A decorative graphic consisting of three blue circles of varying sizes and two thin blue lines. One large circle is at the top right, a medium one is below it, and a very large one is at the bottom right. Two lines cross the page diagonally, one from the top left to the middle right, and another from the top right to the bottom left.

Mejoramiento Genético Forestal

Texto para estudiantes de Ingeniería Forestal

La alta demanda de productos forestales impone la necesidad de crear plantaciones altamente productivas. Esto es posible solo si seleccionan correctamente las especies desde el punto de vista ecológico y económico, y se proyectan programas de mejora genética, que además de elevar los rendimientos y la resistencia a factores adversos, contribuya a la ampliación y conservación de la base genética de estas especies.

Rogelio Sotolongo Sospedra, Gretel Geada López, Milagros Cobas López

1 - Mejoramiento Genético Forestal

1.1 - Definiciones

Es el proceso de manejo de los recursos genéticos. A través de este proceso el monto o cantidad y la organización de la variabilidad genética de una población en particular es manejada por ciclos recurrentes de **selección** y **mejora**. Su finalidad es el aumento de la productividad.

El mejoramiento genético forestal aplica los principios básicos de la genética al manejo de las especies forestales; dentro de sus objetivos fundamentales se encuentran el aumento de la productividad y la adaptabilidad de dichas especies, así como la conservación a largo plazo de la diversidad genética existente.

El inicio de cualquier programa de mejoramiento genético requiere el conocimiento previo de la magnitud y distribución de la variación genética disponible en las características de interés.

Las actividades fundamentales dentro de un programa convencional de mejoramiento genético incluyen la **selección, la propagación masiva del material mejorado y la conservación de los recursos genéticos**. La selección y mejoramiento es la actividad central, la selección es el primer paso e incluye la elección de genotipos deseables. La mejora incluye la formulación de un diseño de cruzamiento y la evaluación de la progenie resultante para la próxima generación. La selección para el mejoramiento se realiza en base a las características fenotípicas de los individuos.

1.1.1 - Objetivos

Los objetivos particulares de un programa de mejoramiento genético forestal pueden ser diversos. Las actividades del programa se pueden orientar a aumentar el rendimiento y calidad del arbolado, a desarrollar líneas de árboles resistentes a plagas y enfermedades o con características especiales para un producto determinado, o inclusive a mejorar la capacidad de adaptación de los árboles a terrenos marginales que representan condiciones adversas para la producción forestal.

Para que un programa de mejoramiento genético tenga éxito, es necesario contemplar dos aspectos fundamentales en relación con sus objetivos. En primer lugar, la meta a corto plazo debe ser la **producción de semilla mejorada** para satisfacer las necesidades inmediatas del programa de plantaciones; esto permite capturar y explotar la ganancia genética en forma rápida y eficiente en las fases iniciales del programa, tanto para justificar las actividades de mejoramiento como para recuperar la inversión. En segundo lugar, a largo plazo, el programa de mejoramiento genético deberá estar orientado a mantener una base genética lo suficientemente amplia para permitir un avance continuo en las siguientes generaciones de mejoramiento genético.

Generalmente no se le presta mucha atención a los objetivos a largo plazo durante la fase inicial del programa, debido a la presión por satisfacer las metas inmediatas. Sin embargo, estos objetivos son esenciales para el futuro del programa, ya que las ganancias acumuladas en las generaciones avanzadas dependen del mantenimiento de la variación genética dentro de la población de mejoramiento. De esta manera se pueden combinar las características deseadas de los árboles en función de las posibles necesidades del futuro. Es, en este sentido, como un programa de mejoramiento genético permite el manejo y

conservación de los recursos genéticos de especies vegetales de interés económico actual o potencial.

1.1.2 - Premisas para el inicio de un programa de mejoramiento.

La variabilidad original

Desde el punto de vista teórico, el mejoramiento genético sólo es posible cuando existe variación fenotípica en la población para las características de interés, y esta variación tiene una fuerte componente genética, determinada por el grado de heredabilidad. En este sentido, la variación genética constituye la materia prima del mejoramiento genético.

Generalmente las poblaciones naturales de la especie de interés constituyen la población inicial de los programas de mejoramiento genético.

Lo anterior implica que uno de los requisitos importantes al inicio de todo programa es el conocimiento de la magnitud y estructura genética de la variación en las poblaciones naturales. De no existir suficiente variación disponible en características de interés en la población natural, es necesario crearla en forma artificial, ya sea mediante hibridación intra o interespecífica, mutación, inducción de poliploidia, o inclusive mediante el uso de técnicas más sofisticadas como la hibridación somática o la ingeniería genética.

Aunque la variación natural existe y puede reconocerse a diferentes niveles, la variación más empleada en los programas de mejoramiento genético es la que existe entre poblaciones de diferentes procedencias y entre individuos dentro de una población. El primer nivel de variación (interpoblacional) generalmente tiene su mayor contribución en las características de importancia adaptativa, mientras que el segundo nivel (intra-poblacional) es más útil en características de interés económico, como velocidad de crecimiento, rectitud de fuste o características de la madera.

A pesar de ello, en algunos casos donde no se conoce con anterioridad la magnitud y distribución de la variación existente dentro de una especie, es común que las etapas iniciales del programa de mejoramiento genético se establezcan ensayos de eliminación de especies para seleccionar posteriormente una de ellas y continuar en etapas avanzadas con la utilización de la variación intraespecífica.

La variación genética entre los individuos dentro de la población base se debe a las diferencias en la información genética contenida en sus células. Esta variación genética se separa en componentes aditivos y no aditivos. Desde el punto de vista de mejoramiento genético, el componente aditivo, transferido a las siguientes generaciones vía sexual, es el más importante, pues es el de mayor magnitud en la mayoría de las características cuantitativas económicas en las especies forestales, y en la principal causa del parecido entre padres e hijos.

El componente no aditivo, constituido por los efectos de interacción alélica dentro y entre loci (dominancia y epistasia), generalmente tiene una menor aportación en la variación genética total. Por otro lado, debido a que el aprovechamiento de este componente requiere mantener intactas las combinaciones alélicas intra e interloci, es necesario desarrollar actividades especiales, tales como cruza controladas o propagación vegetativa del material mejorado. Lo anterior ha limitado en gran medida la utilización del componente no aditivo en los programas de mejoramiento genético forestal.

1.1.3 - Caracteres cuantitativos. Variación continua.

Los componentes genéticos de la variación continua son: *la variación aditiva, de dominancia y epistática*. (Figura 1.1). Se dice que los efectos genéticos son “**aditivos**” cuando muchos genes, cada uno con un efecto pequeño, influyen de conjunto al mismo carácter; mientras mayor cantidad de genes haya para ese carácter en un individuo, mayor es el efecto. Sin embargo, no todos los diferentes genes aditivos de un carácter tienen iguales efectos: unos tienen efectos mucho mayores que otros. Un carácter con este tipo de herencia es descrito como poligénico o cuantitativo, en contraste con los caracteres de un gen simple o cualitativo.

AABB x aabb F1 → AaBb					
F2 ↓					
	AB	Ab	aB	ab	Frecuencia fenotípica
AB	AABB	AABb	AaBB	AaBb	Caso 1 9:3:3:1 A y B mismo carácter, efecto dominancia
Ab	AABb	AAbb	AaBb	Aabb	
aB	AaBB	AaBb	aaBB	aaBb	
ab	AaBb	Aabb	aaBb	aabb	
	AB	Ab	aB	ab	
AB	AABB	AABb	AaBB	AaBb	Caso 2 12:3:1 A y B mismo carácter, efecto epistático
Ab	AABb	AAbb	AaBb	Aabb	
aB	AaBB	AaBb	aaBB	aaBb	
ab	AaBb	Aabb	aaBb	aabb	
	AB	Ab	aB	ab	
AB	AABB	AABb	AaBB	AaBb	Caso 3 1:4:6:4:1 A y B mismo carácter, efecto aditivo
Ab	AABb	AAbb	AaBb	Aabb	
aB	AaBB	AaBb	aaBB	aaBb	
ab	AaBb	Aabb	aaBb	aabb	

Figura 1.1- Frecuencias fenotípicas para un mismo carácter no aditivo (caso 1), con efecto epistático (caso 2) y con efecto aditivo (caso 3). Observe las características de las frecuencias fenotípicas.

1.1.4 - Características de los caracteres cuantitativos

- Presentan una variación más o menos continua (Figura 1.2)
- Están influidos por un elevado nº de genes
- Cada gen aporta una influencia pequeña y semejante sobre el carácter
- Están sujetos a influencia ambiental

1.1.5 - Tipos de caracteres cuantitativos

- Caracteres continuos (altura, diámetro, volumen, crecimiento).

- Caracteres merísticos (nº de ciclos o ramas en un verticilo, nº de canales resiníferos por acícula).
- Caracteres umbral. Aparentemente cualitativos, surgen de la combinación de varios caracteres que “disparan” el carácter discreto a partir de un cierto valor (supervivencia).

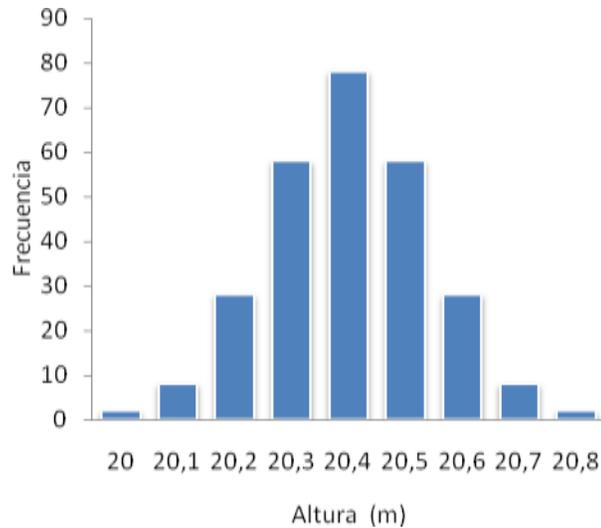


Figura 1.2 - Distribución de frecuencias fenotípicas efecto aditivo. $AaBbCcDd \times AaBbCcDd$
 Si cada alelo con letra mayúscula aporta 0.1 m a la altura del homocigoto "recesivo" ($aabbccdd$ 20 m). Cuantos más genes afecten un carácter de forma aditiva, la distribución de frecuencias fenotípicas se asemeja más a una distribución continua normal.

En la manipulación de los caracteres cuantitativos el mejorador vegetal lidia con la naturaleza, con la magnitud y las interrelaciones entre la variación genética y la variación no heredable. Esta variación es expresada por los estimados de los parámetros genéticos, cada uno de los cuales es “una cantidad numérica que especifica a una población en lo que respecta a alguna característica”.

La principal actividad en el mejoramiento de las poblaciones de mejora es la selección recurrente para la habilidad combinatoria general. Esta forma de selección tiende a incrementar la frecuencia de los genes favorables en las poblaciones y de esa forma, mejorar los caracteres de valor económico. La genética del mejoramiento arbóreo es predominantemente genética cuantitativa, esta es la causa por la que los mejoradores arbóreos sólo han seleccionado en base a caracteres cuantitativos cuya variación es continua, tales como la velocidad de crecimiento y la rectitud del fuste. En el mejoramiento de las poblaciones de los árboles generalmente han sido reportadas pocas selecciones para algún carácter cualitativo de importancia, heredado de manera simple. El alto rendimiento de ciertos aceites de las hojas puede constituir el primer carácter cualitativo seleccionado en los eucaliptos.

La “**dominancia**” es el efecto enmascarante de un alelo por otro (Figura 1.1) en el locus del mismo gen. Un carácter dominante de herencia simple, tal como el mantenimiento de las hojas durante todo el año en el álamo, es muy útil para el mejorador arbóreo por cuanto es fácilmente incorporable en una población. La descendencia de todos los cruzamientos con un árbol homocigótico para este carácter dominante mantiene las hojas

permanentemente. La dominancia es también importante como parte de los efectos no aditivos en la herencia cuantitativa.

La “**epistasia**” es debida a la interacción entre genes de loci diferentes (Figura 1.1). Los estudios de la epistasia han demostrado que es usualmente pequeña o negligible y generalmente es considerada, junto con la dominancia, como parte de la varianza “no aditiva”.

1.2 - Requisitos para un programa de mejora de árboles

Un programa de mejoramiento se justifica sí, en el país existe un programa amplio de plantaciones que introduzca y generalice los resultados de la mejora.

Los aspectos básicos a tener en consideración antes de iniciar un programa son:

- Disponibilidad de áreas para plantaciones a gran escala.
- Garantía de mercado para los productos de las nuevas plantaciones.
- Fondos disponibles para financiar el programa de mejora.
- Definir los criterios de selección.

1.2.1 - Estrategia de Mejoramiento

La estrategia es el concepto general de cómo proceder con el mejoramiento genético. En esencia es todo lo referido al mejoramiento de la población, mediante la combinación de un tipo particular de selección y de un tipo particular de cruzamiento a partir de una base genética amplia y bien adaptada. Como un proceso recurrente y en desarrollo, una estrategia acumula beneficios a lo largo de generaciones sucesivas del ciclo de evaluación, selección y cruzamiento.

1.2.2 - El ciclo de mejoramiento genético

Con la finalidad de cumplir en forma eficiente con las metas a corto y largo plazos, las actividades de un programa de mejoramiento genético se estructuran en lo que se denomina el ciclo del mejoramiento genético (Figura 1.3). Como se observa en el esquema, el punto de partida de todo el programa de mejoramiento genético es la variabilidad genética original de la población. De esta población base se seleccionan los individuos o genes que reúnen las características de interés y se multiplican en forma intensiva para capturar el beneficio de árboles que serán cultivados en las plantaciones comerciales.

En forma paralela, los individuos seleccionados se recombinan mediante cruzamiento entre ellos para reconstituir la variación genética en la población e iniciar un nuevo ciclo de mejoramiento. Desde este punto de vista, la tarea del mejorador simplemente consiste en reconocer (medir) la variación genética, aislarla, y "empaquetarla" en los individuos apropiados para su multiplicación y utilización como recurso renovable.

1.2.3 - La estrategia y el Plan de mejoramiento genético

En la Figura 1.4 se observan las etapas de una estrategia muy simplificada del trabajo del mejorador forestal para alcanzar el suministro del material de plantación genéticamente mejorado, este consiste de muchas actividades: cosecha de semillas, desarrollo del vivero, preparación de injertos y estacas, plantación y medición de prueba de progenie, análisis estadísticos, interpretación de resultados, preparación de informes y planes para años futuros.

