repeticiones, sitios, parcelas, tratamientos de fertilización, espaciamiento, número de vecinos vivos o nivel de competencia de la maleza o ramoneo. A veces existe interés por conocer la magnitud de esos efectos, pero la mayoría de las veces simplemente se ajustan los factores, y se incluyen en el modelo según nuestra habilidad para comparar árboles creciendo en ambientes diferentes.

La definición respecto de si un factor es considerado fijo o aleatorio es algo arbitrario. Por supuesto, todos los factores aleatorios tienen varianza conocida, y similarmente, a todos los efectos fijos se les asume que no tienen varianza.

En los modelos para árboles forestales, los efectos genéticos aditivos se asumen como aleatorios, porque los análisis incluyen características intangibles que se asumen como aleatorias. La solución para la estimación de los valores genéticos, es en efecto, un conjunto de valores de variables aleatorias, aunque algunos valores usualmente no pueden ser medidos. En los ensayos forestales, los tratamientos como la fertilización, espaciamiento, procedencias o familias son considerados fijos cuando es de interés predecir sus efectos. Esto también se asume en las repeticiones de los experimentos, los tratamientos pueden ser repetidos exactamente, obteniéndose los mismos efectos. Las repeticiones y bloques, por otro lado, normalmente se consideran como efectos fijos. Desde el punto de vista estadístico, la situación de efectos fijos versus efectos aleatorios no es enteramente irrelevante. Cuando se tratan los bloques como efectos fijos, las evaluaciones genéticas son constantes frente a los efectos de bloque, por lo tanto se remueven el sesgo en las comparaciones genéticas entre clases. Cuando los bloques son tratados como efectos aleatorios, la información de cada árbol se incrementa, y consecuentemente la predicción del error de la varianza se reduce. Se ha demostrado, sin embargo, que cuando los bloques son relativamente grandes, o cuando la relación de la varianza residual con la varianza del bloque es pequeña esta decrece en el EV, cuando en los tratamientos en bloques la aleatorización es pequeña. Por lo demás, si el material genético en los bloques no se asigna aleatoriamente, como puede ocurrir frecuentemente comparando distintas generaciones, la estimación del valor genético puede ser sesgada. (Ugarte et al., 1992).

Los ejemplos comunes sobre los efectos en las evaluaciones genéticas se relacionan con el diseño escogido del ensayo, sitio, repeticiones, bloques en cada repetición. El propósito de estas clases es remover (o ajustar) de las observaciones de los árboles individuales los efectos ambientales (a pequeña o gran escala). Es más efectivo cuando se tienen cuantificados estos efectos, mientras más información fenotípica participe del ajuste, mejor se reflejará el mérito genético de los individuos.

Otros efectos ambientales permanentes pueden ser considerados. Un ejemplo es el efecto de las parcelas. Si los árboles de una misma familia son plantados en parcelas vecinas en un bloque, los individuos en la parcela comparten los mismos efectos ambientales. Si los efectos de parcela son importantes, los hermanos en la misma parcela se parecerán mucho a otros árboles hermanos creciendo en diferentes parcelas después de haber ajustado los efectos de bloque. En este caso simple, este efecto de parcela corresponde a lo que se conoce como interacción familia x bloque.

Finalmente, otros efectos pueden ser considerados, tales como la dominancia (o ACE), el nivel de endogamia y otros efectos ambientales tales como la competencia.

Un ejemplo

Los datos usados aquí corresponden a una serie pequeña de familia de hermanos completo de primera generación, los que provienen de cruzamientos entre 14 progenitores no selectos y no emparentados. El esquema de cruce corresponde a un dialelo incompleto, que incluye 43 familias.

La progenie de esas cruces fue establecida en ensayos, con un diseño de 18 bloques completos al azar, conteniendo cada uno parcelas de un árbol. Así, cada familia está inicialmente representada por 18 progenies, una en cada bloque. Tres años después de la plantación, se midió la altura en todos los árboles sobrevivientes (731 individuos). El detalle de los datos se registra a continuación:

Información del archivo de datos :

COVs/Rasgos	n	Media	Desv. Std.	C.V.	Min.	Max.
Altura	731	5.900	1.555	26	0.3	10.0

El análisis contempla el cálculo de los valores genéticos de 14 progenitores de la población base, y de sus 731 descendientes.

Información del parentesco;

Número de árboles base	14
Número de árboles no bases	731
Total de árboles	745

Modelo

El modelo usado considera los bloques como efecto fijos, y los árboles y las familias de hermanos completos (o aptitud combinatoria específica) como un efectos aleatorio secundario no correlacionado. En notación matricial se puede escribir como;

$$y = \mu + Xb + Za + Ws$$

donde b es el efecto de los bloques (fijo), a es el efecto de los valores genéticos de los árboles individuales, s es el efecto de los efectos no aditivos de las familias de hermanos completos (los efectos ACE), **X**, **Z** y **W** son matrices de incidencia y e es el efecto residual. Las tablas siguientes resumen la clasificación y los niveles de los efectos de bloque, familia y árboles;

Información del modelo:

Nº	Efecto	Tipo	Niveles	Rasgo (altura)
1	Bloque	Fijo	18	x
2	Fam.	Aleatorio	43	x
3	Árbol	Aleatorio	745	x

Los componentes de varianza para los efectos aleatorios se asumen conocidos e iguales a;

Covarianza (residual) ; 1,700

Covarianza (efectos aleatorios) ;

1.....árbol 0,33
2.....familia 0,064

Ecuaciones de modelos mixtos.

Las ecuaciones de modelos mixtos para este análisis son:

$$\begin{bmatrix} \tilde{b} \\ \hat{a} \\ \hat{s} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'X & X'Z & X'W \\ Z'X & X'X + A^{-1}I & Z'W \\ W'X & W'Z & W'W + It \end{bmatrix}^{-1} \begin{bmatrix} X'y \\ Z'y \\ W'y \end{bmatrix}$$

donde $\lambda = \sigma_e^2 / \sigma_a^2 = 1.7/0.33 = 5.15$ y $\tau = \sigma_e^2 / \sigma_f^2 = 1.7/0.064 = 26.56$

Solución para los efectos fijos.

Cuando se resuelve el conjunto de ecuaciones, nosotros obtenemos las soluciones simultáneamente para los efectos fijos y para los efectos aleatorios, además de la varianza del error. Las soluciones para los efectos fijos (los 18 bloques) y la correspondiente varianza del error son:

Bloque	Media del Bloque	±	Error estándar
30001	7,8011	±	0.166
30002	6,4196	±	0.161
30003	6,3065	±	0.165
30004	6,1898	±	0.161
30005	5,2972	±	0.164
30006	5,4531	±	0.164
30007	5,8553	±	0.164
30008	5,8332	±	0.164
30009	5,3048	±	0.167
30010	5,9298	±	0.167
30011	5,7186	±	0.164
30012	5,7786	±	0.164
30013	6,2088	±	0.167
30014	5,7515	±	0.167
30015	5,2117	±	0.164
30016	6,4081	±	0.164
30017	4,8594	±	0.164
30018	5,1931	±	0.164

Soluciones para los valores genéticos.

Las predicciones de los valores genéticos (soluciones para a) y su correspondiente varianza del error son:

Árbol	VG	±	EV
301001	0.2733	±	0.214
301002	0.2034	±	0.212
301003	0.0489	±	0.210
301004	0.0345	±	0.215
301005	0.31	±	0.212
301006	-0.1047	±	0.212
301007	0.2891	±	0.214
301008	-0.7398	±	0.214
301010	-0.0685	±	0.212
301011	-0.0133	±	0.213

301012	0.1772	±	0.212
301014	-0.3408	±	0.213
301015	0.4963	±	0.210
301016	0.1247	±	0.213
301017	0.0799	±	0.213
301019	0.0923	±	0.214
301020	-0.3459	±	0.214
301021	0.2761	±	0.213
301022	0.3063	±	0.211
301023	-0.4431	±	0.214
301024	-0.0908	±	0.210
301026	-0.0697	±	0.213
301027	0.1284	±	0.214
301028	0.3357	±	0.214
(...)			
318016	0.0968	±	0.211
318017	0.4795	±	0.213
318019	-0.2666	±	0.213
318020	-0.5072	±	0.214
318021	-0.1177	±	0.214
318022	0.1494	±	0.214
318023	0.193	±	0.213
318024	0.4485	±	0.212
318025	-0.2716	±	0.213
318027	-0.2891	±	0.210
318028	0.5302	±	0.211
10*	0.2037	±	0.172
13*	-0.9875	±	0.182
16*	-0.3132	±	0.173
17*	0.3198	±	0.190
18*	0.1321	±	0.188
19*	0.0037	±	0.173
2*	0.2132	±	0.182
20*	0.1862	±	0.189
21*	0.0272	±	0.222
3*	-1.0114	±	0.190
4*	0.3429	±	0.182
6*	0.557	±	0.190
7*	0.1977	±	0.176
9*	0.1287	±	0.210

La estimación del valor genético esta expresado en desviaciones respecto de la media de la población base. Una característica importante de los modelos individuales para arboles forestales es que el valor genético estimado para arboles pertenecientes a diferentes generaciones es comparable,

esto porque la estimación del valor genético de los progenitores y de la progenie ha sido estimado usando diferentes fuentes de información.

Solución para los efectos de familia (ACE):

La predicción para los efectos familiares (o ACE) es;

FAM	BLUP	±	EV
1013	-0.17684	±	0.1997
1016	-0.02815	±	0.21384
1018	0.13945	±	21361
1019	0.11827	±	0.21102
1020	0.23063	±	0.21806
1316	-0.17733	±	0.21397
1319	-0.28543	±	0.2183
1320	0.12988	±	0.21921
1617	0.23503	±	0.21677
1618	-0.04663	±	0.21655
1619	0.00997	±	0.19733
1620	-0.04524	±	0.21661
1718	-0.01385	±	0.21792
1819	0.08095	±	0.21782
1920	-0.0814	±	0.21678
204	0.09036	±	0.21567
206	-0.08404	±	0.22051
207	-0.02276	±	0.21885
210	0.13904	±	0.20499
217	-0.02317	±	0.22037
219	0.14493	±	0.21534
220	-0.19165	±	0.22059
310	-0.30259	±	0.21547
316	-0.10067	±	0.20328
317	-0.02098	±	0.21841
319	0.03192	±	0.21831
407	0.05723	±	0.21353
410	-0.08971	±	0.21561
413	0.03356	±	0.21329
416	0.18177	±	0.21279
419	-0.1402	±	0.21717
607	-0.04874	±	0.21821
610	0.13984	±	0.20123
619	0.19844	±	0.21497
621	0.01056	±	0.22581
710	0.1624	±	0.21425

713	0.06417	±	0.22024
716	0.08211	±	0.21425
717	-0.05301	±	0.21575
718	-0.09867	±	0.2171
719	-0.06604	±	0.19678
913	0.02895	±	0.22418
916	0.02096	±	0.22221

Estas estimaciones son desviaciones de las familias de hermanos completos respecto de la media de los valores genéticos de los progenitores. Por ejemplo, los efectos ACE de la cruce entre el padre 4 y el 16 (FAM416) tiene un valor de 0.19 metros por encima del promedio de los progenitores. ($0.5\text{EVBV}_4 + 0.5\text{EVBV}_{16} = 0.02$ metros). Los hermanos completos de esta cruce tienen de esta manera un valor genético esperado de $0.02 + 0.19 = 0.21$ metros.

Distribución de las estimaciones de valores genéticos.

Como se mencionó anteriormente, los valores genéticos estimados de los progenitores y de las progenies pueden ser ahora comparados directamente. Cuando los valores genéticos son jerarquizados, un progenitor de la población base (el árbol 6) está entre los mejores árboles, y los otros 29 corresponden a árboles de la progenie de la primera generación. Los mejores tienen un promedio de valor genético de alrededor de 0.5 metros, lo cual corresponde a una ganancia esperada de 0.5/5.9, o 8% en altura a la edad de tres años. La ganancia en volumen de la selección en base a los valores genéticos puede ser calculada como;

$$VG_{vol} = \frac{\text{cov}(VOL, HT)}{s_{a(Ht)}^2} \quad VG_{HT} = r_a \frac{s_{a(vol)}}{s_{a(Ht)}^2} \cdot VG_{HT}$$

Si la correlación entre la altura (en metros) y el volumen (en m³/ha) es 0.7, y la desviación estándar aditiva de la altura y el volumen son respectivamente $\sqrt{0.33}$ y $\sqrt{36}$ entonces;

$$VG_{vol} = \frac{(0.7 * 6)}{0.57} * VG_{Ht}$$

Para los árboles en la cima de la jerarquizaron (con estimaciones de valor genético = 0.5) esto corresponde a una ganancia de 3.7 m³/ha. La tabla a continuación entrega los valores genéticos estimados para los mejores 19 árboles, incluyendo progenitores y progenie.