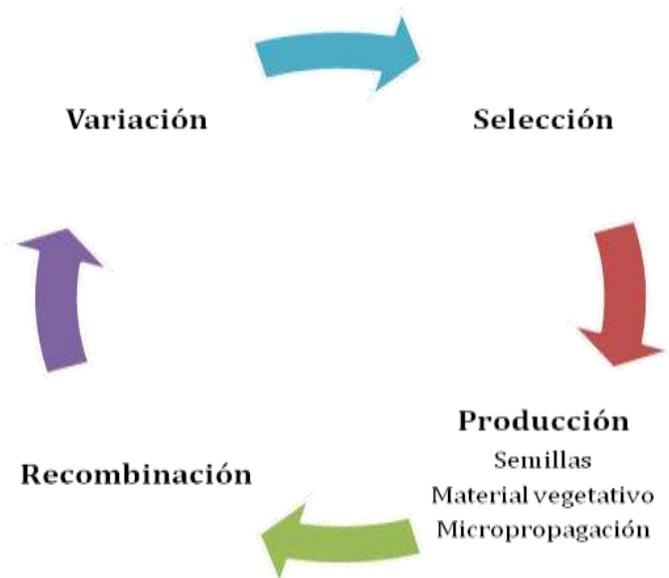


Figura 1.3 - Etapas en el ciclo de mejoramiento genético forestal.

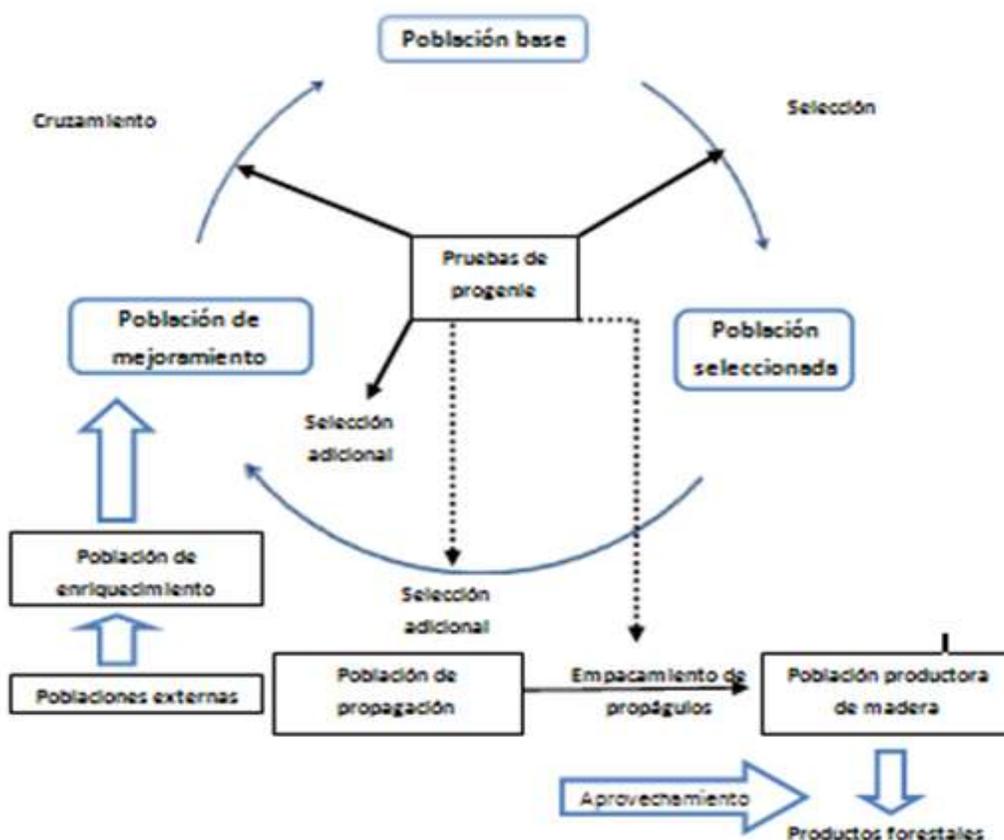


Figura 1.4 - Las poblaciones han sido combinadas físicamente en una plantación que es convertida de una prueba de procedencias /progenies a un huerto semillero. Sin embargo, en la planificación de las operaciones de mejoramiento genético es esencial tener el cuidado de mantener diferenciado el concepto de las tres poblaciones.

Una estrategia de mejoramiento es el concepto general de cómo proceder con el mejoramiento. Su elemento esencial es el mejoramiento de la población mediante la combinación de un tipo particular de selección y de un tipo particular de cruzamiento, a partir de una base genética amplia y bien adaptada. Como un proceso recurrente y en desarrollo, una estrategia de mejoramiento acumula beneficios a lo largo de generaciones sucesivas del ciclo de evaluaciones, selección y cruzamiento.

Durante el desarrollo del ciclo de mejoramiento genético se generan varias poblaciones de árboles, incluyendo una población base, una población de evaluación-selección, una población de producción y una población de mejoramiento o cruzamiento (Tabla 1.1 y 1.2). Cada una de estas poblaciones, aunque pueden estar físicamente localizadas en el mismo sitio, conceptualmente cumplen diferentes funciones dentro del programa de mejoramiento genético, por lo que en forma ideal deben presentar características diferentes en cuanto a su conformación genética y manejo.

Tabla 1.1 - Términos usados para describir las cuatro poblaciones consideradas en las estrategias de mejoramiento

	Libby (1976)	Eldridge (1984)	Shelbourne et al. (1986)	White (1987)
1	Variabilidad original	base	recursos genéticos	externo, adición
2	Selección	mejoramiento	mejoramiento	base, seleccionado, mejoramiento
3	Empacamiento	propagación	producción de semilla	producción
4	Producción de bosques y plantaciones	producción de madera	producción de madera	plantaciones operacionales

Tabla 1.2 - Características distintivas de las poblaciones generadas durante el ciclo de mejoramiento genético (Adaptado de Libby, 1973).

POBLACIÓN	N° de Genotipos o líneas	Individuos por Genotipo	Diseño de plantación	Características del Sitio
Base	>500	5-10	Simple, sistemático	Estimulación floral
Evaluación / Selección	100-200	40-100	Complicado, estadístico	Sitios forestales representativos
Producción	10-40	20->100	Complicado, sistemático	Acceso Estimulación Floral Aislado
Mejoramiento (cruzamiento)	100-100	3-10	Simple, sistemático	Estimulación Floral, Acceso

1.2.4 - ¿Cómo se desarrolla una estrategia de mejoramiento?

El desarrollo de una estrategia para un proyecto de plantación, sea grande o pequeño, requiere tomar en consideración un conjunto de aspectos. Entre otros muchos, he aquí 10 aspectos importantes:

1. ¿Existe alguna necesidad para un programa de mejoramiento? Los productores notan frecuentemente que algunos árboles de la plantación son mucho mejores que otros y puede haber incluso variedades que aún no fueron probadas. El reconocimiento de esta variación, unido a la insatisfacción con la velocidad de crecimiento y con la calidad de la plantación existente, es lo que lleva a invertir en mejoramiento arbóreo.
2. ¿Cuáles son las características de los sitios de plantación y qué productos se necesitan (leña, postes, pulpa, madera aserrada, protección contra el viento, etc.)?
3. ¿Las especies, procedencias, variedades o clones disponibles se adaptan bien al rango disponible de condiciones de sitio y a las expectativas de la comunidad?
4. ¿Para qué se seleccionan los caracteres? ¿Cómo deben ser evaluados estos caracteres? ¿Son fáciles de medir? ¿Cuáles son los criterios de selección? (La selección, aún siendo intensiva, sólo será exitosa con un máximo de 3 ó 4 caracteres independientes y podrá esperarse una escasa mejora en cualquier carácter cuando se seleccione para cualquier cantidad de caracteres entre 10 y 20, a menos que estén correlacionados positivamente).
5. ¿Cuál es la importancia económica (peso económico) de los caracteres considerados?
6. ¿Qué evidencia hay de que estos caracteres tengan suficiente variación genética y heredabilidad suficientemente alta como para que la selección sea efectiva?
7. ¿Cuánto dinero está disponible para invertir en el mejoramiento y por cuánto tiempo se espera que deba sostenerse la inversión?
8. ¿Es un objetivo de mejora a largo plazo durante varias décadas o un objetivo a corto plazo o ambos?
9. ¿Cuáles son las estrategias alternativas de mejoramiento y se conoce si ellas son biológica y silvícolamente prácticas?
10. Para cada estrategia, ¿cuál es la ganancia genética esperada por década en los caracteres seleccionados y cuáles son sus costos financieros y sus beneficios?

1.3 - Componentes de un programa de mejora genética forestal

A partir de este epígrafe se describen los diferentes elementos o pasos que se conciben en un programa de mejoramiento arbóreo. Sin embargo, no todos los elementos a describir son necesarios para llevar a cabo la mejora forestal, esto estará determinado, como se señaló anteriormente, por el objetivo del programa de mejora, las bases fitogenéticas existentes en el áreas de estudio, la infraestructura para llevar a cabo el mejoramiento, el tiempo disponible para el programa y sus pretensiones a corto y largo plazo.

1.3.1 - La introducción de especies. Objetivos

El término "introducción" implica que en las condiciones ambientales específicas de un hábitat en cuestión se están poniendo a prueba y se evaluarán las características de adaptación, crecimiento y desarrollo de un genofondo particular (representado por el material introducido) que, de forma natural, no se reproduce en tales condiciones.

En la definición anterior del término “introducción” se observa que en ella no se plantean o valoran como elementos conceptuales ningún tipo de límites geográficos (sean estos límites fronterizos o divisiones político-administrativas), sino exclusivamente el hecho de que el material no se reproduce naturalmente en las condiciones ambientales a las que se le somete de forma artificial y por tal razón, para ese lugar el material se considera introducido, exótico o alóctono.

1.3.2 - ¿Qué especies deben ser introducidas?

En la década de los años 60, se sugería la necesidad de tomar en consideración los siguientes elementos para llegar a definir qué especies debían ponerse a prueba en una investigación de introducción:

- Estudiar los climas del mundo y elegir aquellas regiones cuyos climas son análogos al de la región en que se proyecta la introducción. No es necesario que los climas coincidan exactamente, ya que ciertos factores compensan las pequeñas deficiencias que pueda haber en otros.
- Estudiar el crecimiento intrínseco y las calidades de la madera de las especies en tales regiones y elaborar un programa de introducción y ensayo de todas aquellas que presenten propiedades deseables. La lista de los árboles que hayan de ensayarse comprenderá de 50 a 100 especies para regiones frías, como Escandinavia y el este del Canadá; de 500 a 1000 especies para regiones templadas, como el este de los Estados Unidos y la Europa Central; más de 1000 especies para regiones tropicales húmedas.
- Prestar atención a los géneros monotípicos, en vista de su probable inmunidad a los insectos.
- Incluir en el programa las especies más afines o las más prometedoras con vista a hibridaciones futuras.
- Estudiar las preferencias estacionales de las especies que se van a introducir y organizar los ensayos a este objeto.
- Introducir varias procedencias para cada especie: de 3 procedencias (para las especies de hábitat reducido) a 20 procedencias (para las especies de hábitat extenso). Proceder seguidamente a ensayos más amplios de las procedencias más importantes de las especies prometedoras. Emplear en los ensayos materiales de origen conocido.
- Ensayar las especies nuevas en tres o cuatro condiciones diferentes.
- Pasar de las pequeñas parcelas, que permiten ensayar el comportamiento por árboles aislados, a grandes parcelas, para comparar el comportamiento por rodales.

1.3.3 - ¿Cómo se diseñan, controlan, analizan y evalúan las pruebas de especies para recomendar cuáles deben ser empleadas en las plantaciones?

El objetivo de las investigaciones de especies es evaluar las diferencias de determinados caracteres (crecimiento, rendimiento, resistencia, etc.) entre diferentes genotipos en un ambiente dado y a veces, observar si esas diferencias son las mismas en dos o más situaciones ambientales diferentes. Los mayores problemas que se encuentran cuando se intenta cumplir con estos objetivos son causados porque:

- a) el ambiente en que crecen los árboles forestales no puede controlarse con exactitud;

b) dos plantas de la misma procedencia obtenidas por semilla jamás son genéticamente iguales, ni tampoco son necesariamente representativas de su clase.

En los experimentos de especies se pueden identificar cinco fuentes de variación, tales como:

- a) diferencias genéticas controladas entre las poblaciones que se comparan;
- b) diferencias ambientales controladas dentro de uno, dos o más sitios experimentales. Tales diferencias pueden ser controladas con mayor precisión en experimentos realizados en invernaderos;
- c) variación genética no controlada entre plantas experimentales y también entre aquellas plantas y las poblaciones que representan;
- d) variación ambiental no controlada que incluye aquellos factores ambientales que varían entre parcelas y entre árboles por diferencias observables pero no controlables del suelo, microclima, aspecto, etc. y, por diferencias ambientales que no pueden ser evaluadas;
- e) errores experimentales causados por inexactitudes de evaluación y registro, así como por variaciones aleatorias dentro de una planta, tal como la diferencia en el contenido de aceites esenciales entre dos hojas adyacentes. Otra fuente de error experimental de mayor importancia la constituyen las equivocaciones en la organización de un experimento, tal como el plantar árboles de una procedencia equivocada en una parcela dada.

Para el control de estas fuentes de variación durante el trabajo experimental se emplean los diseños experimentales, en los que está implícito un modelo de variación particular. Tal modelo debe representar lo más eficientemente posible la manera en que una respuesta observada (por ejemplo, el rendimiento) es afectado por cada fuente de variación específica. Así, por ejemplo, al emplear un diseño de bloques completos al azar en un experimento de especies se puede suponer que el rendimiento [R] es la resultante aditiva de los efectos de las repeticiones (que controlan la variación ambiental) [r], de los efectos de las especies [e] y de los efectos residuales no controlados [c], según el siguiente modelo:

$$R_{ijk} = \mu + r_i + e_j + c_{ij}$$

donde R_{ijk} es la respuesta observada de la k-ésima planta, en la i-ésima repetición, de la j-ésima especie, en tanto que c_{ij} es el efecto de variación de la parcela.

Con independencia del diseño empleado, las suposiciones comunes que facilitan el análisis de los resultados son los siguientes:

- a) los efectos de las fuentes de variación son aditivos;
- b) los residuos son independientes entre parcelas o entre árboles, es decir, la variación residual es aleatoria;
- c) la variación residual es constante;
- d) los residuos están normalmente distribuidos, con media cero.

Al seleccionar el diseño experimental a utilizar en una prueba de especies deben tenerse en consideración los siguientes elementos:

- a) representatividad del lugar seleccionado para el montaje;
- b) utilización de una cantidad adecuada de repeticiones;
- c) distribución aleatoria de las especies dentro de las repeticiones;

d) empleo de un diseño tan simple como sea posible.