Árbol	VG	EV
317001	0.5731	0.214
6	0.557	0.190
318028	0.5302	0.214
311003	0.5154	0.214
302004	0.5074	0.213

En nuestro ejemplo, solo 14 progenitores se espera que formen parte del muestreo aleatorio de la población base. La progenie resultante de ellos no es al azar. Por ejemplo, algunos progenitores son

usados mas que otros (de esta forma estos contribuyen mas a la siguiente generación) en el esquema de cruzamiento, y sus estimaciones de valor genético no tienen promedio cero.

Exactitud de las estimaciones de valores genéticos

La predicción de la varianza del error esta siempre presente. Esta puede usarse para estimar la exactitud o correlación entre la estimación del valor genético y el verdadero valor genético como;

$$r_{a\hat{a}} = \sqrt{1 - \frac{EV}{s_a^2}}$$

Por ejemplo, en el caso del mejor árbol en el ensayo, (árbol 317001) la exactitud es;

$$r_{aa} = \text{sqrt}(1 - .215/0.33) = 0.64$$

El segundo mejor árbol (árbol 6) perteneciente a la población base y con una exactitud de;

$$r_{aa} = \text{sqrt}(1 - .190/0.33) = 1,56$$

PROBLEMAS ESPECÍFICOS

Familias de polinización abierta.

En el ejemplo previo, de toda la progenie probada se conoce el padre y la madre. Sin embargo en el caso de las familias de polinización abierta uno de los progenitores no se conoce. Para mantener insesgado el estimador a (sombrero) se requiere que "e" represente sólo el muestreo mendeliano y esto es sólo si ambos progenitores se identifican y contabilizan para la matriz de parentesco (excepto para una población base no enparentada). En el caso de familias de polinización abierta, "e" contiene un componente genético que se agrega al muestreo mendeliano.

Cuando se establece la matriz de parentesco aditiva, los individuos de la misma familia de polinización abierta se asumen que comparten 1/4 de su efecto genético aditivo (ellos se consideran medio hermanos, con un valor genético promedio de los machos de cero, y la muestra proviene de la misma población y no se encuentra emparentada).

En muchas especies, las familias de polinización abierta rompen este supuesto; los hermanos pueden tener ambos padres en común (hermanos completos), el progenitor masculino puede provenir de una población considerablemente diferente y los dos progenitores pueden estar relacionados (incluido el caso extremo de la autopolinización, donde $F = 1/2$). La violación de este supuesto en las familias de medios hermanos, provoca un considerable sesgo en la estimación de la heredabilidad, pero no está claro cual es el impacto en la exactitud de la estimación de los valores genéticos, aunque en algunos casos hay tendencia al sesgo.

Híbridos, razas y procedencias.

Frecuentemente, las evaluaciones genéticas incluyen material originario de otras poblaciones, procedencias o razas. Estas poblaciones comparten la misma variabilidad genética, pero sus desempeños promedio difieren considerablemente.

El modelo que se describió previamente no es el mas apropiado para analizar situaciones entre especies o razas, esto porque no contabiliza los efectos de hibridación, incluidos efectos de

especies, de raza y heterosis. De esta forma que hay diferencias en los promedios genéticos entre las poblaciones puras, lo se considera de naturaleza aditiva. La heterosis (o vigor híbrido) se refiere a una repartición en el cruzamiento híbrido desde la media de ambas especies puras o las razas. Si el efecto raza se denota como g_A y g_B para las razas A y B, los efectos de raza en la generación F1 son;

$$\frac{1}{2}g_A + \frac{1}{2}g_B$$

Cada efecto de raza es ponderado por 1/2, porque la mitad de los genes en F1 provienen de cada raza. Si los arboles de la F1 son retrocruzados con la raza A, los efectos de raza en la progenie resultante son $3/4g_A + 1/4g_B$, desde ahora en la media de los casos, 3/4 de los genes provienen de la raza A, y 1/4 de la raza B. Sin embargo, para contabilizar los efectos no aditivos, las razas difieren en efectos maternos y la heterosis maternos o paternos.

La manera más simple, para extender el análisis BLUP a las situaciones de poblaciones híbridas, es incluir los efectos del cruzamiento y de heterosis en el modelo. La combinación tiene dos etapas;

(1) un análisis BLUP dentro del cruzamiento usando el modelo:

$$y = Wm + Xb + Zm + e$$

donde y es un vector de observaciones de $n \times 1$, m es un vector de medias de efectos fijos de los cruces de $t \times 1$, b es un vector de $f \times 1$ que contiene los otros efectos fijos, μ es el vector de los valores genéticos de dimensión $tn \times 1$, y W, X y Z son matrices de diseño. Este modelo dará las estimaciones del efecto medio del tipo de cruza y el valor de mejora de cada tipo de cruza, pero no separa los efectos entre los efectos genéticos y de heterosis.

(2) para estimar estos efectos puede ser usado un modelo lineal con los parámetros del cruzamiento;

$$\hat{m} = Kp + e$$

donde m es el vector de las estimaciones de las medias de grupo de los híbridos (del análisis 1), p es un vector de parámetros de hibridación (efectos genéticos aditivos, heterosis, heterosis maternal, etc.) y K es la matriz que relaciona los parámetros de los híbridos con el grupo de medias. Los componentes de la evaluación genética híbrida (después de Swan, 1992, In: Animal Breeding the Model Approach, PGFVS, Univ. New England, Australia) puede ser ilustrada como:

Un aspecto importante no considerado en lo ya descrito tiene relación con la presencia de interacciones importantes entre la estimación del valor genético y la raza de los progenitores. En otras palabras las estimaciones del valor genético de los arboles cambiaran dependiendo si están basada en datos genéticamente puros o de híbridos. Si este es el caso, el modelo biológico mas apropiado es considerar cada tipo de cruzamiento puro e híbrido como tratamientos separados, con la correlación entre cruza puras e híbridas menores a uno.

Grupos Genéticos

Si se asume un grupo simple de parámetros, la formación de grupos genéticos seguramente permite mejorar las comparaciones entre árboles en las razas. Esto será particularmente útil si los progenitores proviene claramente de poblaciones genéticamente distintas y se tienen conexiones débiles entre los diferentes grupos.

Los efectos de grupo pueden ser vistos como una cuantificación de los méritos genéticos o una selección no cuantificada de información de parientes. El modelo general con agrupación (que cuantifica a antecesores no identificados que no han sido muestreados de la misma población) es:

$$y_{ij} = m + h_i + a_i + \sum_{k=1}^n q_{jk} g_k + p_j + e_{ij}$$

Donde g es el grupo y q_k es la contribución porcentual del grupo a la jk -ésima observación. La notación matricial de este modelo es:

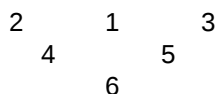
$$y = Xb + ZQg + Za + e$$

Donde $Q = TQ^*$

Donde T dado que $A = TWT'$ y Q^* asignan antecesores no identificados a los grupos. En este caso el valor genético del árbol es:

$$\hat{a}^* = Q\hat{g} + \hat{a}$$

Por ejemplo, considere el siguiente pedigrí;



Donde los progenitores 1 y 2 pertenece a una procedencia y el progenitor 3 a otra procedencia. El concepto es definir los grupos en base a su procedencia. Los progenitores de los árboles 1, 2 y 3 no están identificados. Si se asigna un progenitor "fantasma" a cada árbol base, el resultado es el siguiente archivo de pedigrí:

Árbol	Madre	Padre
1	P1	P2
2	P3	P4
3	P5	P6
4	1	2
5	1	3
6	5	4

Si los progenitores fantasmas de los árboles 1 y 2 pertenecen a una procedencia (denotada como G1), y el progenitor fantasma del árbol 3 pertenece a una procedencia distinta (G2), un segundo listado de pedigrí es:

Árbol	Grupo/ Madre	Progenitor Padre
1	G1	G1
2	G1	G1
3	G2	G2
4	1	2
5	1	3
6	5	4

Para este pedigrí se define $Q = TQ^*$ como

P1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
P2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
P3	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
P4	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
P5	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
P6	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
1	0,5	0,5	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0
2	0	0	0,5	0,5	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0
3	0	0	0	0	0,5	0,5	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
4	0,25	0,25	0,25	0,25	0	0	0,5	0,5	0	1	0	0	0	0	1	0
5	0,25	0,25	0	0	0,25	0,25	0,5	0	0,5	0	1	0	0	0	0,5	0,5
6	0,25	0,25	0,125	0,125	0,125	0,125	0,5	0,25	0,25	0,5	0,5	0	0	0	0,75	0,25

Lo que se puede reemplazar en EMM:

$$\begin{bmatrix} X'X & X'Z & X'ZQ \\ Z'X & Z'Z + G^{-1} & Z'ZQ \\ Q'Z'X & Q'Z'Z & Q'Z'ZQ \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \tilde{b} \\ \hat{a} \\ \hat{g} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'y \\ Z'y \\ Q'Z'y \end{bmatrix}$$

desde donde se obtiene: $\hat{a}^* = \hat{a} + Q\hat{g}$

Clones

Con la llegada de la propagación vegetativa, genotipos idénticos pueden presentarse en varias ocasiones, paralelamente en diferentes ensayos. A pesar de genotipos idénticos, el registro fenotípico puede ser por lo demás diferente. Una forma simple de incorporar esto es considerar los registros de diferentes rametos del clon como mediciones repetidas. Esto puede ser cuantificado para

la matriz Z en el MME. Las soluciones para cada clon estarán referidas a sus méritos genético aditivos, no al mérito genético total (aditivos + no aditivos). Paralelamente, si los efectos no aditivos son pequeños, el uso de varios clones de un genotipo mejora considerablemente la estimación del valor genético, particularmente si la heredabilidad del rasgo es baja. El efecto puede ser visto como un incremento en la exactitud debido a la repetición de las mediciones.

Considere el siguiente pedigrí, donde el árbol tres, es una progenie proveniente entre los árboles 1 y 2, y fue clonada dos veces (las mediciones se muestran entre paréntesis):

```

      1      2(11)
      |
      3(10)(9)
  
```

La correspondiente NMP (A) es:

```

      1      0      1 / 2
      0      1      1 / 2
      1 / 2  1 / 2      1
  
```

Y la inversa es:

```

      11 / 2  1 / 2  -1
      1 / 2  11 / 2  -1
      -1     -1     2
  
```

Las ecuaciones de modelos mixtos, asumiendo $\lambda = 1$ es:

$$\begin{array}{rcccccc}
 m & & 3 & 0 & 1 & -2 & 30 & & 10.1 \\
 \hat{a}_1 & = & 0 & 11/2 & 1/2 & -1 & 0 & = & -0.3 \\
 \hat{a}_2 & & 1 & 1/2 & 21/2 & -1 & 11 & & 0.3 \\
 \hat{a}_3 & & 2 & -1 & -1 & 4 & 19 & & -0.3
 \end{array}$$

Como el modelo tiene registros repetidos de árboles, la EMM puede ser expandido para incluir efectos ambientales permanentes o efectos de propagación además de otras contribuciones a la covarianza entre registro de un mismo clon. La integración entre material clonal y de semilla puede ser fácilmente realizada.

Efectos de Dominancia.