En tal sentido, para la fase de vivero la experiencia acumulada en el país por más de 25 años de investigaciones indica que el **diseño** totalmente aleatorizado es suficiente para controlar y evaluar los aspectos relacionados con esta etapa del trabajo, en tanto que para la fase de campo se ha reportado el empleo de los diseños totalmente aleatorizado, de bloques completos al azar, de cuadrado latino, de bloques incompletos, de látice, de bloques no ortogonales, de bloques por familias y sistemáticos, aunque entre ellos los más comúnmente empleados son los de bloques completos al azar y de bloques incompletos.

El **tamaño** de las parcelas experimentales a emplear en cualquiera de estos diseños debe determinarse de modo que proporcionen información al nivel requerido de precisión con un costo mínimo, sujeto a limitaciones prácticas tales como la disponibilidad de terreno y plantas, así como las necesidades para hacer crecer a los árboles bajo procedimientos normales de ordenación. A medida que se aumenta el tamaño de las parcelas, disminuyen los efectos de los árboles individuales anormales y los de las anomalías de microestación (del ambiente) entre árboles; sin embargo, el tamaño de la parcela no debe extenderse a una superficie mayor que la necesaria para asegurar su existencia durante todo el experimento, pues se ha demostrado que la eficiencia estadística de un ensayo disminuye en la medida que aumenta el número de árboles por parcela porque disminuye la contribución en información de cada árbol en particular, aumenta el tamaño de los bloques y con ello, el rango de variación residual entre bloques. Comúnmente se utilizan como tamaños de parcela entre 49 (7 x 7) y 81 (9 x 9) plantas, para controlar de forma efectiva las 25 (5 x 5) o 49 (7 x 7) plantas centrales, dejando las dos hileras restantes como borde protector contra efectos colindantes.

En ocasiones, cuando el área a plantar está compuesta por varias estaciones (ambientes), es necesario establecer una serie de experimentos compuestos por al menos una prueba de especies en cada estación. En tales casos, cada ensayo debe ser diseñado y aleatorizado por separado y el uso de un diseño similar para cada estación puede servir de ayuda en las comparaciones analíticas posteriores. El conjunto de especies plantadas en cada estación debe ser aproximadamente el mismo para la derivación de estimaciones de diferencias globales de la estación y si se pretende abordar un análisis de interacción [genotipo x ambiente], es necesario que se planten tantas especies comunes a todas las estaciones como sea posible y en un período de tiempo lo menor que se pueda, para asegurar que la asunción de coetaneidad no sea falsa; de no ser esto posible, sería necesario analizar variables de incremento, en lugar de variables absolutas.

1.4 - La Introducción de Procedencias

La introducción de procedencias de especies arbóreas forestales es, frecuentemente, la etapa de trabajo que sigue a la introducción de especies y en términos generales se rige por los mismos principios que ésta, con la diferencia fundamental que cuando se hace referencia a las procedencias sólo se emplea una especie y lo que se evalúa en las diferentes estaciones son los diferentes orígenes geográficos naturales y/o razas geográficas de esta especie, pudiendo incluso estar incluida la procedencia original de la especie que ocupaba esas mismas estaciones.

1.4.1 - ¿Qué significa el término “procedencia”?

Durante un largo tiempo los forestales han reconocido que el uso de diferentes orígenes geográficos de semillas de una misma especie para el establecimiento de plantaciones puede conducir a diferencias sustanciales de crecimiento, forma y salud de estas. Las diferencias dentro de una especie pueden ser tan grandes que un lote de semillas dé como resultado plantaciones exitosas, en tanto que otro fracase completamente. Por ello para los forestales es importante conocer el lugar de origen de la semilla y obtener semilla de los mejores lugares.

En la actividad forestal el término “procedencia” es usado para designar la población de árboles de una especie que crece en su lugar de origen, la semilla cosechada de ellos y su descendencia o progenie que crece en plantaciones. Este concepto es suficientemente claro cuando es usado para referirse al origen geográfico original en un bosque natural; sin embargo, no es claro o no es usado consistentemente cuando el lugar de origen es una plantación que quizás hace dos o más generaciones que fue trasladada del bosque natural original.

“**procedencia**” como lugar natural de origen de la semilla

“**raza geográfica**” cuando la semilla haya sido cosechada en plantaciones

“**ecotipo**” como población localmente adaptada

“**ecocline**” como distribución a lo largo de un gradiente ambiental

El uso de la variación genética basada en la variación geográfica es el primer paso en el mejoramiento arbóreo cuando se selecciona una población base adecuada para las futuras generaciones de selección, cruzamiento y mejoramiento genético. El concepto de procedencia implica que los patrones genéticos de variación están estrechamente asociados con las condiciones ecológicas en las que la especie evolucionó. El reconocimiento de tales patrones de variación se hace mediante estudios genecológicos, principalmente de la variación fenotípica en bosques naturales.

La **Genecología** se refiere a los patrones de adaptación genéticos, fisiológicos, ecológicos y taxonómicos, todos dentro de la misma especie, enfatizando a veces un aspecto más que otro. Cuando el énfasis es puesto en la taxonomía, los términos “biosistemática” o “taxonomía experimental” son más apropiados. Los estudios biosistemáticos que revelan patrones clinales (continuos) de variación facilitan la predicción de la ubicación de los rodales de las procedencias deseables, pero si la variación es discontinua, como casi siempre lo es, se requiere un muestreo muy minucioso de las poblaciones a través de la distribución de la especie. En consecuencia, la Genecología es un importante elemento en el mejoramiento y tendrá un impacto sustancial sobre el futuro desarrollo del mejoramiento debido a la necesidad de comprender la fuente de semilla usada.

1.4.2 - Objetivos de un ensayo de procedencia

- Identificación de poblaciones que proporcionan mejores resultados comerciales en la localidad de ensayo
- Caracterización de variación genética cuantitativa (ej. correlaciones juvenil-adulto, interacción genotipo- ambiente,...)
- Delimitación de zonas de uso de semilla y de mejora
- Análisis de diversidad intra-específica en multitud de caracteres (fisiológicos, morfológicos, químicos, moleculares)

- Archivo de diversidad genética para conservación y mejora
- Interpretación de patrones adaptativos (p.ej. predicción del efecto del cambio climático).

1.4.3 - Características económicamente importantes que pueden variar entre procedencias

Incluyen:

- la velocidad de crecimiento
- la rectitud del fuste
- la resistencia a:
 - las heladas
 - a la sequía
 - a los insectos u hongos
- la habilidad para tolerar:
 - la salinidad
 - la alcalinidad
 - la acidez
 - el anegamiento del suelo.

1.4.4 - ¿Cómo identificar las procedencias que integran una especie?

Para la selección de procedencias dentro de una especie con vistas a su representación en una prueba de procedencias se debe muestrear una amplia cantidad de procedencias para representar parte o toda la distribución de la especie. El número de fuentes muestreadas dependerá de la extensión de la distribución natural, de la diversidad de la especie, de la facilidad de acceso y del tiempo, financiamiento, recursos humanos y otros recursos disponibles para realizar las expediciones de colecta.

La experiencia de varias décadas ha dado como resultado un grupo de reglas para el muestreo dentro de una procedencia:

- a) coseche semillas sólo de los árboles dominantes y codominantes, de calidad “promedio”, dentro de rodales “normales”, en lugar de hacerlo en árboles “plus” de rodales superiores; si las cosechas son hechas de árboles plus, ellas serán diferentes a las representativas;
- b) coseche un mínimo de 10 árboles; registre el número de los árboles muestreados como un porcentaje aproximado del rodal; los rodales que presentan grandes variaciones entre árboles deben ser representados por un mayor número de muestras;
- c) seleccione árboles muestra que al menos estén fuera del área de dispersión de la semilla entre sí; en la práctica se utiliza una distancia arbitraria de 100 m entre árboles;
- d) marque en un mapa de escala detallada las posiciones de los individuos que se cosecharon para permitir el regreso a la misma área en cosechas futuras; los árboles específicos son ocasionalmente marcados y usualmente fotografiados;
- e) coseche cantidades aproximadamente iguales de frutos de cada árbol muestra;
- f) al principio, mantenga separada la semilla de cada árbol muestra;
- g) obtenga material botánico (yemas, frutos y hojas) para la confirmación posterior de la identidad taxonómica de cada árbol muestra;
- h) anote el tamaño y forma de cada árbol muestra.

Cuando las especies han crecido en plantaciones en una región particular y por largo tiempo, los procesos de selección natural y silvícola pueden llevar a que la población alcance una mejor adaptación al ambiente de esa región. Esta nueva población se denomina “raza geográfica”, definida como “una población de individuos que se ha adaptado al ambiente específico en el que sido plantada.

Se necesitan varios elementos para comprender y usar este concepto. La procedencia original debe ser una de las mejores disponibles, debe tener una base genética amplia que incluya algunos de los mejores individuos, la selección natural y artificial deben haber sido suficientemente intensas en el pasado como para haber cambiado a la población genéticamente (por medio de una mejor adaptación) y las plantaciones deben ser suficientemente grandes como para permitir una selección intensa en el futuro. Una raza geográfica derivada de un pequeño número de árboles inferiores y de una procedencia inferior es de poco valor, aún cuando pueda estar mejor adaptada ahora que cuando fue inicialmente introducida.

En un rodal natural los vecinos que suministran el polen al árbol que produce la semilla parecen estar estrechamente emparentados y parte de su progenie crecerá lentamente debido a la depresión consanguínea. En la plantación los vecinos parecen estar menos estrechamente relacionados debido a la mezcla de las semillas procedentes de varios árboles ampliamente separados en la fuente natural y no emparentados (las cosechas de las procedencias se hacen usualmente de 10 o más árboles no emparentados).

La consanguinidad entre vecinos puede ser comprendida con el ejemplo de la Figura 1.5, de un rodal de árboles grandes y viejos regenerados naturalmente después de un fuego cabría esperar que se formen grupos de descendientes de los árboles dominantes. Los miembros de tal grupo están estrechamente relacionados, pues tienen una misma madre y una oportunidad razonablemente alta de tener el mismo padre. En la próxima generación uno puede imaginar que el cruzamiento de dos hermanos completos se vuelve dominante dentro de tal grupo. Parece haber amplias oportunidades para el aumento de una estrecha consanguinidad entre vecinos durante varias generaciones. Sin embargo, la selección en todas las etapas del ciclo de vida (fecundación, desarrollo de la semilla, crecimiento de las plántulas y de los árboles) favorece a los productos heterocigóticos del heterocruzamiento, lo que ayuda a mantener el vigor de la población y evita la tendencia de las especies de evolucionar hacia un sistema más verdaderamente de autocruzamiento.

En una población hecha con semilla de árboles muy bien separados en un bosque natural, es poco probable que los vecinos con los cuales se ha cruzado sean sus parientes (Figura 1.5). Entonces la consanguinidad entre vecinos ha sido rota.

En la plantación prevalece un mayor grado de heterocruzamiento y de heterocigosidad que en el bosque natural debido al heterocruzamiento de individuos no emparentados. Además, el autocruzamiento puede ser reducido debido a las menores y más cercanas copas de la población, en comparación con el viejo bosque natural. Las semillas de las plantaciones son atractivas en estas circunstancias. Sin embargo, esto no significa que las razas geográficas sean siempre mejores que cualquier semilla recién importada.

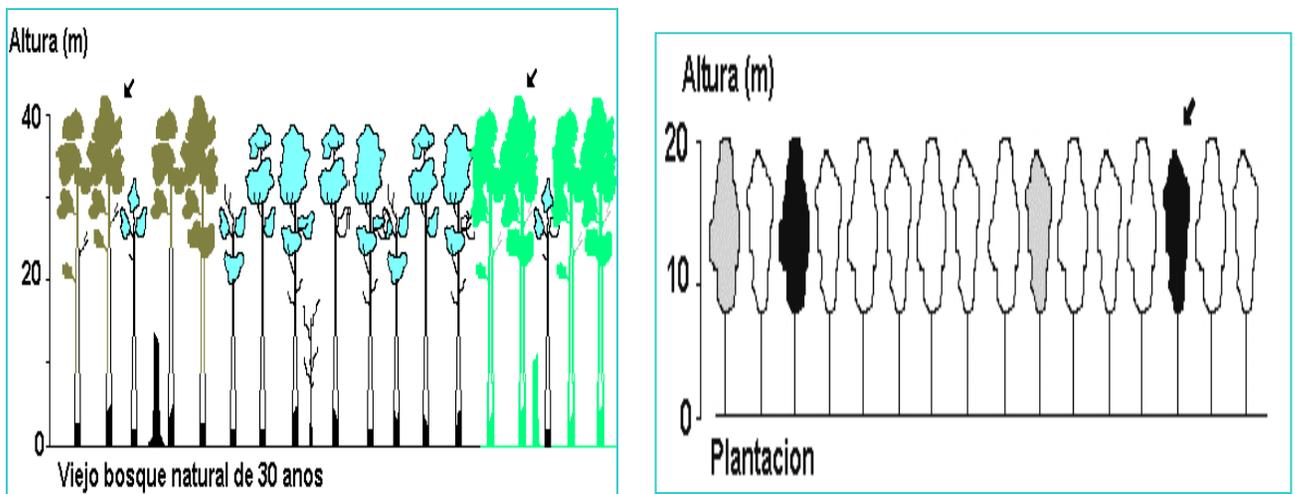


Figura 1.5 - Consanguinidad por vecindad en un rodal natural y heterocruzamiento creciente en una plantación.

Después que un antiguo rodal natural es muerto por el fuego, las plántulas que crecen bajo un árbol grande pueden ser principalmente de ese árbol. Unos 30-40 años después un grupo de árboles vecinos pueden tener el mismo árbol madre, ahora un tocón muerto (hermanos completos, medios hermanos, autofecundaciones). Si existen los “grupos familiares” en el rodal (uno sombreado en negro, otro en gris), la semilla cosechada en un árbol de tal grupo (flechas) posiblemente ha sido polinizada por vecinos estrechamente emparentados. En una plantación los parientes están ampliamente dispersos entre árboles no emparentados y la semilla cosechada de cualquier árbol (flecha) es poco probable que haya sido.

1.4.5 - ¿Cómo manejar óptimamente las procedencias?

Con vistas al aseguramiento de una suficiente variabilidad genética para su uso inmediato y futuro, las poblaciones genéticas de base deben ser creadas de dos formas distintas: una mezclando las diferentes procedencias y otra, manteniendo las procedencias separadas y aisladas, siempre y cuando hayan suficientes recursos para hacer ambas cosas. De lo contrario, el trabajo debe ser concentrado primero en la separación de las procedencias aisladas. Luego de un número de generaciones las procedencias mezcladas se recombinarán para formar una raza geográfica única, mientras que las procedencias separadas y aisladas se recombinarán dentro de sí mismas para formar varias razas geográficas.

La diferencia entre los dos tipos de población de base consiste en que las procedencias mezcladas suministrarán una base genética mayor (análoga a la “plantación de recombinación” de y es como si se produjeran **híbridos interprocedencias**.

Algunas de estas nuevas combinaciones genéticas, que no existen en los rodales autóctonos, podrían ser más útiles que las que sí ocurren. Este esquema no puede ser usado exclusivamente, ya que existe la desventaja que una vez que ha ocurrido la recombinación, las fuentes puras no volverán a estar disponibles aunque sean necesarias (esta ha sido una de las principales lecciones aprendidas de la domesticación de las plantas

agrícolas). Si varias procedencias son, adicionalmente, colocadas por separado y son aisladas genéticamente, tal y como existen en la naturaleza, ellas pueden continuar estando separadas generación tras generación hasta formar varias razas geográficas adaptadas.

Tales plantaciones de procedencias específicas, especialmente manejadas, son también conocidas como “rodales de conservación de recursos genéticos” y “rodales de recursos de procedencias”. Cualesquiera de estas dos o más razas geográficas pueden ser convertidas en cualquier momento en una nueva “plantación de recombinación” con la ventaja de que puede obtenerse un producto final aún más deseable que el derivado de la plantación de recombinación contentiva de todas las procedencias disponibles. El mantenimiento de las poblaciones separadas y juntas es la base de la estrategia de mejoramiento por “poblaciones múltiples”.

1.4.6 - ¿Cómo se diseñan, controlan, analizan y evalúan las pruebas de procedencias?

Los aspectos señalados anteriormente para las pruebas de especies son igualmente válidos para las pruebas de procedencias, por lo que no se insistirá al respecto; no obstante, desde la primera mitad de la década de los años 80 se ha comenzado a considerar, en varios programas de mejoramiento, la combinación simultánea de los **estudios de procedencia con los de progenies**. Se identifican tres propósitos en las pruebas de procedencias: la determinación de la(s) mejor(es) procedencia(s) de la especie; la determinación de la variabilidad genética existente dentro de las procedencias y, la obtención de al menos una base de selección parcial para el mejoramiento de la especie, sugiriendo que las pruebas de procedencias establecidas con lotes de semillas por procedencia sólo satisfacen el primero de estos propósitos, mientras que el mantenimiento de la identidad familiar durante el establecimiento de pruebas combinadas de procedencia-progenie alcanzaría mejor estos objetivos. Ver estudios de caso.

Las ventajas del mantenimiento de la estructura familiar dentro de las procedencias son, en principio, el aumento de la eficiencia de:

- la prueba, ya que el número de árboles que representa cada procedencia puede ser reducido, en comparación con los lotes de semilla;
- la selección, ya que se dispone de información genética tanto a nivel de procedencia, como de familia;
- la inversión, por la reducción del tiempo necesario para el establecimiento de las poblaciones de mejora.

Aunque los recursos requeridos para mantener la identidad familiar parecen ser mayores que los necesarios para establecer simples lotes de semilla, los resultados reportados pueden despejar preocupaciones con respecto a que las pruebas de familias en procedencias requerirían mayores áreas de tierra. En tanto que las técnicas estadísticas necesarias para hacer un uso completo de la información genética son más sofisticadas que las empleadas para el análisis de las pruebas de procedencias tradicionales, ellas están siendo desarrolladas y estarán disponibles en forma creciente.

1.5 - Mejoramiento por selección

La selección natural siempre se dirige hacia la adaptación de las especies al medio donde habitan. Sin embargo, la selección artificial permite adecuar las poblaciones de árboles a las necesidades del ser humano.

1.5.1 - Selección natural

Transmisión diferencial de alelos a la siguiente generación debido a un aumento de la eficacia reproductiva. La selección natural siempre se dirige hacia la adaptación de las especies al medio donde habitan. Figura 1.6

- La selección natural es solamente una medida estadística de las diferencias individuales en la capacidad de transmitir genes a la generación siguiente.
- La existencia de selección va ligada necesariamente a la existencia de diferencias genéticas en la eficacia reproductiva.
- Los cambios que se producen debidos a selección natural tienen que ver solamente con las condiciones actuales, no con las condiciones futuras.
- En plantas, la mayor eficacia reproductiva está relacionada con mayor producción de flores, mayor polinización, mayor potencia germinativa, mayor supervivencia de las plántulas, etc.

1.5.2 - Tipos de selección natural

- **Selección estabilizadora:** demostrada en variables fenológicas de muchas especies forestales Ej. *Quercus suber*: procedencias continentales presentan brotación tardía respecto a otras costeras (heladas tardías), pero las brotaciones muy tardías se ven afectadas por la sequía estival.
- **Selección direccional:** muy evidente en caracteres relacionados con perturbaciones: las poblaciones tras fuego presentan mayores frecuencias de conos seróticos en pinos.
- **Selección disruptiva:** ejemplo del efecto de la nieve en Escandinavia (ramas muy delgadas o muy gruesas), equilibrio entre la localización por predadores del tipo/s dominantes/s y supervivencia de los tipos extremos.

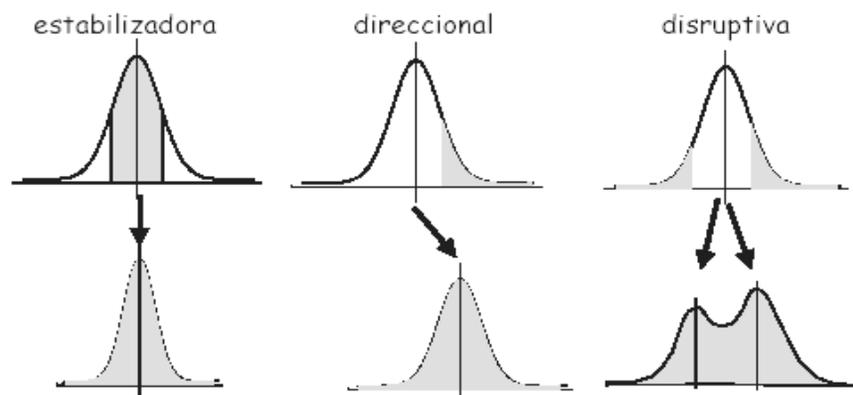


Figura 1.6 - Tipos de selección natural

Estabilizadora - Más frecuente en poblaciones estacionarias o bajo condiciones ambientales estables. La media de la población no varía.

Direccional - Muy importante en poblaciones que migran en un gradiente ambiental. Determinados alelos se verán favorecidos en la siguiente generación.

Disruptiva - La mayor eficacia de los individuos con caracteres extremos conduce a poblaciones bimodales”.

1.6 - La selección artificial

Esta es la principal fuerza en el proceso de domesticación de las especies forestales, dentro de un programa de mejoramiento genético. Aún en los casos donde la recolección de semilla para establecer una plantación se realiza sin una selección consciente, la selección natural en el ambiente físico de la plantación ocasiona una ligera modificación de la variación natural. De esta forma se inicia el proceso de domesticación de las especies forestales, de manera similar a como ha ocurrido durante milenios en el caso de especies agrícolas, frutícolas y pecuarias. Sin embargo, la selección artificial puede hacerse de una forma más directa y precisa, como ocurre en la actualidad, aplicando los principios de la genética de poblaciones en combinación con la genética cuantitativa.

Generalmente, en la etapa inicial de un programa de mejoramiento, la selección de los árboles que va a constituir la población base se realiza en rodales naturales o en plantaciones ya establecidas, siempre en función estrictamente de sus características fenotípicas. En los siguientes ciclos, sin embargo, es necesario establecer plantaciones especiales de selección, en donde se evalúa el valor genético de los individuos o familias en condiciones más uniformes desde el punto de vista experimental, lo que permite hacer una selección de los mejores genotipos. La estrategia general de estos esquemas experimentales es colocar los genotipos o familias a evaluar en uno o varios ambientes apropiados, de tal manera que la selección se haga con base en la mayor cantidad de información genética y ambiental posible. Inclusive con los avances recientes en técnicas moleculares, es posible utilizar diferentes "marcadores" genéticos para aumentar la eficiencia de la selección.

En la mayoría de los programas de mejoramiento genético de especies forestales, la población de selección se emplea en forma simultánea para obtener información sobre la arquitectura genética y estimar los parámetros genéticos para realizar la selección de forma eficiente. Los estudios de arquitectura genética permiten describir y comprender la organización de la variación genética dentro de la especie, en función de los sistemas de apareamiento y de las posibles fuerzas evolutivas presentes en las poblaciones. También permiten cuantificar la importancia de los componentes aditivos y no aditivos de la varianza genética, así como determinar los posibles efectos de la endogamia.

Independientemente del método de selección empleado, la respuesta a la selección de una característica determinada depende básicamente de tres factores:

1. heredabilidad o grado de control genético de las características, (medida que expresa el grado en que los caracteres deseados se transmiten desde los parentales a la descendencia)
2. la intensidad de la selección,
3. varianza fenotípica de la población

En virtud de lo anterior, en la práctica es posible influir sobre la respuesta a la selección si se modifica cualquiera de estos factores. La heredabilidad de una característica puede maximizarse si se aumenta la variabilidad genética en la población y se emplean sitios uniformes o diseños experimentales apropiados para reducir efectos ambientales durante la evaluación.

De la misma manera, la intensidad de selección, que refleja la proporción de individuos que se seleccionan de toda la población, y la varianza fenotípica de está, puede aumentarse si se parte de una población relativamente grande.

Por lo anterior, es de suma importancia que en la población de selección el número de genotipos o familias a evaluar y el tamaño de estas familias (número de individuos procedentes de un mismo padre) sean lo suficientemente grandes. Esto permitiría al mismo tiempo:

- 1) aplicar una intensidad de selección relativamente elevada y,
- 2) mantener una base genética suficientemente amplia para continuar la selección en los siguientes ciclos de mejoramiento. La utilización de familias formadas por muchos individuos permite estimar con mayor precisión el valor genético de la familia e inclusive aplicar métodos de selección combinada con intensidades de selección relativamente fuertes dentro de las familias.

1.6.1 - Criterios de selección para el mejoramiento.

La madera de las plantaciones es usada para leña, carbón, varas, postes, bocaminas, pulpa para las industrias papeleras, madera artificial y para madera aserrada.

Como una amplia generalización, los principales criterios de selección para las plantaciones son la salud, la velocidad de crecimiento, la rectitud del fuste y la densidad de la madera, en ese orden de prioridad. La selección para fustes más rectos suministra mejores postes y algunas ventajas en el apilamiento y manejo de los bolos para leña o pulpa. El aumento de la madera seca por unidad de superficie es un objetivo común, buscado mediante el aumento de la densidad de la madera, así como por el incremento del volumen.

1.7 - Métodos de selección y mejora de árboles

- Mejoramiento por selección individual
- Mejoramiento por retrocruzamiento
- Mejoramiento por hibridación
- Mejoramiento por selección recurrente
- Mejoramiento por selección masal.

1.7.1 - Mejoramiento por selección individual

Fases

1. Selección de árboles plus
2. Establecimiento del banco clonal
3. Pruebas de progenie
4. Establecimiento de huertos semilleros

1.7.1.1 - Selección de árboles plus

Un árbol plus es el que se manifiesta fenotípicamente superior a al resto de los individuos de su especie. En general deben cumplir los siguientes requisitos:

1. Encontrarse en rodales coetáneos de densidad uniforme
2. Ser dominantes (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°
7. Presentar buena tolerancia a enfermedades, deficiencias y plagas
8. Propiedades tecnológicas de la madera adecuadas, según las necesidades
9. No debe ser un árbol borde

La búsqueda de árboles plus debe hacerse sistemáticamente en los mejores rodales con edades superiores a los 18 – 20 años o 3 ó 4 años después del último raleo.

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 20 y 50 metros de él, lo cual dependerá de la calidad y las condiciones generales del área. 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.

La valoración de las características o variables cualitativas mas los promedios obtenidos de las mediciones hechas en los cinco árboles de comparación son confrontadas con los valores del candidato y se asigna una puntuación a cada característica para la cual se esta seleccionando, como lo indica la metodología para la selección de árboles plus que se muestra a continuación.

Como la selección se basa en la apariencia externa de los árboles (fenotipo). Para la selección de ciertos caracteres, especialmente en los relacionados con la calidad, se debe ser lo más objetivo y crítico de acuerdo a las pautas preestablecidas. Debe recordarse que este será el material base del programa y si se desea obtener ganancias útiles esta metodología de selección debe ser estricta y consecuente.

Una vez que un árbol candidato ha sido definitivamente seleccionado, se le asignara un número el que se deberá marcar con pintura en las dos caras opuestas del árbol a una altura visible. El número asignado a los árboles plus identificará permanentemente el material de semillas o estaquillas que se obtenga de estos árboles y una vez que se sancione se transformará en el código único, el cual registrará el programa y generación del material.

1.7.1.2 - Establecimiento del banco clonal

El banco clonal tiene como objetivo concentrar en un área determinada todos los árboles plus seleccionados en las distintas regiones de distribución de la especie, es decir, hacer reproducciones idénticas de estos individuos por operaciones de injertos o estacas, para conservar íntegramente el patrimonio hereditario del individuo.

1.7.1.3 - Prueba de progenie

Un buen fenotipo no tiene que ser necesariamente un buen genotipo, es por ello que los estudios de descendencia son necesarios para estimar el valor genético de un individuo. Estas pruebas permiten escoger los mejores genotipos para el establecimiento de huertos semilleros.

Objetivos de las pruebas de progenie

- Estimación de la capacidad combinatoria general de los árboles con el fin de seleccionar los mejores.

- Estimación de la capacidad específica de combinación, lo cual identifica los cruces de alto rendimiento.
- Estimación de parámetros genéticos como la heredabilidad.
- Suministrar material de genealogía conocida para selecciones futuras. En un programa de selección, son el elemento básico para identificar los individuos superiores que deben pasar al segundo ciclo de mejora.
- Medir la ganancia genética obtenida por selección fenotípica.

Por lo general los mejoradores de árboles establecen estas pruebas con el mayor número de objetivos a fin de obtener la máxima cantidad de información, pues este tipo de prueba es cara y muy laboriosa.

Tipos de progenie

El tipo de progenie determina la cantidad de información que pueden aportar los ensayos.

Semifratrías (medios hermanos)

Se obtienen por un sistema de apareamiento con padre desconocido, son una progenie semifratrías las semillas de polinización libre de árboles plus o de huertos semilleros establecidos. También los policruzamientos en que los árboles madres son fecundados con una mezcla constante de polen. En estos casos se desconoce el grado de consanguinidad.

Fratrías (hermanos)

Se obtiene bajo un sistema de cruzamiento con padres conocidos (se logra por polinización controlada), la información que se obtiene es más exacta, pero el sistema es más costoso.