La extensión del modelo genético aditivo a un modelo general que involucre efectos aleatorios no genéticos es teóricamente prematuro. Por ejemplo, los efectos de Dominancia pueden ser agregados al modelo como:

$$y = Xb + Za + Zd + e$$

Donde $d = (0, \sigma_d^2)$ es el vector del efecto de dominancia genética de los arboles. La MME correspondiente:

$$\begin{bmatrix} X'X & X'Z & X'Z \\ Z'X & Z'Z + A^{-1}I & Z'Z \\ Z'X & Z'Z & Z'Z + D^{-1}t \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \hat{b} \\ \hat{a} \\ \hat{g} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'y \\ Z'y \\ Z'y \end{bmatrix}$$

Donde $\tau = \sigma_e^2 / \sigma_d^2$. El mérito genético total de un árbol será $\hat{g} = \hat{a} + \hat{d}$. Desafortunadamente, es diferente a la matriz A, la estructura y propiedades de D no son conocidas para las poblaciones bajo selección o donde la endogamia esta presente. Sin embargo, como una aproximación, uno puede ignorar algunas de estas complicaciones y calcular D^{-1} como uno para poblaciones no seleccionadas o no mejoradas. El modelo se puede mejorar si se implementa una regresión entre el valor fenotípico y el coeficiente de mejoramiento correspondiente. Este será cuantificado por el efecto promedio de la endogamia sobre la media. El modelo será:

$$y_i = m + h_j + a_i + d_i + bF_i + e_{ij}$$

Donde b es la pendiente de la depresión endogámica como una función de F. Se han desarrollado algoritmos para invertir D (bajo condiciones simples). Como ejemplo considere el siguiente pedigrí:

$$\begin{array}{cc} 1 & 2 (10) \\ & 3 (9) \quad 4 (8) \end{array}$$

y se asuma que λ y τ es 2. La matriz de parentesco aditiva es:

$$A = \begin{bmatrix} 1 & 0 & 0,5 & 0,5 \\ 0 & 1 & 0,5 & 0,5 \\ 0,5 & 0,5 & 1 & 0,5 \\ 0,5 & 0,5 & 0,5 & 1 \end{bmatrix} \text{ y } A^{-1}\lambda = \begin{bmatrix} 4 & 2 & -2 & -2 \\ 2 & 4 & -2 & -2 \\ -2 & -2 & 4 & 0 \\ -2 & -2 & 0 & 4 \end{bmatrix}$$

Similarmente la matriz de parentesco de dominancia es:

$$D = \begin{bmatrix} 1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0,25 \\ 0 & 0 & 0,25 & 1 \end{bmatrix} \text{ y } D^{-1}\tau = \begin{bmatrix} 2 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 2,13 & -0,53 \\ 0 & 0 & -0,53 & 2,13 \end{bmatrix}$$

Asumiendo que la media es el único efecto fijo:

m	3	0	1	1	1	0	1	1	1	27	9,023
$\hat{a}_1$	0	4	2	-2	-2	0	0	0	0	0	-1,4
$\hat{a}_2$	1	2	5	-2	-2	0	1	0	0	10	0,14
$\hat{a}_3$	1	-2	-2	5	0	0	0	1	0	9	0,007
$\hat{a}_4$	1	-2	-2	0	5	0	0	0	1	8	-0,147
$\hat{d}_1$	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0
$\hat{d}_2$	1	0	1	0	0	0	3	0	0	10	0,279
$\hat{d}_3$	1	0	0	1	0	0	0	3,13	-0,53	9	-0,059
$\hat{d}_4$	1	0	0	0	1	0	0	-0,53	3,13	8	-0,29

Resolviendo el conjunto de ecuaciones se establecerá una solución a cada estimación del valor genético y de la desviación de dominancia. El mérito genético total, por ejemplo para el árbol 3, será $\hat{a}_3 + \hat{d}_3 = 0,007 - 0,059 = -0,052$. Esta estimación será la mejor indicación del valor genético total de cada árbol, y resulta importante en el caso de sistemas implementados clonalmente.

Varianzas Heterogéneas

Como se menciono antes, por las propiedades que **BLUP** posee, la exactitud de las varianzas y covarianzas de todas las observaciones pueden ser conocidas y usadas en las evaluaciones. Sin embargo, por razones computacionales, o por falta de exactitud en los parámetros estimados, los modelos son usualmente ajustados usando los menos parámetros posibles. Un supuesto que se asume frecuentemente en estas simplificaciones es que la varianza es homogénea entre los distintos niveles de efectos fijos y aleatorios. En un ensayo con condiciones razonablemente homogéneas, esto usualmente no es difícil de asumir, pero cuando varios ensayos son combinados, con arboles que tiene distintas edades o tasas de crecimiento, las varianzas son probablemente diferentes.

Si la heterogeneidad de las varianzas no se considera, se esta ajustando un modelo incorrectos a los datos. Sin embargo, si esto no esta claro la pérdida de exactitud puede ser importante. Los problemas potenciales con varianzas heterogéneas dependen de los supuestos asumidos:

- Va homogénea pero Ve no lo es.
- Va y Ve heterogéneas
- Interacción genotipo ambiente

Para propósitos más prácticos, la varianza genotípica en cada ensayo, o paralelamente en cada bloque, puede ser estimado primero y ajustada por un factor. Un método simple es:

$$y_{ij}^c = y_{ij} \frac{s_p}{s_i}$$

Donde σ_p es la desviación estándar fenotípica de la población (primera estimación), σ_i es la desviación estándar del i-ésimo sitios o bloque, y $\hat{y}_{ij}$ es el ajuste para el j-ésimo registro. Si la exactitud de la estimación de la desviación estándar en cada bloque o sitio es diferente, se propone que para los parámetros individuales de la prueba se realice una regresión sobre el total como la

primera estimación, donde el coeficiente de regresión dependerá de las varianzas muestreada para cada prueba individual, y de la varianza de los parámetros a través de los sitios. Esta regresión puede ser escrita como:

$$\hat{q}_i^* = \hat{q}_0 + b_i (\hat{q}_i + \hat{q}_0)$$

donde $\hat{q}_i$ es el parámetro estimado (en este caso la desviación estándar) y $\hat{q}_i^*$ es la regresión estimada para el ensayo i , y $\hat{q}_0$ es el promedio (primera estimación). El coeficiente de regresión es $\beta = 1/(1+\gamma)$ con γ_1 entre la proporción de la varianza muestreada (en el ensayo) y la varianza del parámetro (entre ensayos). En la practica esta regresión hará las desviación estándar estimada en un ensayo tan cercana a la estimación a priori (sobre el total) cuando esta es basada sobre uno pocos árboles.

Como interpretar la interacción genotipo - ambiente?

Cuando los ambientes difieren considerablemente no es valido el supuesto de varianza común (después de haberla ajustado). En este caso un análisis multivariado debe ser usado. El ambiente 1 y 2 se deben considerar como dos rasgos diferentes.

La presencia de la interacción genotipo - ambiente puede ser medida por la magnitud de la correlación entre dos sitios. Roberson (1959) sugiere que la interacción genotipo - ambiente es biológica y agrícolamente importante si la correlación genética es menor a 0,8. Si diferentes sitios o regiones muestran baja correlación entre sitios, el rendimiento en cada región puede verse como un rasgo y puede ser usado un análisis multivariado BLUP. Cada árbol tendrá una estimación del valor genético para cada sitio.

¿Como se puede interpretar la correlación edad - edad?

Una situación común en mejoramiento genético es aquella en que individuos de diferentes edades son evaluado simultáneamente. En la mayoría de los casos los tamaños de los arboles difieren considerablemente, y una aproximación es considerar el desempeño a diferentes edades como diferentes rasgos. Esto parece justificable si las heredabilidades difieren considerablemente y las correlaciones genéticas edad - edad son menores que 1. En especies de rotaciones cortas, sin embargo, las correlaciones entre edades juveniles (primer y segundo año) y rendimientos posteriores (8 a 10 años), son cercanas a 1, sugiriendo que el rendimiento a diferentes edades puede ser visto como una expresión del mismo rasgo. Esto resulta en una notable simplificación del problema desde un análisis multivariado (que a veces relacionan mas de dos edades) a un análisis univariado.

Sin embargo, si paralelamente consideramos el rendimiento a diferentes edades como el mismo rasgo, el patrón anual de crecimiento en los arboles entrega información más real en los individuos más viejos que los más jóvenes. Para juntar análisis de ensayos con diferentes edades (además de diferentes tamaños) pero asumiendo que se evalúa el mismo rasgo, el primer paso es expandir o ajustar los registros iniciales de forma tal que las varianzas genéticas de las mediciones tempranas y tardías se tornen homogéneas. Esto puede hacerse multiplicando el registro mas joven por la proporción de las desviaciones estándar genética:

$$\frac{\sqrt{V_{A(m)}}}{\sqrt{V_{A(j)}}}$$

donde $V_A(m)$ y $V_A(j)$ son las varianzas genéticas a la edad madura y juvenil. Una expresión mas simple puede usar un factor de expansión teórico:

$$x = \frac{V_m}{V_j} = \frac{1}{\text{corr}(m, j)^2}$$

donde V_m es la varianza fenotípica de las mediciones maduras (más vieja en edad), V_j es la varianza de las mediciones parciales (juveniles), y $\text{corr}(m, j)$ es la correlación fenotípica entre los registros juveniles y maduro. Una consecuencia esperable de este ajuste es que los registros proyectados tendrán varianzas menores que los registros completos (debido a que las predicciones tienen menos varianza que las variables que ellos predicen). Una forma simple de corregir esto es expandiendo las varianzas de j hasta que las varianzas genéticas de ambos j y m se igualen. Las varianzas de estos registros expandidos (q) serán:

$$V_q = V_m + V_{(q-m)}$$

En orden a tener una varianza genética constante, la varianza ambiental de los registros expandidos será (van Raden 1991, J. Dairy Sci., 74:4344-4349):

$$\text{var}(e_q) = x^2(\text{var}(p)) - r(\text{var}(m))$$

donde r es la repetibilidad de incrementos anuales. Si se define una longitud ponderada (w_{len}) como el error de la varianza de m (de los registros completos) dividido por el error de la varianza de q (de los registros expandidos) entonces:

$$w_{len} = \frac{x^2(\text{var}(p)) - r(\text{var}(m))}{(1-r)V_m}$$

Teóricamente, x es siempre mas grande que 1 (ensayos jóvenes usualmente tienen menores varianzas), entonces w_{len} debe ser menor que 1. Se puede ahora incorporar este ponderador en las ecuaciones de modelos mixtos asumiendo $R = w_{len} I \sigma_e^2$, entonces R será la diagonal de la matriz con términos igual a $w_{len} \sigma_e^2$. Como los registros expandidos (más jóvenes) pueden tener mayor varianza del error que los registros completos (más viejos), en la evaluación BLUP son ponderados con menor peso.

Raleos selectivos

Teniendo información disponible de todos los arboles previo al raleo, el análisis BLUP cuantificará los árboles que serán eliminados por selección. Pueden ser seguidos dos procedimientos simples para ajustar el raleo en un ensayo de progenie: (1) Si los rasgos antes y después del raleo son considerados iguales (por ejemplo diámetro a los 3 años en todos los arboles y los 5 años en los arboles remanentes), los registros medidos previos al raleo deben ser expandidos, así las varianzas entre los seleccionados y no seleccionados serán homogéneos, y todos los arboles se incorporaran en un análisis simple. Las varianzas residuales de los registros expandidos pueden ser ajustadas adecuadamente, de acuerdo a los apartados anteriores (¿Como se puede interpretar la correlación edad-edad?). Si el rasgo previo al raleo es genéticamente diferente del rasgo medido después del raleo (por ejemplo, altura a edad temprana, y DAP a mayor edad), un análisis bivariado debe ser usado, con el rasgo juvenil medido en todos los arboles y el rasgo en la madures medido en los

árboles no seleccionados. Los parentescos genéticos entre los seleccionados y los no seleccionados puede ser usado para cuantificar el raleo selectivo.

INTEGRACIÓN DE TODA LA INFORMACIÓN

Es posible ahora expandir el análisis **BLUP** a toda la información generada en el programa de mejoramiento. Entregando la información de las varianzas y covarianzas entre rasgos, el modelo puede ser específico en incluir varios rasgos, las mediciones repetidas o perdidas pueden ser acomodadas, y la dominancia aditiva y la depresión endogámica son predecibles.

Las dos fuentes de información más importantes usadas en un programa son (1) las mediciones tomadas de los diferentes rasgos, y las asignaciones a ambientes específicos y clases de edades, y (2) la relevancia económica de esos rasgos en el objetivo del mejoramiento.

Análisis Multivariado

Los modelos para árboles individuales definidos previamente pueden ser fácilmente ampliados (a un mayor costo computacional) para incluir varios rasgos. Como se mencionó previamente, los análisis multicaracteres pueden ser extendidos para incluir la interacción genotipo - ambiente o correlaciones inferiores edad - edad. El modelo aún es:

$$y = Xb + Za + e$$

pero "y" ahora contiene observaciones de m rasgos por árbol, y el vector "a" consiste de valores de mejora para m rasgos por árbol. En este caso el modelo es:

$$\text{Var}(a) = G = A \otimes G_0$$

y

$$G^{-1} = A^{-1} \otimes G_0^{-1}$$

donde A es la NMP como antes y G_0 es la matriz de varianzas y covarianzas genéticas entre los m rasgos. De este modo, $\text{var}(e)=R$ es un bloque diagonal que consiste en las varianzas residuales y covarianzas entre los rasgos de cada árbol.