1.7.1.4 - Huertos semilleros

1. Huerto Semillero Genéticamente Comprobado (HSC)

Un huerto semillero es una plantación de clones o progenies que han sido seleccionados intensivamente con base en ciertas características de importancia económica, aisladas o manejadas para reducir contaminación de polen de árboles inferiores y manejada intensivamente para aumentar la producción de semilla y facilitar su recolección. El Huerto Semillero Genéticamente Comprobado es aquel que tiene el respaldo de pruebas de progenies establecidas y evaluadas en los sitios potenciales de plantación, y que ha sido sometido a los aclareos genéticos necesarios para conservar únicamente los clones o individuos que han demostrado su superioridad.

Además, este tipo de fuente semillera deberá cumplir con los demás requisitos básicos de un huerto semillero, en cuanto a métodos de selección de árboles, área, diseño, número mínimo de ramets (o individuos) dentro del huerto.

2. Huerto Semillero No Comprobado (HSNC)

Este es un huerto similar al anterior, pero que no ha sido sometido a aclareos genéticos, ya sea por la ausencia de ensayos genéticos o por la corta edad de los ensayos. Aunque este huerto no tiene el respaldo de pruebas genéticas, la alta ganancia genética superior a la de otros tipos de fuente semillera, tales como los rodales semilleros y las fuentes selectas o identificadas. Por ese motivo se ubica dentro de una categoría superior.

Un Huerto Semillero No Comprobado puede pasar a la categoría anterior si se llevan a cabo los aclareos genéticos respectivos.

3. Los Rodales Semilleros pueden ser rodales plantados o naturales, aislados o manejados para reducir contaminación de polen de árboles inferiores y que han sido sometidos a aclareos de mejoramiento para dejar de 75 a 200 árboles por hectárea con características fenotípicas apropiadas.

El Rodal Semillero debe tener una base genética suficientemente amplia; se deben descartar plantaciones originadas con semilla de unos pocos árboles. También se requiere que, al menos un 50% de los árboles del rodal, haya alcanzado el estado de fructificación. El Rodal Semillero debe tener un área mínima de una hectárea.; grupos más pequeños o árboles en hileras NO pueden ser considerados como rodales semilleros.

Los Rodales Semilleros pueden ser desarrollados a partir de:

- rodales naturales
- plantaciones comerciales
- plantaciones piloto, parcelas de validación
- algunos tipos de ensayos genéticos, como las pruebas de procedencias.

Una de las diferencias principales a nivel genético entre los rodales semilleros y los huertos semilleros, es la intensidad de selección: en los rodales semilleros, los árboles finales han sido seleccionados a una intensidad de 1:10 – 1:20, mientras que en el caso de los huertos, cada árbol ha sido seleccionado entre varios miles de árboles evaluados. Por esta razón, si la selección se ha realizado con base en las mismas características fenotípicas, el huerto siempre producirá mayor ganancia genética que el rodal semillero. Los rodales semilleros NO pueden pasar a las categorías anteriores.

1.8 - Parámetros genéticos indicadores del mejoramiento.

1.8.1 - La heredabilidad

De forma general puede considerarse como la relación entre fenotipos de parentales y progenies (Figura 1.7). Hanson (1963) define la heredabilidad como una medida de cuán fuertemente es influenciado un carácter por la herencia y cuánto por el ambiente.

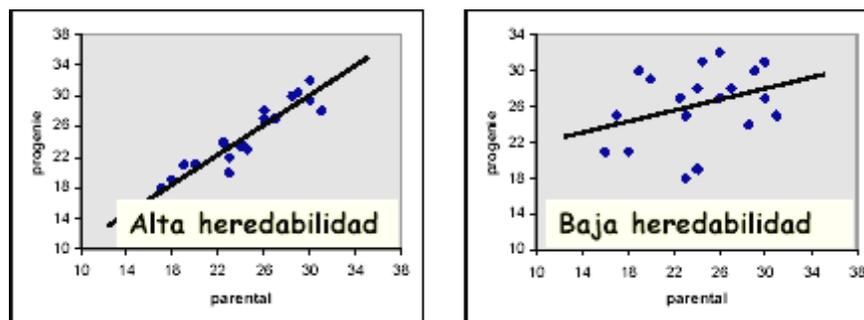


Figura 1.7 - Relación entre los fenotipos de parentales y su progenie

La heredabilidad es útil para predecir la respuesta a la selección para un carácter.

La heredabilidad nos dice poco o nada sobre la forma de herencia de un atributo cuantitativo; incluso para un solo gen, H_e^2 depende de forma compleja de p (frecuencia

alélica), a (efecto aditivo) y d (dominancia) y estas componentes individuales no se pueden separar estadísticamente.

Además, en caracteres poligénicos, puede existir epistasis (interacción entre genes).

1.8.2 - Componentes de la varianza fenotípica y genotípica

El valor fenotípico de un individuo puede expresarse como la suma del valor medio de la población y las desviaciones debidas a su genotipo y al microambiente $P = \mu + G + E$ donde la desviación de cada individuo respecto a la media es $P - \mu = G + E$

$$(P - \mu)^2 = (G + E)^2 = G^2 + GE + E^2$$

la media de estos valores para todos los individuos es $\sigma_p^2 = \sigma_g^2 + 2covge + \sigma_e^2$

en un ensayo con especies forestales, lo normal es que $covge = 0$ (ambientes y genotipos no están correlacionados)

luego
$$\sigma_p^2 = \sigma_g^2 + \sigma_e^2 \qquad \sigma_g^2 = \sigma_a^2 + \sigma_d^2 + \sigma_i^2$$

por lo que la varianza fenotípica será la suma de las varianzas aditiva, no aditiva (V_{NA}) y ambiental (V_E):

$$\sigma_p^2 = \sigma_a^2 + \sigma_d^2 + \sigma_i^2 + \sigma_e^2 \quad \text{o} \quad V_P = V_A + V_{NA} + V_E$$

la heredabilidad es σ_g^2 / σ_p^2 (heredabilidad en sentido amplio)

la heredabilidad en sentido estricto sólo incluye los efectos aditivos de los genes y es la proporción de la varianza genética aditiva (V_A) con respecto a la varianza fenotípica (V_P):

$$H_e^2 = \sigma_a^2 / \sigma_p^2 \quad \text{o} \quad H_e^2 = V_A / V_P$$

Grado de parentesco

covarianza

Hermanos completos

$$(\sigma_a^2/2) + (\sigma_d^2/4)$$

Medio-hermanos

$$\sigma_a^2/4$$

Esta relación sencilla de la covarianza entre medios hermanos y la varianza aditiva (despreciando los efectos epistáticos) hace de los ensayos de progenies de medio hermanos el método más empleado para estimar la heredabilidad en sentido estricto en especies forestales.

1.8.3 - Estimación de la heredabilidad

La heredabilidad puede ser estimada dependiendo del origen de la progenie y el diseño experimental así por ejemplo:

1.8.3.1 - En sentido Amplio:

- **Progenies obtenidas por polinización libre:** Medios hermanos o semifratria. La semilla se recoge directamente del árbol plus (madre). No se conoce el progenitor masculino. Se emplea cuando solo se conoce un progenitor, la progenie es obtenida por apareamiento al azar entre un grupo de individuos o por policruzamiento.

Tabla 1.3 - ANOVA de un diseño de polinización libre

Fuente de variación	GL	CM	CM esperados
Entre familias o progenies	$p - 1$	CM_1	$\sigma_e^2 + r \sigma_p^2$
Réplicas	$r - 1$	CM_2	$\sigma_e^2 + p \sigma_r^2$
Error	$(p - 1)(r - 1)$	CM_3	σ_e^2

$$\sigma_p^2 = \frac{CM_1 - CM_3}{r}$$

$$\sigma_r^2 = \frac{CM_2 - CM_3}{p}$$

$$\sigma_e^2 = CM_3$$

$r =$ número de réplicas
 $p =$ número de progenies

$$H_e^2 = \frac{4\sigma_p^2}{\sigma_e^2 + \sigma_p^2 + \sigma_r^2}$$

Este tipo de diseño se utiliza en el primer ciclo del programa de mejoramiento genético forestal, para la evaluación de los árboles plus seleccionados y determinar los mejores progenitores (árboles élites) para un segundo ciclo de mejora entre los cuales se harán los cruces controlados.

- **Diseño biparental:** Hermanos completos, fraternía. Se seleccionan n plantas o clones élites y se hacen cruces de pareja única entre ellos por medio de una polinización artificial. Se obtienen un número de familias y cruces igual a $n/2$. En especies donde cada cruzamiento implica la obtención de más de un individuo, la variación total entre la descendencia se divide en dos partes:
 - ✓ La varianza dentro de la familia (varianza del error = σ_e^2)
 - ✓ La varianza entre la familia (varianza de cruce σ_c^2)

Tabla 1.4 - ANOVA de un diseño biparental

Fuente de variación	GL	CM	CM esperados
Entre familias o cruces	$(n/2) - 1$	CM_1	$\sigma_e^2 + r \sigma_c^2$
Dentro de las familias o cruces	$(n/2)(r - 1)$	CM_2	σ_e^2
Total	$(n/2) + (r - 1)$		

$$\sigma_a^2 = 2\sigma_c^2$$

$$\sigma_c^2 = \frac{CM_1 - CM_2}{r}$$

$$\sigma_e^2 = CM_2$$

$r =$ número de repeticiones

$n/2 =$ número de familias

$$H_e^2 = \frac{\sigma_a^2}{\sigma_e^2 + \sigma_c^2}$$

Sin embargo, el diseño mas utilizado para la estimación de la heredabilidad en especies forestales, es el ensayo de progenies de medio-hermanos obtenidas mediante el cruce aleatorio (panmixia) a través de un diseño de bloques completamente al azar donde además del efecto de las familias, se puede evaluar el efecto ambiental.

Las componentes no-aditivas de la varianza genética se anulan

Al ser medio-hermanos: $\sigma_a^2 = 4 \sigma_p^2$

Si los mejoradores están interesados en aprovechar toda la varianza genética (aditiva, dominante y epistática), solo es posible mediante **propagación vegetativa**.

Tabla 1.5 - Ejemplo de ensayo de progenies de medios hermanos: p familias, con a individuos por familia y repetición y r repeticiones.

Fuente de variación	GL	CM	CM esperados
Repetición (r)	r-1	CM _r	$\sigma_e^2 + a \sigma_{r \times p}^2 + ap \sigma_r^2$
Genotipo (p)	p-1	CM _p	$\sigma_e^2 + a \sigma_{r \times p}^2 + ar \sigma_p^2$
G x R	(r-1) (p-1)	CM _(pxr)	$\sigma_e^2 + a \sigma_{r \times p}^2$
Error	rxp(a-1)	CM _e	σ_e^2

$$\sigma_p^2 = \frac{CM_p - CM_{p \times r}}{a * r} \quad \sigma_{p \times r}^2 = \frac{CM_{p \times r} - CM_e}{a} \quad \sigma_e^2 = CM_e \quad H_e^2 = \frac{4\sigma_p^2}{\sigma_e^2 + \sigma_{p \times r}^2 + \sigma_p^2}$$

Ejemplo: Estimación de la heredabilidad de la altura a partir de una prueba de progenie de *P salutare* a los 5 años de plantada. Familias 8, repeticiones 3, individuos por familia 12.

ANOVA Bifactorial				
Fuente de variación	GL	CM	F	Significación
Repetición (r)	2	329.4	5.0	0.008
Genotipo (p)	7	966.1	14.7	0.000
G _x R	14	210.0	3.2	0.000
Error	264	65.5		

$$\sigma_p^2 = 966.1 - 210.0 / 12 * 3 = 756.1 / 36 = 21$$

$$\sigma_{p \times r}^2 = 210 - 65.5 / 12 = 12$$

$$\sigma_e^2 = 65.5$$

$$H_e^2 = (4 \times 21) / (65.5 + 12 + 21) = 0,85$$

1.8.3.2 - En sentido Estricto:

La regresión de los descendientes sobre los progenitores, como estimado de la heredabilidad en sentido estrecho, ha tenido gran éxito. Esta se calcula como el doble del coeficiente de regresión *progenitor – descendiente*, para el caso de las plantas alógamas, donde los datos de las plantas obtenidas se comparan con el progenitor femenino.

$$2b = H_e^2$$

En plantas autómagas, el coeficiente de regresión dará una medida directa de la heredabilidad en sentido estricto del carácter ($b = H_e^2$).

A pesar de las ventajas y precisión de esta estimación su uso está muy limitado en las especies forestales debido a los largos ciclos de vida.

Cuando la heredabilidad es alta, la ganancia obtenida de la selección será alta.

Para obtener un estimado confiable de H_e^2 es esencial tener un gran número de familias y minimizar V_E mediante un diseño estadístico eficiente de la prueba de progenies a partir de la cual se hace el estimado.

Un estimado de heredabilidad sólo tiene sentido cuando son establecidos varios requisitos.

En ellos se incluye si la heredabilidad es:

1. usada en sentido amplio o estricto;
2. calculada a partir de los componentes de varianza o de la regresión entre padres y descendientes;
3. basada en valores individuales o en medias familiares;
4. evaluada en uno o en varios ambientes;
5. evaluada cuando los árboles son muy jóvenes o cercanos a la edad de rotación;
6. estimada con límites de confianza dependientes del número de padres, descendientes y réplicas;
7. para una población particular.

Debe enfatizarse que la heredabilidad sólo es una derivación del análisis de varianza (o de la regresión padres-descendientes) y que el significado de las diferencias genéticas entre y dentro de las familias es lo que constituye el interés primario. Si las familias no difieren significativamente, no se justifica un estimado de heredabilidad.

Con todas estas fuentes de error se podría preguntar si la heredabilidad es una estimación de importancia. La respuesta es ciertamente **sí**, siempre que las fuentes de error sean comprendidas y controladas, porque la heredabilidad es muy útil para los índices de selección y para la estimación de las ganancias genéticas a partir de las estrategias alternativas de mejoramiento.

En la Tabla 1.6 se muestran estimados de heredabilidad (H_e^2 ; sentido estricto, heredabilidad individual) para un número de especies de eucalipto. Estos estimados proceden principalmente de progenies de polinización libre, algunos son de pruebas grandes y bien diseñadas y otros de pruebas pequeñas y menos eficientes.

Aún queda mucho por hacer antes que estén disponibles estimados confiables de heredabilidad para las especies de mayor importancia. Los estimados de ganancia genética obtenidos de los índices de selección no requieren estimados muy precisos de los parámetros genéticos, siendo suficiente conocer, por ejemplo, que la heredabilidad es baja, alrededor de 0.1-0.2 o que es alta, entre 0.3-0.5.

Tabla 1.6 - Estimados publicados de heredabilidad en sentido estricto (H_e^2) de pruebas de progenies de polinización libre (p-l) y controlada (p-c) de seis especies de eucalipto. Se presentan además los errores standard (e.s.) del estimado de heredabilidad, la edad de medición y el número de familias en la prueba.

Carácter	Especie	Polinización	$H_e^2 \pm e.s.$	Edad (años)	Familias	
Vol/árbol	<i>E.globulus</i>	p-l	0.19± 0.07	6	45	
		p-c	0.10	1	51	
	<i>E.grandis</i>	p-c	0.53± 0.21	8	71	
		p-l	0.31	5	529	
Altura	<i>E.regnans</i>	p-c	0.18± 0.17	4	21	
		p-l	0.45± 0.28	4	13	
	<i>E.globulus</i>	p-l	0.12± 0.05	5	45	
		p-l	0.29± 0.09	4	36	
	<i>E.grandis</i>	p-c	0.11	1	51	
		p-c	0.45± 0.18	8	18	
	Diámetro	<i>E.globulus</i>	p-l	0.39	5	529
			p-l	0.07	2	46
<i>E.regnans</i>		p-l	0.13	4	16	
		p-l	0.23	6	14	
<i>E.globulus</i>		p-l	0.24± 0.07	6	45	
		p-c	0.30± 0.16	8	18	
Forma de la copa	<i>E.obliqua</i>	p-l	0.39	5	529	
		p-l	0.57	13	216	
	<i>E.regnans</i>	p-l	0.10	10	64	
		p-c	0.19± 0.17	4	21	
	<i>E.globulus</i>	p-l	0.46± 0.28	4	13	
		p-l	0.13± 0.05	18	36	
Forma del Fuste	<i>E.globulus</i>	p-l	0.29± 0.08	6	45	
		p-c	0.33± 0.11	8	71	
	<i>E.regnans</i>	p-l	0.15	7	64	
		p-l	0.22± 0.07	6	45	
Densidad Madera	<i>E.grandis</i>	p-c	0.46± 0.18	8	71	
		p-l	0.07	3	38	
	<i>E.nitens</i>	p-l	0.07	3	38	
Longitud de la fibra	<i>E.grandis</i>	p-c	0.45± 0.18	8	18	
		p-c	0.54± 0.19	8	18	

1.9 - Indicadores del Mejoramiento individual.

Diferencial de selección. (S): La medida de la selección aplicada, es la superioridad promedio de los progenitores seleccionados que consiste en el valor fenotípico medio de los individuos seleccionados como progenitores, expresado como una desviación con respecto a la media de la población.

$$S = \bar{X}_S - \bar{X}_B$$

Respuesta a la selección (R): El cambio producido por la selección sobre la población base, depende de la heredabilidad del carácter y de la intensidad de la selección aplicada, medida conforme al diferencial de selección,

$$R = H_e^2 \times S$$

Ganancia, $G = R + \bar{X}_B$

Esto representa la cuantía del incremento sobre la población base después de finalizado el programa de mejoramiento.

1.9.1 - Interacción genotipo ambiente

Otro objetivo de los ensayos de progenies es estimar la estabilidad de los distintos genotipos evaluados bajo ambientes contrastados.

La interacción genotipo x ambiente tiene interés tanto en mejora como en conservación, como un importante indicador de la evolución. Si la interacción es elevada, la heredabilidad obtenida del ensayo completo será reducida.

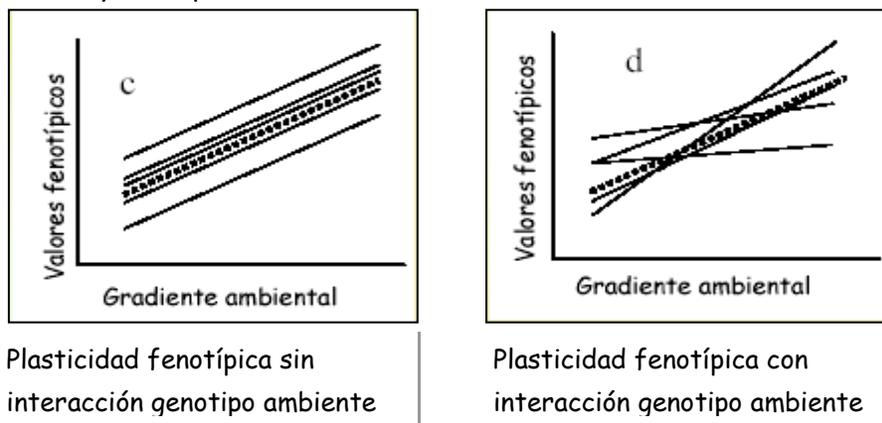


Figura 1.8 – Efecto de ambiente sobre el comportamiento fenotípico de diferentes genotipos.

Cuando el mismo grupo de genotipos es plantado en pruebas ubicadas en sitios distintivamente diferentes, a veces se encuentra que el ordenamiento de los genotipos cambió marcadamente. Un clon, familia o procedencia que es el mejor en un sitio húmedo y fértil puede estar entre los peores en un sitio seco e infértil. La expresión estadística para este cambio en el ordenamiento es denominada interacción genotipo-ambiente (IGE) y en las pruebas de procedencias se le conoce como interacción sitio-procedencia. Es estimada mediante el análisis de datos procedentes de varias pruebas con los mismos clones o lotes de semilla y por la estimación de la correlación entre el crecimiento en un sitio con el crecimiento en otro sitio.

Un caso extremo es el excelente crecimiento de las procedencias norteñas de *E. camaldulensis* en sitios tropicales de verano húmedo y su pobre crecimiento en sitios mediterráneos de inviernos húmedos y lo opuesto para las procedencias sureñas. Claramente, las procedencias norteñas están bien adaptadas al ambiente tropical y las sureñas no lo están. Algunas especies con una distribución geográfica menor y un ambiente natural menos variable han mostrado una escasa interacción sitio-procedencia, por ejemplo *E. pilularis*, mientras que otras tales como *E. nitens* tienen una interacción sustancial, en este caso con respecto a la resistencia a las enfermedades.

Cuando se evalúa la importancia práctica de la IGE se pueden estimar los costos y beneficios adicionales de dividir las actividades de mejoramiento por regiones, dentro de las cuales la IGE es mínima. Además, se puede calcular cuánto de la ganancia genética potencial pudiera perderse cuando se ignora la interacción en ciertos sitios. Puede esperarse que algunos genotipos contribuyan más a la interacción que otros. Estos genotipos interactivos pudieran ser rechazados, dejando un grupo de genotipos que sean relativamente estables en la mayoría de los sitios de plantación.

1.10 - Mejoramiento por retrocruzamiento

Se practican retrocruces con la variedad más deseada (por ejemplo un híbrido con cualquiera de sus progenitores). Se usa para la transferencia de genes específicos a una buena variedad, la cual es deficiente en una o varias características.

Este método es útil en plantas cultivadas, las perspectivas de este método en la mejora de árboles son limitadas debido a los largos períodos de vida de estos, aunque en especies con madurez sexual temprana este tipo de mejoramiento podría aplicarse si el carácter a transferir puede evaluarse en edades juveniles.

Los caracteres más apropiados para transferir son aquellos con alta heredabilidad y gran valor económico como pueden ser resistencia a enfermedades.

1.11 - Mejoramiento por hibridación

La superioridad de los híbridos esta dado por el “vigor híbrido” o heterosis presente. Líneas puras, clones, razas o variedades pueden ser usados para obtener este efecto heterótico. Las posibilidades de este tipo de mejora en especies forestales son:

- Hibridación interespecífica: Combina rasgos útiles de una especie con otra, resultando un híbrido con características intermedias (ejemplo: híbrido de caoba entre las especies *Swietenia macrophylla* King X *Swietenia mahogany* Jacq, combina la mayor velocidad de crecimiento y cierta resistencia al ataque de *Hipsipilla grandella* de *S. macrophylla* con la alta calidad de la madera de *S. mahogany*). Por lo general es poco útil en el mejoramiento forestal debido a los bajos rendimientos de semillas viables o bajas producciones de semillas híbridas.

Este método de hibridación interespecífica sería más prometedor si se asocia con la propagación vegetativa, de esta forma los mejores individuos de estos cruces podrían ser propagados masivamente.

También el cruzamiento entre razas o procedencias, si estas fueran divergentes genéticamente, el cruce resultante será heterocigótico.

1.12 - Mejoramiento por selección recurrente

Método de mejoramiento diseñado para concentrar los genes favorables dispersos entre un gran número de individuos, mediante la selección en cada generación, entre la descendencia producida por apareamiento de los individuos seleccionados (o su descendencia producida por autofecundación) de la generación anterior. Permite a la vez mantener la variabilidad genética.

Los tipos de selección recurrente son: simple, para habilidad general de combinación, para habilidad específica de combinación y recíproca.

1.13 - La varianza genética aditiva

Puede ser estimada a partir del análisis de progenies de polinización libre establecidas en pruebas de campo adecuadas usando la “habilidad combinatoria general” (HCG) de varios individuos cuyas progenies estén bajo prueba, es decir, el comportamiento promedio de cada parental en los cruzamientos con otros árboles (la HCG puede ser estimada más precisamente con grupos formados por varias progenies de polinización controlada empleando diseños de cruzamiento apropiados).

Tabla 1.7 - Ejemplo de diseño de cruces controlados para determinar habilidad combinatoria general y específica.

Cruce dialélico completo entre 6 genotipos. Valores fenotípicos de las familias

Parental	1	2	3	4	5	6	Media
1	-	32	24	25	26	21	25.6
2	33	-	31	31	29	30	30.8
3	23	30	-	25	23	23	24.8
4	25	32	24	-	21	27	25.8
5	24	28	24	22	-	34	26.4
6	20	31	22	26	32	-	26.2
Media	25	30,6	25	25,8	24,2	27	26.6

Desviación con respecto a la media de cada familia.

El parental No 2 presenta alta capacidad de combinación general.

Parental	1	2	3	4	5	6	Media
1		5,4	-	-	-	-	-1
2	6,4		4,4	4,4	-	3,4	2,2
3	-	3,4		-	-	-	-1,8
4	-	5,4	-		-	0,4	-0,8
5	-	1,4	-	-		7,4	-0,2
6	-	4,4	-	-	5,4		-0,4
Media	-	4	-	-	-	0,4	

Habilidad combinatoria específica.

El cruzamiento de dos parentales que tengan una alta habilidad combinatoria general permite predecir con seguridad un resultado muy bueno, lo que se demuestra por el comportamiento de sus progenies. El comportamiento superior de un cruzamiento particular o un individuo superior en una plantación puede ser debido a efectos genéticos no aditivos. Tan alta “habilidad combinatoria específica” (HCE) es resultado de la casualidad y es difícil planificarla o predecirla. Además, esa superioridad no es transmitida a la próxima generación porque la interacción favorable entre genes se rompe como consecuencia del apareamiento y la recombinación genética que ocurre durante la reproducción sexual.

Aún cuando la varianza no aditiva exceda a la varianza aditiva, como ocurrió con el volumen en un estudio hecho con *E. grandis*, la selección para la HCG será efectiva pues ella opera donde quiera que la varianza aditiva esté presente.

Por ejemplo, el comportamiento de casi todas las 71 familias en la prueba de progenies (Tabla 1.8) estuvo cercano al volumen esperado del comportamiento promedio de cada parental durante varios cruzamientos. Considérese el mejor cruzamiento 50 x 4, que tuvo un valor observado de 0.79. El parental femenino 50 tuvo un volumen promedio, luego de seis cruzamientos, de 0.597 que es 0.107 mayor que la media general de 0.490. El parental masculino 4 tuvo un volumen promedio, luego de siete cruzamientos, de 0.627, 0.137 mayor que la media general. Entonces, el valor esperado para el cruzamiento 50 x 4 es: **$0.490 + 0.107 + 0.137 = 0.734$** muy próximo al valor observado de 0.79. Similarmente, para la familia promedio 10 x 37 y para la peor familia 10 x 64, los valores observados y esperados estuvieron muy cercanos (0.49 y 0.510; 0.23 y 0.181).

Las mayores desviaciones de los valores esperados, tales como 15 x 39 y 35 x 4, son considerados ejemplos de habilidad combinatoria específica resultantes de la acción genética no aditiva. (La desviación es tanto por encima como por debajo del valor esperado, aunque el mejorador está usualmente interesado en el cruzamiento que es superior al valor esperado). Sin embargo, el objetivo del mejorador de lograr varios cruzamientos superiores sin un costo excesivo sería fácilmente alcanzable cruzando lo mejor con lo mejor (ver Tabla 1.8). La selección de lo mejor podría ser hecha en una prueba de progenies por polinización abierta y a corto plazo, para ordenar los 20 parentales de la Tabla 1.8 según su habilidad combinatoria general.

Para el mejoramiento poblacional el procedimiento comúnmente utilizado de la selección recurrente para la habilidad combinatoria general consiste, sólo, en la selección para los efectos aditivos. Ninguna ventaja puede obtenerse de la dominancia o la epistasia. Esto será de poca importancia si, como comúnmente se ha supuesto, en casi todos los caracteres de los árboles forestales están disponibles grandes cantidades de varianza genética aditiva, al igual que de varianza no aditiva. Esta es la razón por la que la domesticación y el mejoramiento están en un estadio tan inicial en las cosechas arbóreas para la producción de madera.

Cuando en una plantación un árbol plus es talado y propagado masivamente por estacas obtenidas de los rebrotes de las yemas basales, se está obteniendo una ventaja inmediata tanto de los efectos genéticos aditivos como no aditivos, que da lugar a que estos individuos sean superiores. En general, la variación genética no aditiva sólo es accesible al mejorador arbóreo por medio de la propagación vegetativa. Como alternativa, la polinización controlada a gran escala para repetir cruzamientos probadamente superiores, es una técnica que actualmente no está disponible para la mayoría de las especies arbóreas.