Incorporación de la Información Económica

El uso de ponderadores económicos en la selección es bien conocido en el contexto de Índice de Selección. El principio es ponderar diferencialmente los rasgos de acuerdo a la valoración en el impacto económico global. Una forma familiar de esta expresión es:

$$Pb = Gv$$

donde v es un vector de ponderadores económicos para los rasgos objetivos del mejoramiento, b es el vector de coeficientes del índice, P es la matriz de varianzas - covarianzas fenotípicas entre los rasgos en el índice, y G es la matriz de covarianzas genéticas entre los rasgos en el índice y los rasgos en el objetivo de mejoramiento. Cuando construimos los coeficientes de los índices, el vector v ponderará mayormente aquellos rasgos que están mayormente relacionados con el objetivo de mejoramiento.

Una expresión muy similar puede ser derivada de las soluciones BLUP. Luego g será el vector de las estimaciones del valor genético para los diferentes rasgos en el objetivo de mejoramiento. Entonces, el objetivo de mejoramiento, puede ser llevado a una función lineal con todos los rasgos relevantes como $v'g$, o $v_1g_1 + v_2g_2 + \dots + v_kg_k$. Para el árbol i , el $v' \hat{g}_i$ es la valoración económica total. Una formulación más completa puede ser hecha al expandir la EMM, para incluir los rasgos actualmente medidos y aquellos que son importante pero que no tiene mediciones:

$$\begin{bmatrix} X'X & XZ & 0 \\ Z'X & Z'Z + A^{-1} \otimes G^{11} & A^{-1} \otimes G^{12} \\ 0 & A^{-1} \otimes G^{21} & A^{-1} \otimes G^{22} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \tilde{b} \\ \hat{a} \\ \hat{g} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'y \\ Z'y \\ 0 \end{bmatrix}$$

donde g es el vector de las predicciones de los valores genéticos, para todos los arboles, para los rasgos en el objetivo de mejoramiento. Ahora:

$$\text{var} \begin{bmatrix} a \\ g \end{bmatrix} = A \otimes \begin{bmatrix} G^{11} & G^{12} \\ G^{21} & G^{22} \end{bmatrix} = G$$

y

$$G^{-1} = A^{-1} \otimes \begin{bmatrix} G^{11} & G^{12} \\ G^{21} & G^{22} \end{bmatrix}$$

donde G_{22} es la varianza-covarianza genética entre los rasgos en el objetivo, y G_{12} es la matriz de covarianza genética entre los criterios de selección (rasgos para los cuales se tomaron mediciones) y los rasgos en el objetivo de mejoramiento. Si el vector de ponderadores económicos es definido de manera tal que los cambios en los rasgos unitarios están relacionados con cambios en las unidades económicas (\$/unidad rasgo), luego el mérito genético agregado (denotado como EVG\$) es;

$$H_i = v' G_{21}^{-1} G_{11}^{-1} a$$

El mérito genético agregado reflejara la real valoración económica para un sistema de producción particular, implementado para cada individuo. Esto puede llegar a ser un criterio para jerarquizar arboles en selecciones posteriores.

REFERENCIAS

Gianola, D. y Hammond, K. (Eds). 1990. Advances in Statistical Methods for Genetic Improvement of Livestock. Advances Series in Agricultural Science N° 18. Springer - Verlag. 534 p.

Hammond, K., Graser, H.-U. y McDonald, C. (Eds). 1992. Animal Breeding. The modern Approach. Post Graduate Foundation in Veterinary Science, University of Sydney. 257 p.

Henderson, C. 1976. A simple method for computing the inverse of the numerator relationships matrix used in the prediction of breeding values. Biometrics 32:69-83.

Henderson, C. 1975. Best linear unbiased estimation and prediction under a selection model. Biometrics 31: 423-447.

- Henderson, C. 1984. Applications of Linear Models in Animal Breeding. University of Guelph, Canada.
- Henderson, C. 1988. Use of average numerator relationships matrix for multiple-sire joining. J. Animal. Sci. 66:1614-1621.
- Komender, P, y Hoeschele, I. 1989. Use of mixed model methodology to improve estimation of crossbreeding parameters. Livest. Prod. Sci., 21: 101-113.
- Robinson, G. 1991. That BLUP is a good thing: the estimation of random effect. Statistical Science 6:15-51.
- Schneeberger, M., Barwick, S. Crow, G. y Hammond, K., 1992. Economics indices using breeding values predicted by BLUP. J. Anim. Breed. Genet. 109:180-187.
- Swan, A. y Kinghorn, B. 1992. Evaluation and exploitation of crossbreeding in dairy cattle. J. Dairy Sci. 75:624-639.
- Ugarte, E., Alenda, R. y Carabaño, M. 1992. Fixed or random contemporary groups in genetics evaluations. J. Dairy Sci. 75:269-278.
- van Raden, P. Wiggans, G. y Ernst, C. 1991. Expansion of projected lactation yield to stabilise genetic variance. J. Dairy. Sci., 74:4344-4349.
- Westell, R. Quaas, R. y van Vleck, L. 1988. Genetic groups in an animal model. J. Dairy Sci. 71:1340-1318.
- White, T. y Hodge, G. 1989. Predicting Breeding Values with Applications in Forest Tree Improvement. Kluwer Academics Publishers. Dordrecht. 367 p.

DEFINING BREEDING OBJECTIVES

Nuno MG. Borralho¹

INTRODUCTION

Most tree breeding programs are attempting to improve growth and wood traits that influence the quality of the wood produced. Although the importance of several variables such as volume, survival, wood density or fiber length have long been recognized, little is known about the relative importance of various growth and wood traits as selection criteria and its impact on overall profitability.

A breeding objective can be defined as the combination of traits that the breeder wishes to improve. If the breeding program is linked with a commercial forest and industry operation, the goal for individual tree selection should be to maximize the economic benefits of the production enterprise. Consequently, the objective should include (i) operational costs, such as establishment, maintenance and transport, and (ii) income, such as that from the sawn timber or pulp sold produced. As such, the relative importance of each trait should depend on its relative contribution to attainment of the economic objective. Unfortunately, selection goals in many breeding programs have been established based on the ease of assessment.

The process of defining a breeding objective can be divided in four phases:

- Specifying the production system
- Identification of sources of income and costs
- Identification of biological traits influencing income and costs
- Calculation of the economic value or weight of each trait

Basic Concepts in Economics

Faced with the choice of which clone or family to deploy, a forester would normally select that which he or she expected to maximize the profitability of his or her enterprise (or more correctly, the wealth of its shareholders). The basis for that choice would be the construction of a spreadsheet where all the relevant costs of inputs and returns of outputs would be considered. Different clones could be expected to differ in both the inputs they require and the returns they generate. For each genotype (or group of genotypes), a profit equation could be constructed as:

$$\text{Max(Profit)} = \text{Max(Returns - Costs)}$$

The choice which gives the greatest profit would be preferred. In making such comparisons, it is important that other management issues such as difficulty or risks associated with the specific implementation or the amount of funds invested are appropriately taken into account.

The objective of any forest enterprise is the maximization of profit. However, growing trees is a long term venture, and prediction of production levels, profit margins and selling prices at least 20 years into the future is difficult. If the sector is one producing a commodity in a open and competitive market, economic theory (and good evidence from the past) dictates that a future high selling price should not be assumed: the advantage of breeding for a high margins between price and costs will be

¹ Ingeniero Forestal Ph.D. RAIZ, Herdade da Torre Bela, Ap. 15, 2065 Alcoentre, Portugal.
e-mail: raiz.cif@mail.telepac.pt

eroded. Big profits from high prices attracts new producers into the market, increasing supply and reducing both selling price and margin. As margins are eroded and selling price approaches production cost, the production functions for maximizing profit and minimizing cost converge. In the long term, reducing production costs will always increase profit, and for long term ventures such as forestry, minimizing costs seems a sensible objective

$$\text{Max (Profit)} = \text{Min (Costs)}$$

An alternative to the use of a profit equation is a measure of efficiency such as returns per unit cost, or its reciprocal, costs per unit of returns

$$Q = \text{Costs/Returns}$$

An interesting issue is that the two systems (profit function and efficiency) do not always agree. In fact, given the specific set of costs and prices, it may in some cases be more profitable to use clones which make a less efficient use of the resources available. Only if profit is set to zero (which means prices are the same as the costs) will the two things be equivalent.

TREE BREEDING FROM A PRODUCER AND A CONSUMER PERSPECTIVE

Company Level Economic Theory

For a small forestry company in a competitive market, the theory of the firm tell us that the input and output prices are independent of the level of genetic improvement. This is because even large companies are seldom large enough to influence the market price for an input or output. In this case, minimizing the costs is the best strategy.

However, if there is an anticipation that price might changes in the future (due to some policy changes or market trends), or that genetic improvement is likely to open an alternative market for the improved output, in which the price will be higher, then these relationships must be established in the profit function

Industry Level Theory

The spread of the improved trees through a production industry and to competing industries in different regions and countries is important because it can result in price changes in the input and output markets. The price and output changes provide a mean of quantifying the costs and benefits from genetic improvement across the industry, regions and consumers in an economic theory framework, based on their supply and demand relationships.

Industry Segmentation

Sometimes it is important to consider not only the benefits breeding brings to the forest sector but to improvements brought in by genetic improvement in subsequent production or marketing chains. An example is recycling paper. In some countries, consumers are prepared to put a premium on recycled paper, for ecological reasons. However, recycling is expensive and fibers have a limited ability to be recycled (typically 5 or 6 times in eucalypts). The ability to improve fiber characteristics to reduce the costs of recycling and increase the life expectation of fibers might make sense in an integrated economic analysis integrating the forest and paper sectors.

Time Horizon

The time horizon considered when modeling the impact of genetic changes has implications when specifying and solving the profit maximization problem. In the very long run, all inputs are assumed to be variable in the production process, and profits should be maximized in respect to a changing level of firm output. In the short run, however, several costs may be fixed, including capital costs associated with a mill.

STRATEGIES EVALUATION

Factors which determine gains

The response to selection for a given character depends on five factors:

- Variation in breeding values
- Generation interval
- Intensity of selection
- Effective population size
- Accuracy of selection

Economic evaluation of breeding programs

The long term profit from a breeding program will be a function of the discount rate and profit horizon, in addition to the returns and costs of the breeding program. Four options can be considered:

- One alternative is to assume that the discount rate and profit horizon are fixed, and to compute aggregate profit until the profit horizon is reached.
- Another option is to consider that gains in the distant future have negligible economic value, to estimate the cumulative costs and returns of one cycle of selection with a fixed discount rate, and the profit horizon set to infinity.
- A third option is to fix the profit horizon and estimate the discount rate necessary to achieve a net profit of zero.
- A last option is to fix the discount rate and compute the numbers of years required to achieve zero net profit

Response versus Risk in breeding schemes

Increased rates of genetic progress are often at the expense of increasing risks of attaining them. When comparing strategies which differ in both gains and risk of attaining them, some consideration should be given to both.

There is a strong relationship between inbreeding, variance of response and risk:

$$\text{Var (Gains)} = 2 \times \text{Rate of Inbreeding} \times \text{Genetic Variance}$$

Where **Genetic Variance** is the one attained after a few generations of breeding as a result of selection.

Trading Off response versus its Variance

1. Utility Theory

According to the Utility Theory, the expected value of a breeding scheme to be maximized (U) could be something like:

$$U = \text{Gains} - a \text{ var (Gains)}$$

Where a is a constant specifying the aversion to risk. The breeding scheme with the highest Utility would be preferred. Other strategies are:

2. Minimize inbreeding per unit of gains
3. Putting a cost on the coefficient of kinship
4. Putting restrictions on rates of inbreeding

DESIGNING A BREEDING STRATEGY

Nuno MG. Borralho¹

Key decision areas in tree breeding

Designing a breeding program should not differ from planning the replacement of machinery in a mill, or in implementing a new ISO procedure in the forest. It should contain the elements (pieces of evidence) needed for the management to see that it is a doable project and a worthwhile way of investing resources. It should also include the details, procedures and performance indicators to assist those which will implement and control it. The following areas are to be considered:

To breed or to buy?

This question is rarely made, but it should be an important issue when establishing a breeding plan. In many cases, companies would be better off by buying (or supporting through cooperative or an association of companies) than breeding themselves. Companies with little research tradition, difficulty in managing information or susceptible to cycles of cash flow problems should think twice. With breeding left to others, a company could focus on testing and matching the selected genotypes to their estate, improving the efficiency of seed orchard management or simply controlling the efficiency of their breeding counterparts.

What breeding population to choose?

This is usually an issue which is often imposed rather than consciously chosen by the breeder. In many organizations, the breeding population was established many years ago, unfortunately as a result of historical reasons, not exists research evidence of superiority. It is important that a informed decision about the suitability of the races used in the program is made in the breeding strategy.

What is the breeding objective?

See previous chapter.

Which recording system?

The plan should explain what traits should be measured, and at what age. A plan to guide where new trials should be established, how many and using which layout.

What to deploy, select and mate for the next generation of breeding?

Given the resources and the availability, the plan should detail the analysis for predicting the tree's genetic merit, what parents are to be crossed, and what should be done to ensure that this is done earlier rather than later. There are two areas which are central to a good breeding plan in this regard:

- Do a good job at collecting, processing and interpreting information needed to make decisions

¹ Ingeniero Forestal Ph.D. RAIZ, Herdade da Torre Bela, Ap. 15, 2065 Alcoentre, Portugal.
e-mail: raiz.cif@mail.telepac.pt

- Acting on these decisions to maximize the benefits from genetic changes, and ensure that we continually improve the efficiency and effectiveness of such breeding information systems.

How cost effective is the breeding program?

Two decision processes are involved here: the maintenance of cash flow which will enable all the breeding work to be done (for which review plans to make things more efficiently should be made), and ensuring that costs made now are indeed financially justifiable on the longer term (by establishing robust genetic gain trials and reliable cost benefit analysis).

How to merchandise the results?

For any breeding organization, cooperative or research department of a company, this is becoming one of the most challenging issues. The breeding strategy should try to make all parties involved agree on how should some of the benefits captured at the various stages of production be channeled back to the breeding organization.

CRITERIO DE DECISION PARA EL DESARROLLO DE UNA ESTRATEGIA DE MEJORAMIENTO GENETICO FORESTAL

Jorge Urrutia Reyes¹

LA DEMANDA POR UN FACTOR

Producto Físico Total

La curva de producto total muestra la relación entre variaciones en el producto con respecto a variaciones en la aplicación de un factor particular. Definiendo los siguientes parámetros:

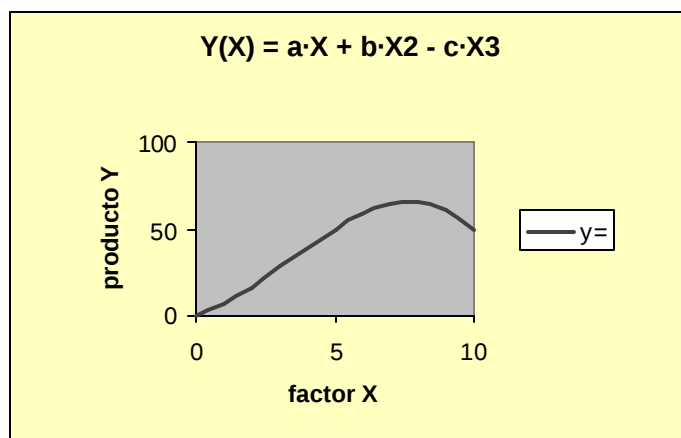
$$\begin{aligned} a &= 5 \\ b &= 2 \\ c &= 0,2 \end{aligned}$$

y definiendo un rango de valores para la variable factor, X:

$$X = 0 \dots 10$$

la curva de producto total puede ser expresada como:

$$Y_{(X)} = a \cdot X + b \cdot X^2 - c \cdot X^3$$

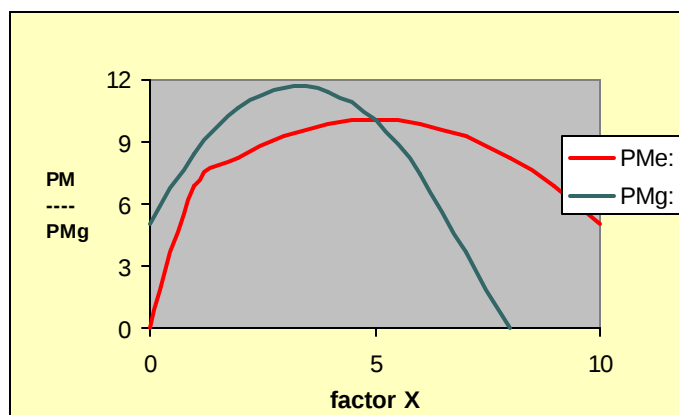


Dos variables muy estrechamente relacionadas son el Producto Marginal y el Producto Medio, ambas definidas respectivamente como:

$$PM(X) = \frac{Y(X)}{X}$$

¹ Profesor de Administración y Contabilidad Forestal. Instituto de Manejo Forestal Universidad Austral de Chile. Avda. Pedro Aguirre Cerda # 2.150. Valdivia, Chile
e-mail: jurrutia@valdivia.uca.uach.cl

y que al obtener sus gráficas se observan de la siguiente manera:



La curva del producto marginal es usada para describir la demanda para un factor en una empresa orientada a la ganancia. El valor del producto marginal se obtiene de la multiplicación del producto marginal por el precio de una unidad de producto; **P**.

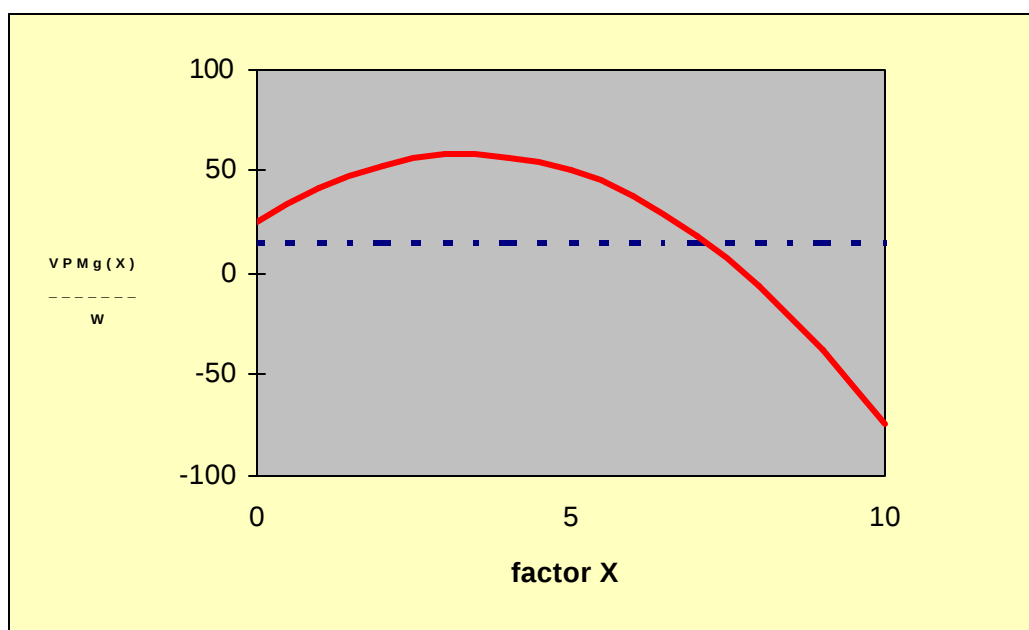
si:

$$P = 5$$

$$VPMg_{(x)} = P \cdot PMg$$

Si el precio del factor X es W, al obtener la gráfica de esta relación, se puede ver de la siguiente forma:

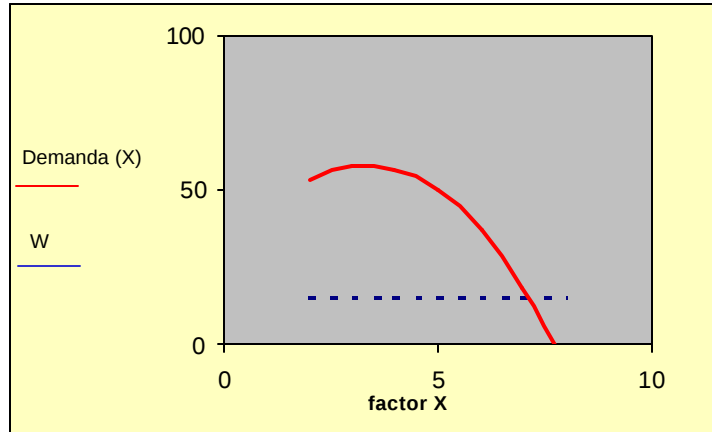
$$W = 15$$



La demanda por un factor X, es la parte de la curva del VPMg en la porción de pendiente negativa y sobre el eje horizontal. Definiendo esta relación como Demanda (X)

$$\text{Demanda}_{(X)} = \text{VMP}_{(X)}$$

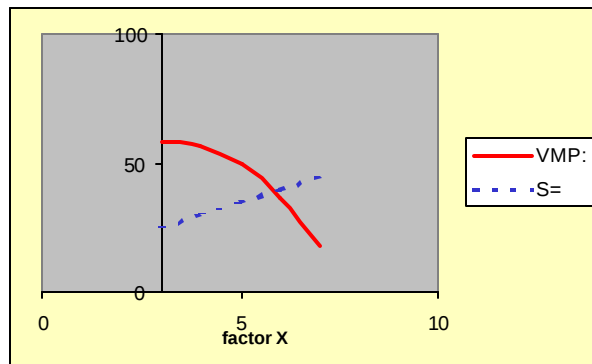
Así tenemos que:



EL VALOR DE UN ARBOL

Los economistas interpretan el valor del producto marginal atribuido a un factor (X) como el valor de la contribución de dicho factor al proceso de producción. En un mercado competitivo para factores, este valor está reflejado en el precio del factor. La demanda y oferta interactúan, y en equilibrio, el costo de oportunidad marginal de adicionar una unidad más del factor (X) iguala el valor del producto marginal de la última unidad del factor usado en la producción. Para un factor (X) hipotético, la situación es la siguiente:

$$\text{Oferta}_{(X)} = 10 + 5X$$



En el caso particular de la madera en pie esto algunas veces es algo diferente. La oferta no siempre se basa en el Costo Marginal y los precios no están determinados en un mercado competitivo. Lo anterior hace que la determinación del valor de un árbol en pie sea algo dificultoso. Sin embargo, este

valor juega un importante papel en el análisis económico para el establecimiento de un programa de mejoramiento genético.

Casos que dificultan la determinación del valor de la madera en pie son por ejemplo el grado de concentración de la propiedad forestal y su nivel de integración con la industria, en que cuando ambos son altos el mercado toma un comportamiento oligopólico. Otro caso se refiere a la participación del Estado en el mercado de la madera, el cual establece generalmente el precio a través de un mecanismo administrativo con un efecto regulador de precios.

Considerando lo mencionado anteriormente, es posible señalar que existen 3 medidas potenciales de medir el valor del factor. La primera se refiere al valor determinado para la madera en pie bajo un concepto netamente administrativo. El segundo es el valor para el comprador determinado por las curvas de Oferta y Demanda. El tercero es el nivel hipotético de la función de abastecimiento de madera por parte de la Industria. El precio de la madera en pie generalmente será el más bajo de estos tres valores, pero es difícil estimar el grado por el cual se subvolaran las otras medidas.

TASA DE DESCUENTO Y VALOR PRESENTE

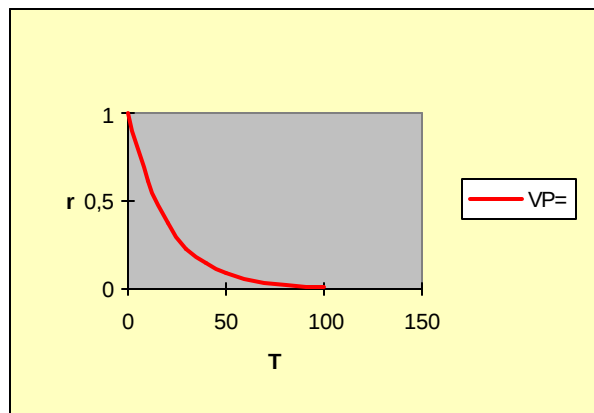
El tiempo es una dimensión crítica en el análisis económico del manejo de bosques en general y del mejoramiento genético en particular. La separación temporal de costos y entradas, hace difícil comparar valores. En este contexto, el cálculo del valor presente se usa para convertir valores de diferentes períodos de tiempo en unidades comparables. La tasa de preferencia de tiempo, o la tasa de descuento es usada para realizar esta conversión. La fórmula para calcular el valor presente de un pago de un \$ 1 en el año "T" es:

$$T = 0 \dots 100$$

$$r = 0,05$$

$$VP(T, r) = \left(\frac{1}{1+r} \right)^T \cdot 1,00$$

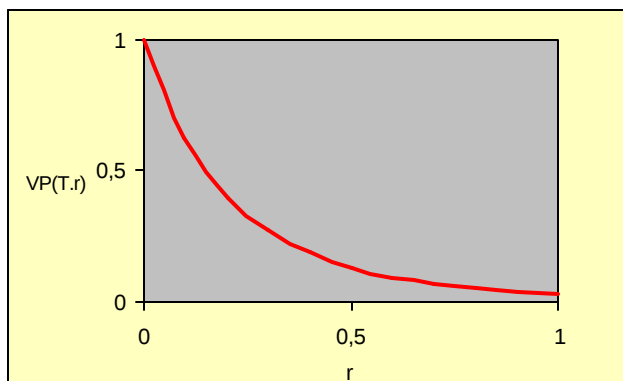
para una tasa de descuento del 5%, el valor presente decrece a través del tiempo hasta que se recibe el retorno.