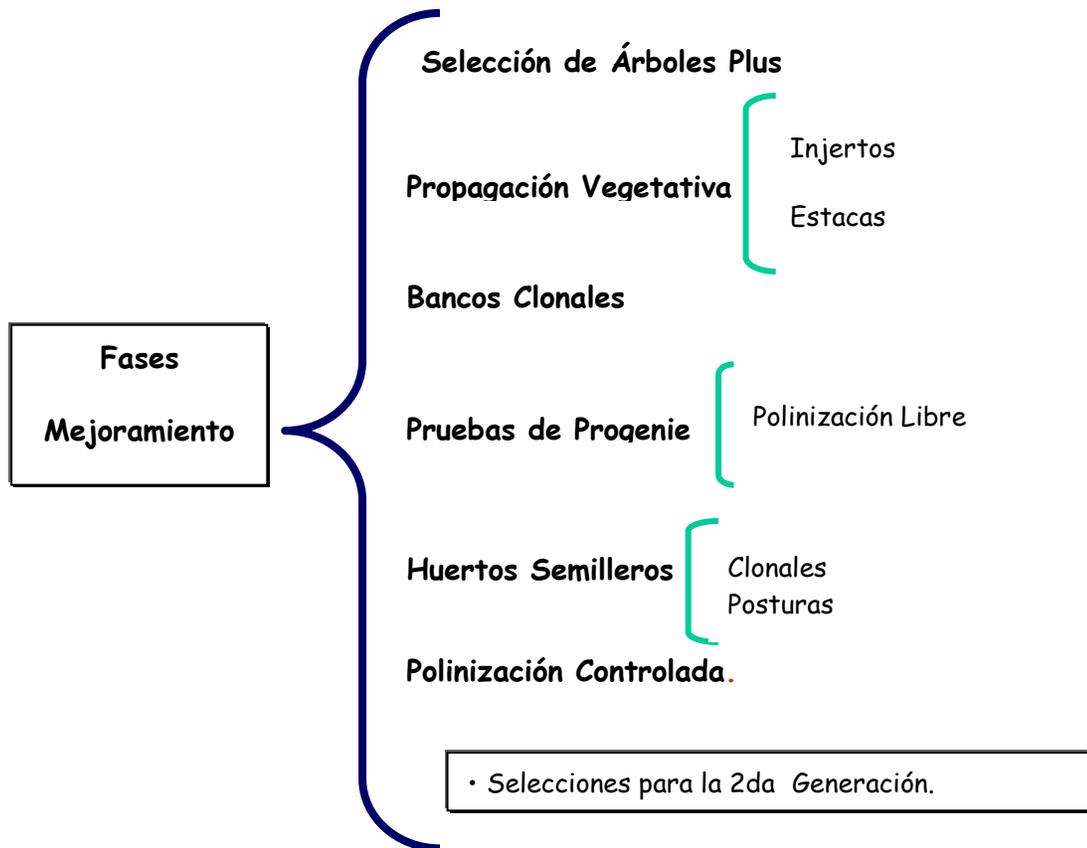
Tabla 1.8 - Crecimiento medio de volumen por árbol (m³/árbol) para parte de las 71 familias de hermanos completos en un diseño dialelo incompleto (20 x 20) con *E. grandis* a los 8.7 años de edad.

Parental	4	15	10	37	35	39	64	Media
4		0.77 ⁽²⁾	-	-	-	0.47	-	0.623
6	0.73 ⁽⁵⁾	-	-	-	-	-	-	0.599
50	0.79 ⁽¹⁾	-	0.50	-	-	-	-	0.597
37	0.74 ⁽⁴⁾	-	-	-	-	-	-	0.557
15	-	-	-	-	-	0.71	-	0.552
58	0.65	-	-	-	-	0.44	-	0.539
35	0.42	0.61	-	0.58	-	-	-	0.535
45	-	0.64	-	-	-	-	0.34	0.515
38	-	-	-	-	-	-	-	0.512
101	0.52	-	-	0.49	-	-	-	0.501
66	-	-	-	-	-	0.46	-	0.474
22	-	-	-	0.48	-	-	-	0.459
36	-	-	-	0.52	-	0.46	-	0.446
17	-	-	-	-	-	-	0.34	0.440
60	-	-	-	-	-	-	-	0.439
44	0.54	0.32	-	0.43	0.49	-	-	0.428
64	-	-	-	-	-	0.35	-	0.414
10	-	-	-	-	-	-	0.23	0.369
Media	0.627	0.583	0.503	0.499	0.490	0.480	0.302	

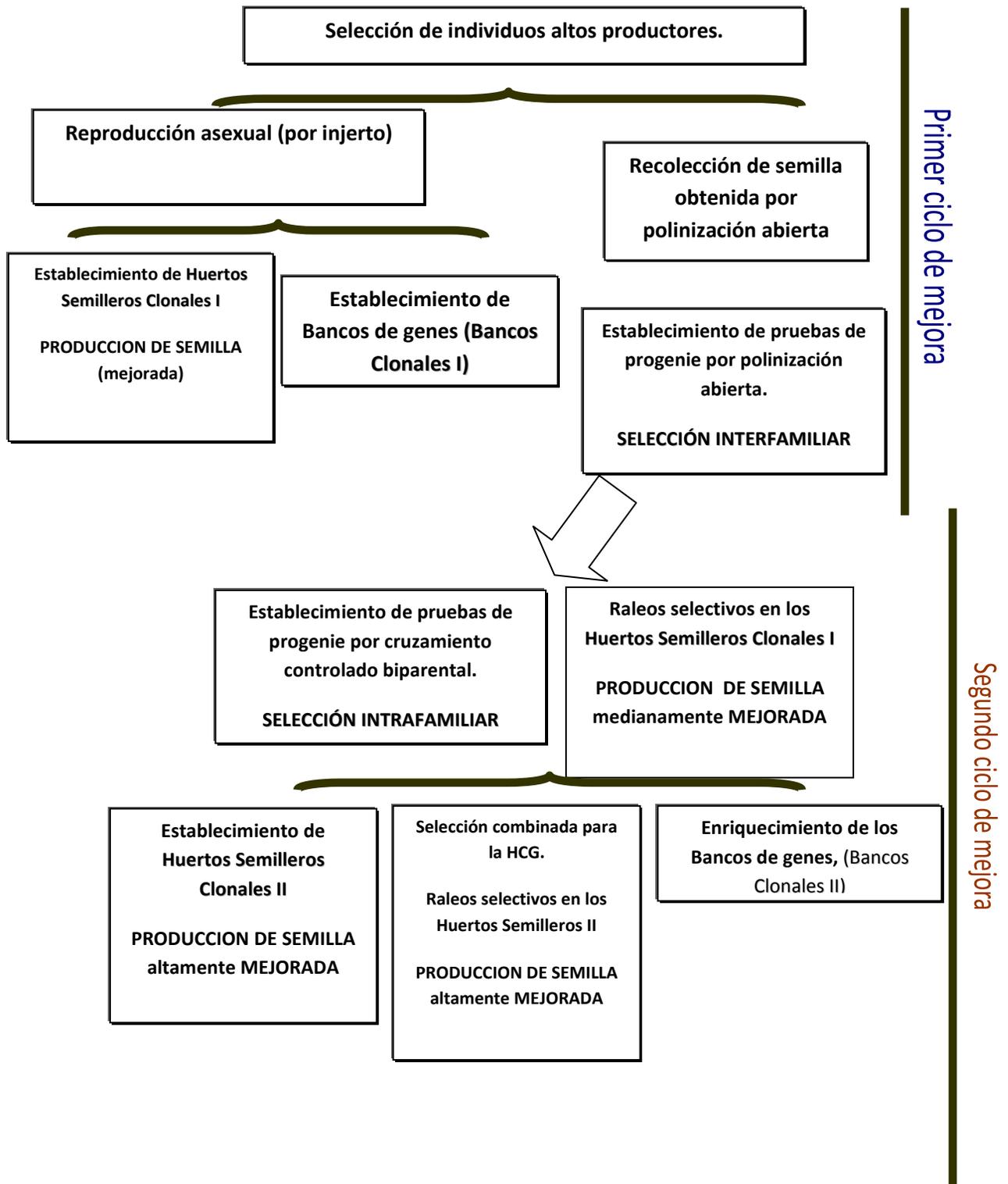
Nota: La columna de valores promedios de la extrema derecha refleja los valores obtenidos en base a las 71 familias y no sólo a las mostradas en la Tabla.

El orden de las mejores 5 familias está entre paréntesis. Los parentales están ordenados según el volumen medio de su progenie, las madres en el extremo izquierdo y los padres (sólo una parte) en la línea superior. Note que las familias con volúmenes elevados están principalmente en el borde superior izquierdo de la tabla y que aquellas con volúmenes pequeños están principalmente en la parte inferior derecha.

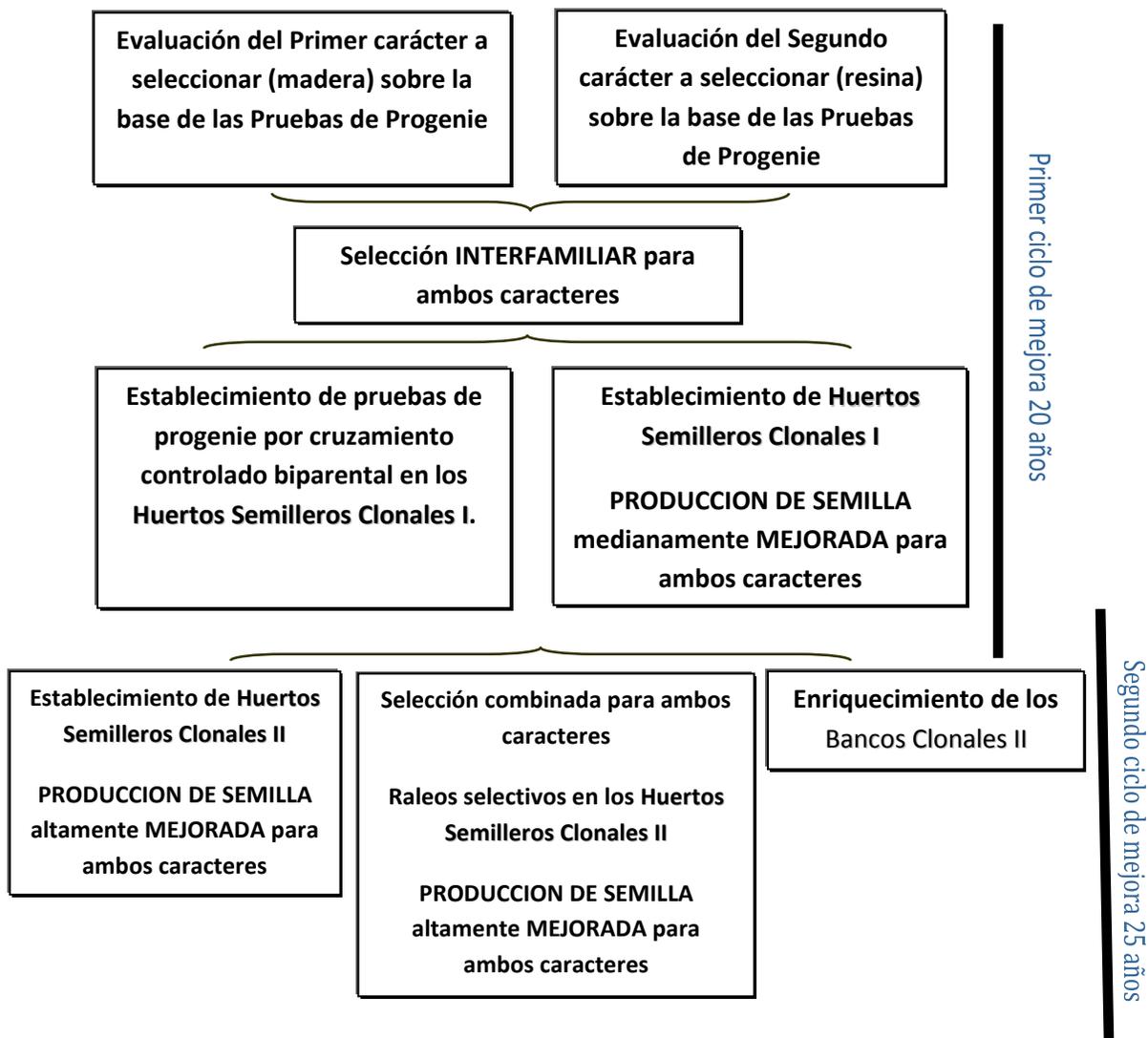
1.14 - Resumen de las distintas fases del mejoramiento genético a partir de la selección individual



1.15 - Esquema del programa de mejoramiento genético para el incremento de volumen de madera en *Pinus caribaea*.



1.16 - Esquema del programa de mejoramiento propuesto para el incremento simultáneo del rendimiento de resina y del volumen de madera en *Pinus caribaea*.



1.17 - Mejoramiento por selección masal

Se seleccionan los individuos deseables y se recoge su semilla de polinización abierta, la cual se mezcla para producir la generación siguiente, nuevas plantaciones, en las cuales llegado el momento, se seleccionan los mejores individuos, continuando de esta forma el proceso de mejora.

La efectividad de este método depende de la heredabilidad (H_e^2) del carácter y por la intensidad de selección (i).

La selección masal puede que sea efectiva en caracteres como rectitud de fuste y hábitos de ramificación, así como en la adaptación de una especie exótica.

La selección masal combinada con pruebas de progenie puede ser más efectiva. En este caso se reservan para la producción de semillas los mejores individuos de las mejores familias (incluye selección entre y dentro de las mejores familias).

Un método más económico y práctico sería establecer huertos semilleros de brinzales de polinización abierta. En este caso se mezcla la semilla de los árboles selectos, se planta el huerto a poco espaciamiento y posteriormente se ralea sobre la base del fenotipo solamente. Este método permite el establecimiento barato de grandes áreas de huertos y puede esperarse se produzca casi tanta ganancia como con los huertos con pruebas de progenie. Para evitar riesgos de consanguinidad deben incluirse gran cantidad de semillas.

1.17.1 - Indicadores del mejoramiento por selección masal

1.17.1.1 - Ganancia genética

La expresión más simple de la ganancia genética obtenida por selección masal es la mitad del producto de la intensidad de selección (i) por dos parámetros genéticos, la desviación standard fenotípica de la población (σ_p) y un estimado apropiado de la heredabilidad en sentido estricto (H_e^2):

$$R = \frac{1}{2} i \sigma_p H_e^2$$

El factor $\frac{1}{2}$ se incluye porque sólo los parentales femeninos son seleccionados. La intensidad de selección (i) está expresada en unidades de desviación standard y se obtiene a partir de tablas, por ejemplo la de Falconer (1989, pág. 354).

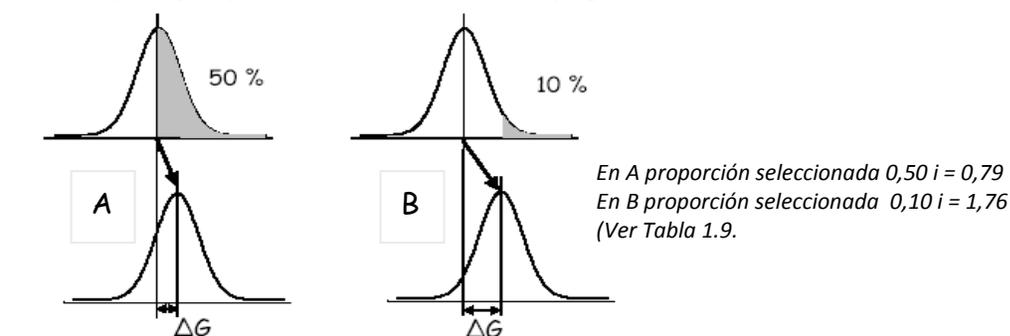


Figura 1.9 - Intensidad de selección y ganancia genética

Tabla 1.9 – Valores de intensidad de selección para diferentes proporciones de la población seleccionados.