También disminuye con el aumento de la tasa de descuento:

$$r = 0..0,1..1$$

$$T = 5$$



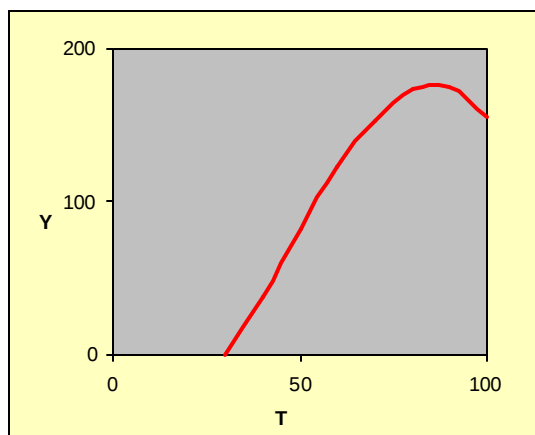
MODELOS PARA DETERMINAR LA EDAD DE CORTA

Existen básicamente dos variaciones para establecer las reglas de decisión en la edad de corta. Una regla busca maximizar el volumen medio anual de madera obtenido del rodal sobre el período de rotación. La otra regla está basada en diferentes caracterizaciones del valor neto presente de los costos e ingresos generados por el rodal. Ambos modelos emplean una representación de la relación entre la edad del rodal y el volumen de fibra disponible a esa edad. Para ilustrar dicha relación, hagamos una representación en forma de una función de crecimiento algebraica, T

$$Y(T) = (40 \cdot T + 3 \cdot T^2 - 0,025 \cdot T^3 - 3.500) \cdot 0,028317$$

La relación dada describe el volumen cosechable, en metros cúbicos por hectárea, en función de la edad, medido en años desde el establecimiento del rodal.

Así, la producción puede verse en la siguiente gráfica:

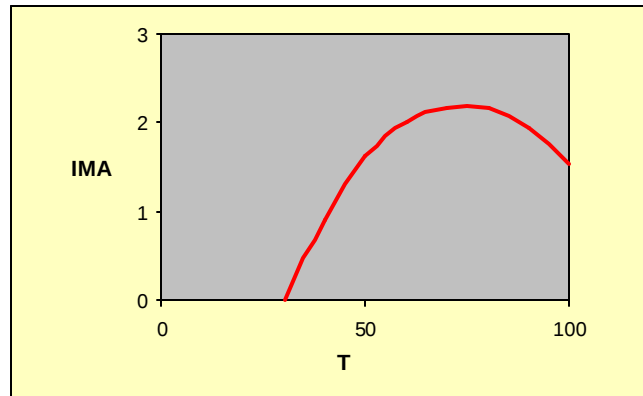


Producción Máxima Sustentable

Esta regla de decisión maximiza el volumen medio anual de madera cosechada por hectárea y por año. La producción media por hectárea es simplemente $Y(T)/T$, la cual se expresa generalmente como Incremento Medio Anual:

$$IMA(T) = \frac{Y(T)}{T}$$

y la gráfica es la siguiente:



La decisión de corta estará dada a la edad T , donde la curva alcanza su mayor valor, que para el caso del gráfico será sobre los 2 metros cúbicos por hectárea por año, cuando el rodal es cosechado a la edad aproximada de 70 años.

Criterio del Valor Neto Presente

Este criterio maximiza el valor neto presente de los ingresos que provienen de la venta de madera y de los costos de establecimiento y manejo del rodal. Para implementar este modelo, necesitamos conocer el precio de la madera, P , la tasa de descuento pertinente, r , y los datos de costos.

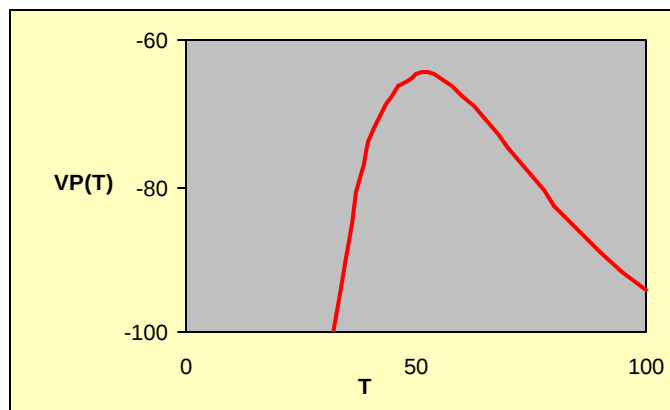
Supongamos:

$$\begin{aligned} P &= 5 \\ r &= 0,05 \\ \text{Costos} &= 100 \end{aligned}$$

entonces, el valor presente de los costos e ingresos será:

$$VP(T) = \left(\frac{1}{1+r} \right)^T \cdot P \cdot Y(T) - \text{Costos}$$

La gráfica se muestra como sigue:



En la gráfica se observa que el mayor valor neto presente ocurre para una edad de cosecha de aproximadamente 51 años. El valor neto presente es negativo en este punto, indicando que la inversión en establecimiento de la plantación no se recupera. Nótese que el VNP cae a medida que incrementa la edad de corta sobre los 51 años, aún cuando el volumen de madera obtenido del rodal siga aumentando anualmente (IMA)

GLOSARIO DE MEJORA GENÉTICA FORESTAL

Este un glosario elaborado por el profesor C. Maynard el 6/12/96, traducido y adaptado al castellano por Roberto Ipinza el 10/9/97 y revisado por Roberto Ipinza y Rodrigo Vergara el 8/10/98.

Acervo genético (=Gene pool)

La suma total de toda la variación genética en la población de mejoramiento de una especie y especies estrechamente relacionada capaces de cruzarse con ella.

Acervo genético primario (=Gene pool, primary)

La suma total de toda la variación genética en la población de mejoramiento de una especie y especies estrechamente relacionada que **comúnmente** se entrecruza con la especie en cuestión.

Acervo genético secundario (=Gene pool, secondary)

Es la suma total de toda la variación genética en la población de mejoramiento de especies relacionadas que **pueden** ser cruzadas con la especie en cuestión usando técnicas artificiales.

Acervo genético terciario (=Gene pool, tertiary)

La suma total de toda la variación genética en otros organismos que no pueden ser cruzados con la especie objeto.

Con el desarrollo de la ingeniería genética, es teóricamente posible transferir genes aislados desde un organismo (planta, animal, virus, o bacteria) en una planta. Esto hace que las líneas entre los acervos genéticos secundarios y terciarios sean difusos.

Alelo (=Allele)

Es una de varias formas alternativas de un gen que ocupa el mismo locus en un cromosoma particular.

Análisis de varianza (=Analysis of variance)

Corresponde a un análisis estadístico que estima valores F (cuocientes de varianza), para determinar la probabilidad que las diferencias entre poblaciones o tratamientos son demasiado grandes como para ser debidas al azar.

Aptitud (=Fitness)

En genética clásica es la habilidad de un individuo o población para sobrevivir y reproducirse en un ambiente particular.

Aptitud adaptativa o evolutiva (=Fitness, adaptive)

Es la habilidad de una población para sobrevivir, reproducirse y adaptarse genéticamente a los cambios ambientales por al menos un número relativamente pequeño de generaciones (<50). (Ver acervo genético y heterocigosidad)

Aptitud o habilidad combinatoria (=Combining ability)

Es la habilidad de un individuo, cuando es cruzado, de producir progenie con una fuerte expresión de un rasgo particular.

Aptitud o habilidad combinatoria específica (=Combining ability, specific)

Una buena aptitud combinatoria específica (ACE) es cuando la progenie de un cruzamiento de hermanos completo en particular tiene un desempeño mejor del que puede ser predicho desde la aptitud combinatoria general de ambos progenitores.

Aptitud o habilidad combinatoria general (=Combining ability, general)

Una buena aptitud combinatoria general (ACG) es la habilidad de un individuo para producir progenie con una alta calidad genética, cuando es cruzado con muchos otros individuos en la población.

Árbol candidato (=Candidate tree)

Un árbol que ha sido tentativamente seleccionado para ser incluido en un programa de mejoramiento, pero aún no ha sido sancionado. (Ver árbol plus y árbol élite).

Árbol élite (=Elite tree)

Un árbol que ha demostrado a través de las pruebas de progenie que produce descendencia superior. (Ver árbol plus y árbol candidato).

Árbol plus (=Plus tree)

Un árbol sancionado como fenotípicamente superior, pero no probado genéticamente (Ver árbol élite y árbol candidato).

Área productora de semilla (=Seed production area)

Un rodal no plantado especialmente para producir semilla, pero depurado de árboles inferiores y manejada para producir grandes cantidades de semilla. Normalmente el rodal es de un origen conocido o de un lote de semilla seleccionado.

Autopolinización (=Self pollination)

Polinización natural o artificial de una flor femenina con polen del mismo genotipo. (Ver endogamia,

cruzamiento exogámico y homocigosis).

Banco clonal (=Clonal bank)

Es un plantío de árboles seleccionados, propagados clonalmente y normalmente diseñado para facilitar el trabajo de mejoramiento.

Banco de genes (=Gene bank)

Una colección de germoplasma (semillas, polen, plantas completas, extracto de ADN) colectado y mantenido así como una muestra de la variabilidad genética en una población. (Ver conservación de germoplasma).

Biodiversidad (=Biodiversity)

Diversidad biológica. La variedad y variabilidad (tanto en número y frecuencia) de los organismos, la variabilidad genética dentro de cada especie, y la variedad de procesos y funciones en un ecosistema.

El término se puede usar para describir un sitio en particular, un tipo de hábitat en general, una pequeña o gran región geográfica, o (no tan correctamente), la diversidad genética de una especie o población en particular (Ver acervo genético, población de mejoramiento, heterocigosidad y conservación de germoplasma).

Bloque (=Block)

En un estudio de campo arreglado en un diseño en bloques aleatorizados, un bloque es una unidad de terreno que posee al menos una parcela de todas las unidades genéticas (familias, clones, procedencias) plantadas. En este caso, repetición y bloque son sinónimos.

Carácter o rasgo (=Character, (trait))

Un distintivo, pero no necesariamente un factor invariable, exhibido por todos los individuos de un grupo y capaz de ser descrito y medido; por ejemplo: color, tamaño, desempeño. Un carácter de un individuo tendrá un cierto fenotipo, determinado por su genotipo individual y el ambiente.

Cline (=Cline)

Una gradiente ambiental (temperatura, lluvia, pH del suelo...) y una correspondiente gradiente fenotípica en una población de plantas o animales. Cuando estos han sido evaluados mediante pruebas de procedencias, se ha encontrado que estos tienen una base genética.

Clón (=Clone)

Un grupo de plantas producidas desde estacas, tocones o brotes radiculares, cultivo de tejido, o algunos otros métodos que producen descendencia genéticamente idéntica a la planta original. (Ver ortet y rameto).

Conitos, piñita (=Conelet)

Un cono femenino inmaduro en coníferas (estróbilo)

Conservación de germoplasma (=Germplasm conservation)

Mantenición de la variabilidad genética de una población. El término es usado en vez de preservación de germoplasma para reflejar la naturaleza cambiante de las poblaciones vivas.

Conservación de germoplasma ex-situ (=Germplasm conservation, ex situ)

Mantenición de la variabilidad genética de una población en un ambiente o localización geográfica diferente a la de donde evolucionó. Por ejemplo: plantaciones de especies exótica, bancos clonales, almacenamiento en frío de semilla o polen. (Ver banco clonal).

Conservación de germoplasma in situ (=Germplasm conservation, in situ)

Mantenimiento de la variabilidad de una población en aproximadamente las mismas condiciones geográficas y ecológicas bajo las cuales evoluciona. (Esta debe ser siempre la primera elección).

Cruzamiento exogámico (=Outcrossing)

Cruzamiento controlado o natural, entre individuos no emparentados. Puede también referirse a una especie que tiene una barrera para la autofertilización, o exhibir tal nivel de depresión endogámica que los individuos consanguíneos nunca alcancen la madurez. (Ver autofertilización).

Cruzamiento recíproco (=Reciprocal cross)

La repetición de un cruzamiento donde la función sexual de los progenitores es invertida, por ejemplo femenino B x masculino A es el recíproco de femenino A x masculino B.

Cruza controlada (=Cross)

Colectar polen desde un árbol y polinizar un segundo árbol.
Progenie de un cruzamiento controlado.

Cultivo de tejido (=Tissue culture)

Un técnica para cultivar células, tejido, u órganos de plantas en un medio estéril y sintético; incluye los tejidos extirpados de una planta y el cultivo de polen o semillas.

Depresión endogámica (=Inbreeding depression)

La reducción del vigor observada en la progenie de cruzamiento entre pariente cercanos. La depresión endogámica es debida a la expresión de alelos recesivos perjudiciales y es severa en especies exogámicas de polinización abierta.

Depuración (=Rogue)

Remoción de los árboles que tienen un fenotipo indeseable, o que ha sido demostrado a través de pruebas de progenie, que presentan genotipos menos deseables. La depuración puede realizarse en un huerto semillero, área de producción de semilla o en invernaderos.

Deriva genética (=Genetic drift)

Cambios en la frecuencia de genes o pérdida de genes en una población pequeña debido a efectos aleatorios. Comúnmente corresponde a una pérdida de alelos raros.

Desbalanceado (=Unbalanced)

En un diseño experimental, se refiere a un experimento o conjunto de datos en que todos los tratamientos o combinaciones de tratamientos no tienen igual representación. La causa más común de experimentos desbalanceados, es la mortalidad desigual entre unidades genéticas en una prueba o ensayo. (Ver diseño en bloque aleatorizados y repetición).

Dialelo completo (=Diallel, complete or full)

Es el diseño de cruzamiento y subsecuente prueba de progenie resultante del cruce de "n" progenitores en todas las posibles " n^2 " combinaciones, incluyendo la autofertilización y los recíprocos. Debido a la severa depresión endogámica de la autofertilización, estos cruces son frecuentemente saltados y la prueba aún se denomina de dialelo completo.

Dialelo incompleto o parcial (=Diallel, incomplete or partial)

Un muestreo parcial. Algunas familias individuales o tipos de familia pueden ser omitidas del diseño de cruzamiento. Tanto en los dialelos completos como en los incompletos, la identidad del progenitor de semilla y polen son mantenida para cada familia. (Ver pedigrí).

Diferencial de selección (=Selection differential)

Es la diferencia fenotípica entre un árbol, familia, o clon seleccionado, y el promedio de la población de la cual fue colectado.

Diseño en bloques completamente al azar (=Randomized complete-block design)

Es el diseño experimental más común utilizado en pruebas de campo de progenie, procedencia y clonales. Cada grupo genético en la prueba es repetido una vez en cada bloque. Todos los grupos genéticos son arreglados aleatoriamente dentro de un bloque y un nuevo patrón de aleatorización es usado para el siguiente bloque. (Ver repetición, bloque y parcela).

Disgenia (=Dysgenic)

Una acción o proceso que es perjudicial a la calidad genética de una población. Usualmente aplicado a las acciones humanas, tales como el "floreo" y en algunos casos la tala rasa, que pueden reducir

el acervo genético local de una población natural.

Diversidad genética (=Genetic diversity)

Concepto general: La cantidad de variabilidad genotípica en una población. (Ver acervo genético.)

Definición cuantitativa: El número de diferentes alelos por locus y la proporción de loci con más de un alelo en una especie o población.

Dominancia (=Dominance)

En genética mendeliana clásica, es el enmascaramiento de la acción de un alelo por otro. Si un individuo de flores rojas es cruzado con un individuo de flores blancas y toda la progenie tiene flores rojas, el alelo para el pigmento rojo es completamente dominante sobre el alelo para las flores blancas.

Dominancia parcial (=Dominance, partial)

Es un enmascaramiento recíproco entre dos alelos. Si un individuo de flores rojas se cruza con un individuo de flores blancas y toda la progenie tiene flores rosa, el alelo para el pigmento rojo es parcialmente dominante sobre el alelo para las flores blancas.

Ecotipo (=Ecotype)

Es una población de una especie que ocurre en un ambiente particular bien definido. Usualmente muestra mejor adaptación a ese ambiente que la especie como un todo. (Ver cline).

Endémico (=Endemic)

Una especie o subespecie de planta o animal, nativo de una pequeña región y que no está presente en otro lugar.

Endogamia (=Inbreeding)

Cruzamiento entre individuos emparentados. En especies de polinización abierta la endogamia provoca una pobre producción de semilla, baja germinación y una severa reducción del crecimiento. (Ver autofertilización).

Exótico (=Exotic)

Definición amplia: Una población no nativa introducida artificialmente en una nueva área.

Definición restringida: Una especie introducida artificialmente de otro país.

F1

Primera generación filial de un cruzamiento. Normalmente la progenie de un cruzamiento (F1), será fenotípicamente más uniforme.

F2

La segunda generación filial de un cruzamiento, producido por entrecruzamiento individual desde la generación F1. La progenie de un cruzamiento F2 será más variable fenotípicamente que la F1.

Familia (=Family)

Un grupo de genotipos estrechamente emparentados. (Ver Hermanos).

Fertilización (=Fertilization)

Unión de los núcleos y otros constituyentes celulares de un gameto masculino (espermio) con un huevo, para formar un cigoto. En algunas especies, la fertilización puede producirse meses después de la polinización.

Fenotipo (Phenotype)

La característica visible de un árbol. El fenotipo es determinado por la interacción del genotipo con el ambiente en que éste crece.

Flor (=Flower)

Estructura reproductiva de las angiospermas que porta pistilo, estambres, o ambos, y en muchos casos también sépalos y pétalos. Las llamadas flores de las coníferas son los estróbilos masculinos y femeninos antes y durante la polinización.

Flujo de genes (=Gene flow)

El movimiento de alelos específicos entre diferentes poblaciones de una especie o entre especies relacionadas.

Fuente de semilla (=Seed source)

Es la localización donde un lote de semilla fue colectado. Si diferentes lotes de semillas de una especie exótica son colectadas y probadas, la prueba se denomina prueba de fuentes de semilla para distinguirla de las pruebas de procedencias.

Ganancia (=Gain)

(Ver ganancias genéticas.)

Ganancias genéticas (=Genetic gain).

El cambio genotípico originado por la selección artificial en un rasgo específico. La ganancia es expresada en términos de cambios por generación o cambios por año. La ganancia esta determinada por la intensidad de selección, la variación de los progenitores, y la heredabilidad de un rasgo dado.

Gen (=Gene)

Unidad básica de la herencia.

Genes aditivos (=Additive genes)

Es una forma de interacción alélica en la cual no hay dominancia. El heterocigoto es un fenotipo intermedio entre los homocigotos para el alelo alternativo. Para rasgos con genes múltiples, una contribución aproximadamente igual es hecha por muchos loci.

Genética (=Genetics)

La genética es la ciencia básica relacionada con el estudio de las causas de la semejanza y diferencias entre organismos, relacionada a través de la descendencia. Esta toma en cuenta los efectos de los genes y el ambiente.

Genética forestal (=Forest genetics)

Es el estudio de la heredabilidad en los árboles forestales.

Genotipo (=Genotype)

Es el conjunto de genes que posee un individuo, los expresados y los recesivos.

Grupos de cruzamiento (GC) (=Crossing groups)

Son los individuos que forman un conjunto de progenitores. Un GC dialélico es uno en que los cruzamientos controlados son realizados entre cada par de progenitores en el grupo, pero los cruzamientos con progenitores fuera del grupo son excluidos. Un GC factorial es uno en que un número limitado de progenitores es usado como probadores masculinos en el cruzamiento controlado, con un número ilimitado de progenitores femeninos. Un GC de polinización abierta es uno en que todos los progenitores en una población de mejoramiento son incluidos en una prueba de progenie o series de prueba en que puede ser utilizado para reforestación con material genéticamente mejorado.

Guía de transferencia de semilla (=Seed transfer guide)

Un conjunto de reglas para colectar semilla y hacer plantaciones de forma tal que los genotipos no se coloquen en microclimas o suelos inapropiados. Comúnmente las guías de transferencia de semilla

describen el movimiento máximo desde un punto de colecta en kilómetros al este, oeste, norte y sur como también en metros sobre el nivel del mar. (Ver zona de semilla).

Heredabilidad (=Heritability)

Concepto general: El grado en que una progenie se asemeja a sus progenitores.

Definición cuantitativa: Un cociente entre los factores genéticos y totales (genéticos y ambientales) que influyen en la expresión de un rasgo.

Heredabilidad en sentido amplio (=Heritability, broad sense)

Es la proporción de la variabilidad fenotípica total que es responsabilidad de causas genéticas.

Heredabilidad en sentido estricto (=Heritability, narrow sense).

Es la proporción de la variabilidad fenotípica total que es debida a la variabilidad genética aditiva.

Hermano (=Sib- (sibling))

Un término que indica hermano o hermana. Medios hermanos tienen un progenitor en común, hermanos completos tiene ambos progenitores en común.

Heterocigoto (= Heterozygous)

Portador de dos alelos diferentes en un locus. Cuando es usado para referirse al genotipo total, indica que los individuos tienen diferentes alelos en muchos locus. Cuando es usado para referirse a una especie, se dice que tiene baja o alta heterocigosidad con respecto a otra para indicar que la especie tiene un número relativamente alto de loci variables.

Híbrido (=Hybrid)

Progenie de un cruzamiento entre genotipos distintos. En silvicultura, el termino es comúnmente utilizado para cruzamientos entre especies, pero también es válido para referirse a cruzamientos entre procedencias, ecotipos, poblaciones o líneas puras.

Homocigoto (=Homozygous)

Portador de dos alelos idénticos en un locus, en muchos locus, o en la especie entera. (Ver heterocigoto).

Huerto semillero (=Seed orchard)

Una plantación establecida especialmente para la producción de semillas.

Huerto semillero clonal (=Seed orchard, clonal)

Un huerto semillero establecido mediante árboles propagados vegetativamente, normalmente injertos. Los huertos semilleros clonales son establecidos en un árbol una parcela con diferentes rametos de cada clon localizado tan aparte como sea posible para reducir la autopolinización.

Huerto semillero de semillas o plántulas (= Seed orchard, seedling)

Un huerto semillero establecido a partir de plántulas (no de injertos). Normalmente las plántulas del huerto semillero son establecidas en parcelas de varios árboles por familias, de tal forma que se puede hacer primero una selección entre familias y luego entre individuos dentro de cada parcela familiar, reduciendo cada parcela al árbol de mejor calidad.

Ideotipo (=Ideotype)

Es el tipo ideal o espécimen perfecto. Es una descripción o ilustración de cual es la meta final del mejoramiento genético para una especie. El ideotipo es la expresión de los rasgos individuales sin relacionarlo a la heredabilidad. Este no es un intento de ser una guía práctica para la selección de árboles plus, sino que es el punto de partida para la selección de campo.

Índice de selección (=Selection, index)

Elección de progenitores a base de un puntaje ponderado que combina valores económicos y heredabilidad de varios rasgos de interés y/o información familiar.

Interacción genotipo - ambiente (=Genotype-environment interaction)

Cambios en jerarquía o niveles de desempeño entre individuos cuando se prueba en diferentes ambientes. (Ver prueba de progenie y prueba clonal).

Introgresión (=Introgression)

Es el movimiento de genes de una población a otra a través de la hibridación seguida por el retrocruzamiento. Comúnmente se refiere al movimiento de genes desde una especie a otra o entre subespecies que están aisladas geográficamente. (Ver flujo de genes).

Locus (=Locus)

La posición de un gen en un cromosoma.

Lote de semilla (=Seedlot)

Es un grupo de semillas con algún factor en común, por ejemplo año de colecta, rodal o huerto semillero, árbol plus, punto de origen en una prueba de procedencia, familia de medios hermanos o hermanos completos.

Manejo ex - situ (=ex situ management)

Manejo de rodales de árboles plantados para su protección y asegurar su supervivencia, crecimiento e identidad. es la conservación o preservación de árboles mediante semillas, polen, cultivo de tejidos. (Ver conservación de germoplasma, ex-situ)

Mejoramiento de árboles forestales (=Forest tree improvement)

La aplicación de principios genéticos al mejoramiento y manejo de los árboles forestales.

Mejor predictor lineal (=Best linear prediction (BLP))

Un método estadístico que utiliza el álgebra matricial para predecir los valores de mejora para algún rasgo o índice de selección; en BLP los efectos fijos se asumen conocidos. El BLP es especialmente adecuado para el análisis de ensayos desbalanceados. (Ver desbalance).

Mejor predictor lineal insesgado (=Best linear unbiased prediction (BLUP))

Es un método estadístico que predice los valores de mejora para algún rasgo o índice de selección. A diferencia del BLP, en BLUP los efectos fijos son estimados. Tal como en BLP, BLUP es muy adecuado para analizar ensayos desbalanceados. (Ver desbalance).

Mutación (=Mutation)

Un cambio repentino en el genotipo, causado por un pequeño cambio en la secuencia de ADN en los cromosomas. Las mutaciones puede ser causadas por cambios en el número de cromosomas, ruptura de cromosomas individuales o cambios en las secuencias de los nucleótidos en el ADN.

Número de cromosomas (=Chromosome number)

Es el número de cromosomas encontrado en células somáticas de un individuo típico de una especie en particular. Las células sexuales de una especie tienen la mitad del número de cromosomas encontrado en la porción vegetativa y se dice que son haploides. (Ver poliploide).

Ortet (=Ortet)

La planta original desde la cual un clon es obtenido a través de estacas enraizadas, injertos, cultivo de tejido u otro medio de propagación vegetativa. El árbol plus original utilizado para iniciar la injertación de un clon - para su inclusión en un huerto de semilla - es el ortet. (Ver rameto y clon).

Parcela (=Plot)

En un estudio de campo, un grupo de árboles, todos perteneciente al mismo grupo genético (familia, clon, procedencia, etc.). (Ver bloque y diseño en bloques al azar.)

Parcela contigua (=Plot, contiguous)

En un estudio de campo, un grupo de árboles, todos de un mismo grupo genético (familia, clones, procedencia, etc.) plantados conjuntamente. Una parcela contigua de cinco árboles en hilera, es probablemente el diseño más común para los experimentos genéticos forestales. (Ver bloques y diseño en bloque aleatorizados.).

Parcelas no contiguas (=Plot, non-contiguous)

En un estudio de campo, un grupo de árboles, todos del mismo grupo genético (familia, clones, procedencias, etc.) plantados en el mismo bloque, pero no conjuntamente. El diseño de parcelas no contiguas es una alternativa para permitir pruebas que serán sistemáticamente raleadas y aún mantener un espaciamiento uniforme. (Ver bloques y diseño en bloques al azar).

Patrón (=Rootstock)

Una planta enraizada, comúnmente propagada de semilla, sobre la cual se injertan púas o yemas.

Pedigrí (=Pedigree)

Registro de ancestros.

Pedigrí completo (=Pedigree, full)

Son conocidos todos los progenitores; padres, madres, abuelos, etcétera de un genotipo en particular.

Pedigrí del mejoramiento (=Pedigree breeding)

Un sistema de mejoramiento donde todos los ancestros de un individuo en la población son conocidos hacia atrás, hasta el árbol plus seleccionado en el bosque natural. El sistema depende de la polinización controlada para todos los cruzamientos.

Pedigrí parcial (=Pedigree, partial)

No todos los ancestros de un genotipo en particular son conocidos, comúnmente se conoce el progenitor femenino. Los pedigrí parciales son más comunes donde la semilla de polinización abierta o de policruzamientos es usada para las pruebas de progenie.

Población (=Population)

Un grupo de árboles individuales que tiene alguna característica en común, tanto de localidad, ancestro familiar, o uso deliberado.

Población de mejoramiento (=Breeding population)

Un grupo de individuos seleccionados desde una población nativa para ser usadas en un programa de

mejoramiento. Normalmente la selección es fenotípica. En especies con un rango amplio, hay varias o muchas poblaciones de mejora más o menos separadas, cada una está designada para proveer progenies adecuadas a una región geográfica particular. (Ver zona de semilla y zona de mejoramiento).

Polinización (=Pollination)

Llegada de polen a la parte receptiva de la flor femenina.

Polinización abierta (=Open pollinated)

Polinización debida al viento o insectos (Ver hermanos).

Polinización controlada (=Control pollination)

Es una polinización dirigida de las flores femeninas de un árbol, usando polen de una fuente conocida, usualmente de un árbol específico. Las flores son protegidas del polen indeseable cubriéndolas con una bolsa de polinización antes que estas se tornen receptivas. Cuando se tornan receptivas dentro de la bolsa, se les agrega el polen. Mediante este método se obtienen familias de hermanos completos.

Polinización cruzada (=Cross-pollination)

Polinización mediante polen de plantas genéticamente diferentes.

Polinización anemófila (=Wind pollination)

Polinización mediante polen portado por el viento.

Poliploidia (=Polyploid)

Es cuando una célula, tejido, individuo, población o especie, tiene más del doble del número básico (n) de cromosomas de la especie ancestral. La poliploidia puede conducir a un aumento de la tasa de crecimiento (**Populus**) o a un severo enanismo (**Pinus**). Tres conjuntos de cromosomas es llamado triploide (3n), cuatro conjunto tetraploides (4n), seis conjuntos hexaploides (6n), etcétera. (Ver número de cromosomas).

Propagación clonal (=Clonal propagation)

Propagar una planta asexualmente por injerto, estacas enraizadas, cultivo de tejido, o semillas apomicticas. Generar una planta completa a partir de una simple célula. (Esto se utiliza en investigación de cultivo de tejido).

Propagación vegetativa (=Vegetative propagation)

Propagación de una planta por medios asexuales, como yemación, injertos, enraizamiento (Ver clon).

Propágulo (=Propagule)

Algún tipo de material que será usado para la reproducción. El material puede ser una plántula, estaca enraizada o no enraizada, un injerto o un esplante de cultivo de tejido.

Pruebas clonales (=Clonal test)

Es una plantación que tiene un número variable de plantas propagadas vegetativamente. Estas pruebas proporcionan estimaciones del desempeño relativo de diferentes genotipos, pero no necesariamente aportan información sobre su conducta genética.

Prueba de policruzamiento (=Polycross test)

Una prueba de progenie para estimar la aptitud combinatoria general desde cruzamientos entre progenitores selectos. La identidad sólo puede ser mantenida por el progenitor que produce la semilla. Una mezcla de polen es artificialmente aplicada a cada progenitor femenino.

Prueba de procedencia (=Provenance test)

Una prueba para comparar árboles que crecen de semilla o estacas colectadas en muchas partes dentro del rango de una especie. (Ver fuente de semilla).

Prueba de progenie (=Progeny test)

Una prueba para comparar la descendencia de diferentes progenitores. (Ver selección hacia atrás.)

Púa (=Scion)

Una ramita, yema, u otra porción vegetativa que será injertada sobre otra planta (o sistema radicular). (Ver huerto semillero, rameto y clon).

Rameto (=Ramet)

Una copia de una planta reproducida vegetativamente. Cada rameto tendrá el mismo genotipo del árbol progenitor original, conocido como ortet. (Ver clon y ortet).

Raza (=Race)

Una población de una especie, por lo común bastante grande, que exhibe algún grado de uniformidad fenotípica (y presumiblemente genotípica) entre individuos de la misma especie y distinto de la especie como un todo.

Raza local (=Land race)

Una población de árboles de una especie no nativa que ha experimentado una o más generaciones de selección natural en un nuevo ambiente. Por ejemplo, **Pinus radiata** en Chile.

Repetición (=Replication)

En una prueba genética, una repetición contiene una parcela para cada grupo genético. (Ver diseño en bloques completamente al azar, bloques y parcelas.)

Resilencia (=Resilience)

Es la habilidad de una población de persistir en un ambiente dado a pesar del los disturbio o reducción del tamaño poblacional. La resiliencia de una población se basa en (1) la habilidad de los individuos dentro de la población para sobrevivir (aptitud) y reproducirse (fecundidad) en un ambiente cambiante, y (2) la variabilidad genética de la población que permite la producción de nuevos genotipos.

Retrocruzamiento (=Backcross)

Cruzamiento hacia atrás. Cruzamiento hacia uno de los progenitores originales, llamado el progenitor recurrente. El progenitor recurrente es por lo común un genotipo diferente de la misma especie o población (Esto es así para prevenir la depresión endogámica). Por ejemplo: coleccionar polen de un cruzamiento F1 entre "pitch pine" y "loblolly pine" y luego polinizar a un "loblolly pine" puro. La semilla producida se llamará primer retrocruzamiento y el "loblolly pine" es el progenitor recurrente.

Selección (=Selection)

Escoger árboles individuales o poblaciones con características deseables para obtener mejoramiento genético.

Selección clonal (=Selection, clonal)

Elección de los mejores clones de una prueba clonal.

Selección combinada (=combined selection)

Es la selección de los mejores individuos dentro de las mejores familias. (ver selección familiar).

Selección en tandas (=Selection, tandem)

Selección de dos o más rasgos en forma consecutiva, más que simultáneamente. La técnica es útil cuando un rasgo puede ser evaluado tempranamente y un segundo rasgo sólo después de algunos años, o cuando un rasgo es mucho más caro de medir que lo común.

Selección familiar (=Family selection)

Es la selección de las mejores familias de acuerdo a su aptitud combinatoria general.

Selección hacia adelante (=Forward selection)

Elección de los mejores individuos de una prueba de progenie para usar en huertos semilleros y/o generaciones subsecuentes de mejoramiento. (Ver selección hacia atrás.)

Selección hacia atrás (=Backward selection).

Selección de los árboles progenitores en base a los resultados de una prueba de progenie. (Ver selección hacia adelante).

Selección masal (=Selection, mass)

Selección fenotípica. Elección de árboles sólo a base su fenotipo o apariencia.

Selección masiva (=Screening)

Es la selección para un rasgo en particular. Es frecuentemente usada para referirse a la aplicación de un tratamiento específico de una enfermedad o un herbicida y luego observar cuales son los individuos resistente. Normalmente implica chequear grandes número de individuos a la vez.

Selección recurrente (=Selection, recurrent)

Selección de individuos, realización de cruzamientos, prueba de la progenie, selección de individuos sobre la prueba de progenie. El proceso es comúnmente repetido muchas veces. Muchos de los programa de mejoramiento de árboles están basado en la selección recurrente.

Sublínea (=Sublining)

División de una población de mejoramiento en un número variable de poblaciones más pequeñas. Todos los cruzamientos controlados para la selección hacia adelante son realizado dentro de una sublínea, manteniendo la endogamia dentro de ella. Luego, los huertos semilleros son establecidos con clones o plántulas procedentes de muchas sublíneas mezcladas para minimizar la endogamia en el huerto de producción.

Valor de mejora o valor genético (=Breeding value)

El valor genético de un individuo determinado por el valor medio de su progenie. Puede ser sobre una base de un rasgo individual o un índice de selección.

Variabilidad (=Variability)

Desviaciones del valor promedio. Ausencia de uniformidad. Comúnmente indica ausencia de uniformidad genética en una población. (Ver heterocigosis y resiliencia).

Variación geográfica (=Geographic variation)

Diferencias fenotípicas entre árboles nativos creciendo en diferentes porciones del rango de una especie. Si las diferencias son más genéticas que ambientales, la variación es especificada como racial, ecotípica, o clinal.

Varianza (=Variance)

Una medida estadística de variabilidad.

Variedad (=Variety)

Una población de plantas o clones distintivo, comúnmente una que posee bastantes características deseables para ser cultivada. En agricultura y horticultura todas las plantas dentro de una variedad presentan una uniformidad genética. En silvicultura el término es más aproximado y la variabilidad dentro de una variedad es comúnmente mucho más grande.

Vecindad (=Neighborhood)

Poblaciones en que se produce cruzamiento al azar. Generalmente, dentro de una población pequeña se puede esperar que los individuos estén estrechamente emparentados. La vecindad puede ser creada por barreras al movimiento de polen y semilla, u otros factores de aislamiento.

Viabilidad poblacional (=Population viability)

Es la habilidad de una población para vivir, crecer y desarrollarse. Esto es afectado por los factores de hábitat físico (clima, geología, topografía, y factores de drenaje) y factores de hábitat biótico (plantas, poblaciones animales y comunidades).

Zona de mejoramiento (=Breeding zone)

Es una área dentro de la cual una población cualquiera de árboles mejorados puede ser plantada sin temor de una mala adaptación. (Ver zona de semillas).

Zona de semilla (=Seed zone)

Es un área dentro de la cual las semillas pueden ser colectadas desde un rodal natural y plantadas en un nuevo sitio sin problemas de inadaptación.