Proporción Seleccionada	Intensidad de selección	Proporción Seleccionada	Intensidad de selección	Proporción Seleccionada	Intensidad de selección
0.01	2.64	0.45	0.87	0.87	0.24
0.02	2.39	0.46	0.86	0.88	0.23
0.03	2.27	0.47	0.85	0.89	0.21
0.04	2.16	0.48	0.83	0.90	0.19
0.06	2.08	0.49	0.81	0.91	0.18
0.07	2.00	0.50	0.79	0.92	0.16
0.08	1.84	0.51	0.78	0.93	0.14
0.09	1.80	0.52	0.76	0.94	0.13
0.10	1.76	0.53	0.75	0.95	0.11
0.11	1.70	0.54	0.73	0.96	0.09
0.12	1.65	0.55	0.71	0.97	0.07
0.13	1.62	0.56	0.70	0.98	0.05
0.14	1.59	0.57	0.68	0.99	0.03
0.15	1.54	0.58	0.67	1.00	0.003
0.16	1.51	0.59	0.65		
0.17	1.49	0.60	0.64		
0.18	1.45	0.61	0.62		
0.19	1.42	0.62	0.61		
0.20	1.40	0.63	0.59		
0.21	1.36	0.64	0.58		
0.22	1.34	0.65	0.57		
0.23	1.31	0.66	0.55		
0.24	1.29	0.67	0.53		
0.25	1.24	0.68	0.52		
0.26	1.21	0.69	0.51		
0.27	1.19	0.70	0.49		
0.28	1.17	0.71	0.48		
0.29	1.15	0.72	0.46		
0.30	1.13	0.73	0.45		
0.31	1.11	0.74	0.43		
0.32	1.09	0.75	0.42		
0.32	1.07	0.76	0.40		
0.35	1.05	0.77	0.39		
0.36	1.03	0.78	0.38		
0.37	1.01	0.79	0.36		
0.38	1.00	0.80	0.35		
0.39	0.98	0.81	0.33		
0.40	0.96	0.82	0.32		
0.41	0.94	0.83	0.30		
0.42	0.93	0.84	0.29		
0.43	0.91	0.85	0.27		
0.44	0.89	0.86	0.26		

La cantidad de variación en una población puede ser a veces conjeturada con suficiente aproximación como para hacer un cálculo preliminar de la ganancia. Por ejemplo, cuando la variación de varios caracteres (volumen, rectitud, etc.) esté expresada en forma de coeficiente de variación, i.e. la desviación standard de la media dividida por la media general del carácter y se encuentre entre 10-15 %.

Considere el mejoramiento genético de una población mediante la selección separada de dos caracteres: la densidad de la madera y el diámetro del árbol. La densidad es cara de medir y en consecuencia una intensidad de selección de 1 en 4 (proporción seleccionada 0,25) ($i = 1.24$) sería apropiada. La variación en la densidad no es extrema; para una densidad media de 400 kg.m^{-3} la desviación standard (σ_p) puede ser de 40 kg.m^{-3} , i.e., el coeficiente de variación es 10 % y $\sigma_p = 40$. La heredabilidad es usualmente alta (alrededor de 0.40). La ganancia genética por generación para la densidad sería:

$$R = \frac{1}{2} \times 1.24 \times 40 \times 0.40 = 9,92 \text{ kg.m}^{-3}$$

$$\text{Ganancia (\%)} = (9,92/400) \times 100 = 2.48 \%$$

El diámetro es barato y fácil de medir y una intensidad de selección de 1 en 100 ($i = 2.64$) podría ser apropiada. Hay una variación considerable entre árboles en diámetro, digamos $20 \pm 4 \text{ cm}$ ($\sigma_p = 4$).

La heredabilidad del diámetro es baja (alrededor de 0.10). La ganancia genética por generación para el diámetro sería:

$$R = \frac{1}{2} \times 2.64 \times 4 \times 0.10 = 0.532 \text{ cm}$$

$$\text{Ganancia (\%)} = (0.532/20) \times 100 = 2.7 \%$$

Tales cálculos aproximados pueden dar al mejorador arbóreo una idea de cuánta ganancia debe esperar por generación con una simple selección masal con polinización libre, para un único carácter poligénico. Con valores mayores de i , H_e^2 , y σ_p podría esperarse una ganancia de 5-10 % en la población. Procedimientos de mejora más elaborados y caros con polinización controlada (selección de ambos padres), pruebas de progenies e índice de selección serían necesarios para superar un 20 % de ganancia por generación en un único carácter.

La ganancia por generación se reduce si dos caracteres correlacionados inversamente, tales como el diámetro y la densidad, son seleccionados al mismo tiempo. El número de caracteres, incluso caracteres independientes, que esté siendo seleccionado a una misma vez debe ser pequeño; de otra manera, cada carácter sólo puede ser seleccionado a una intensidad muy baja. La ganancia también puede ser reducida por la interacción genotipo-ambiente.

Han sido obtenidas ganancias genéticas de muy alta magnitud, 50-100 % en volumen de madera, por medio de la selección de especies o procedencias y la propagación vegetativa masiva de los individuos superiores seleccionados. Sin embargo, estos espectaculares incrementos en la producción de las plantaciones son eventos que sólo ocurren una vez. Habiéndose obtenido una variedad bien adaptada mucho más productiva que la variedad inferior usada previamente, las próximas etapas de la selección producirán ganancias más modestas. Las pequeñas ganancias obtenidas por mejoramiento poblacional serán repetibles y acumulables en cada generación demostrando que la estrategia de mejoramiento está bien trazada, que evita la consanguinidad y que está basada en buenos estimados de los parámetros genéticos de la especie. Mientras más información genética

esté disponible, con más confianza el mejorador puede seleccionar sobre una base racional entre diversas estrategias alternativas de mejoramiento, usando tales métodos para la estimación de la ganancia genética.

1.18 - Avances del mejoramiento genético en Cuba.

En la actualidad se llevan adelante nueve programas de mejoramiento genético con las siguientes especies: *Pinus caribaea* var. *caribaea*, *Pinus cubensis*, *Pinus tropicalis*, *Hibiscus elatus*, *Cedrela odorata*, *Eucalyptus* sp., *Casuarina equisetifolia*, *Tectona grandis* y (*Swietenia macrophylla* x *S. mahagoni*), en su gran mayoría por selección recurrente (excepto el caso de *Swietenia* que es por hibridación) y en todos los casos el objetivo principal de mejora es el aumento de los rendimientos de madera por hectárea, excepto en *Eucalyptus* sp. para la producción de cujes o postes; *C. equisetifolia* para la producción de energía.

Adicionalmente, en las tres especies de pino se desarrollan alternativas de los programas iniciados originalmente, con variantes multipropósito madera-resina.

En 1990 se habían establecido 41 pruebas de progenies en 6 provincias del país que incluían la polinización libre, cruzamientos controlados biparentales, obtención de líneas puras por autofecundación, hibridación natural interespecífica, etc. Paralelamente se habían creado 11 bancos clonales para la protección paulatina de los genotipos seleccionados como base de los programas de mejoramiento.

Cuatro de estas especies cuentan ya con huertos semilleros de primera generación en producción, tres de ellos clonales (*P. caribaea* var. *caribaea*, *H. elatus* y *P. cubensis*) y uno de brinzales (*P. tropicalis*), en tanto que con *Eucalyptus* sp. se ha desarrollado con éxito la tecnología de propagación por estacas, lo que permite reproducir directamente los árboles plus seleccionados a partir de sus rebrotes basales luego de talados, ganándose así tiempo y aprovechándose simultáneamente las varianzas genéticas aditiva y no aditiva.

Por otra parte, en *H. elatus* se han efectuado investigaciones citogenéticas que señalan la existencia de alteraciones cromosómicas tanto durante la mitosis, lo que podría traer serias dificultades para la obtención de los resultados esperables del programa de mejoramiento genético con esta especie.

Los intervalos de ganancia genética esperable que se han estimado presentan un rango mínimo de 7 % a 34 % en *P. tropicalis* y uno máximo de 40 % a 49 % en *Eucalyptus* sp., aunque no existen valores reportados aún para cuatro especies (*C. odorata*, *C. equisetifolia*, *T. grandis* y los híbridos de *Swietenia*).

En el país no se ha iniciado todavía ninguna prueba de rendimiento de madera que permita validar los estimados teóricos obtenidos de ganancia genética y prácticamente no se cuenta con investigaciones realizadas sobre las correlaciones genéticas (edad-edad ó carácter-carácter), aspectos cuyo desarrollo será necesario abordar a corto plazo.

Un nivel de importancia aún mayor reviste el completar la conservación de los genotipos ya seleccionados (árboles plus) como población parental de los programas de mejoramiento en desarrollo, el ampliar la evaluación de estos genotipos en cantidad y distribución espacial y el profundizar en las investigaciones sobre los posibles efectos de la interacción (genotipo x ambiente) para las especies bajo mejora cuya distribución sea más amplia.

1.18.1 - Mejoramiento por selección masal.

Hasta 1990 existían en el país un total de 110 fuentes seleccionadas de semillas forestales (comúnmente denominadas masas semilleras) en 11 provincias, que cubrían 2 987 ha y comprendían 41 especies arbóreas, estando incluidas en ellas tanto áreas naturales como plantaciones.

Actualmente existen un conjunto de Normas Ramales del Ministerio de la Agricultura que regulan la clasificación de fuentes semilleras esta actividad completamente, incluyendo una clasificación cubana de las fuentes de semillas forestales, existiendo en el país existen fuentes semilleras en todas las categorías, incluyendo los rodales semilleros de procedencia y los huertos semilleros, siendo las principales diferencias que el registro y control de las fuentes cubanas de semillas forestales arbóreas está a un nivel inferior al alcanzado actualmente en la región y que no siempre la semilla utilizada para los programas de forestación y reforestación que se desarrollan por las empresas forestales procede de fuentes seleccionadas.

Un aspecto cuya solución será de particular importancia en este campo por su repercusión en el mejoramiento genético de *Pinus tropicalis* es la identificación de los factores que determinan la baja capacidad germinativa de las semillas de esta especie, situación que parece estar influenciada, entre otros problemas, por un proceso de postmaduración asociado con la presencia de una elevada incidencia de microorganismos, quizás incluso endógenos, en la semilla.

1.19 - La mejora genética asistida por biotecnología

La biotecnología puede describirse como "cualquier aplicación tecnológica que utiliza sistemas biológicos, organismos vivos o derivados de ellos, para elaborar o modificar productos o procesos para un uso específico". Esto puede abarcar una extensa variedad de técnicas, pero las tres áreas principales del sector forestal que serán probablemente importantes son: 1) el uso de métodos de propagación vegetativa, (*se verá en el capítulo de propagación*) 2) el uso de marcadores genéticos moleculares, y 3) la producción de árboles genéticamente modificados (árboles GM).

1.19.1 - Aplicaciones

- Los cultivos haploides.
- El uso de la variación somaclonal.
- La fusión de protoplastos.
- Marcadores moleculares
- La ingeniería genética.
- La selección *in vitro*.

1.19.1.1 - Los cultivos haploides: Cultivo de anteras u óvulos con el fin de obtener un individuo haploide, que posteriormente será diploidizado. Permite la expresión de alelos recesivos.

1.19.1.2 - Variación somaclonal: Inducción de variación genética *in vitro* por efecto sobre el tejido vegetal del medio de cultivo, hormonas, ciclos de cultivo, etc.

1.19.1.3 - Inducción de mutaciones *in vitro*: Obtención de mutantes por efecto de agentes químicos, radiaciones, etc.

1.19.1.4 - Marcadores genéticos moleculares

En la mejora y selección de los genotipos mejores, los errores de muestreo y etiquetado son difíciles de detectar mediante una inspección visual de las plantas. Aunque los marcadores isoenzimáticos pueden ser utilizados para detectar estos errores, se sabe que dichos marcadores son afectados por las condiciones ambientales y las diferentes etapas de desarrollo de la planta y no siempre prevén la distinción entre los genotipos.

Por contraste, los marcadores basados en el ADN superan estas desventajas y toman en consideración la diferenciación, o la dactiloscopia, de los genotipos individuales. Actualmente, el sistema de marcador basado en el ADN más conocido es el que se basa en la PCR (reacción en cadena de la polimerasa) una técnica de ADN conocida como RAPD (ADN polimórfico de ampliación aleatoria). Esta técnica toma en consideración la identificación positiva de los clones, la construcción de mapas de conexiones y estudios sobre valoración de importantes rasgos cuantitativos en los clones de interés, entre otros.

Los marcadores genéticos son esencialmente secuencias de ADN que son indicativas de un ancestro común. El desafío para el genetista es buscar las relaciones entre estos marcadores y las características de árboles a partir de pedigrís o poblaciones específicas.

Con interpretaciones correctas, los marcadores genéticos son invaluable para examinar los modelos de variación genética entre y dentro de las poblaciones, evaluar los niveles de cruzamiento externo y endogamia y la identificación genética o "fingerprinting" (huellas dactilares) de variedades o pedigrís.

Los datos de los marcadores genéticos se pueden utilizar también para ayudar a la selección inicial de los mejores genotipos, en lugar de esperar a que el árbol exprese su carácter mucho más tarde. Sin embargo, la selección asistida con marcadores (SAM) todavía no se aplica de forma rutinaria en los programas de mejora genética de árboles, en gran parte debido a los inconvenientes económicos (es decir, las ganancias genéticas adicionales no son generalmente suficientemente grandes para compensar los costos de aplicación de la tecnología). Así, es probable que la SAM sólo se aplique a un puñado de especies y situaciones, p.ej. algunos de los principales pinos utilizados comercialmente y especies de *Eucalyptus*. Los marcadores moleculares son en primer lugar, por lo tanto, una herramienta de información y se usan para localizar ADN/genes que puedan ser de interés para la transformación genética, o información sobre la estructura de las poblaciones, sistemas de apareamiento y confirmación del pedigrí.

1.19.1.5 - Ingeniería genética. Árboles GM

La modificación genética de las plantas suele incluir la introducción artificial de genes bien caracterizados procedentes de otras especies en un nuevo genoma vegetal, que se expresará después como un carácter novedoso. La "*Biolística*" (es decir explosión controlada del ADN dentro del núcleo de la célula) o los vectores de microorganismo (p.ej. *Agrobacterium*) que llevan el gen específico de interés son utilizados normalmente para introducir el gen o los genes. Naturalmente, la expresión a largo plazo o adecuada del gen en la planta GM es crítica.

Para ser de valor económico, los árboles GM tienen que ofrecer características únicas que no pueden ser económicamente proporcionadas mediante programas convencionales de mejora genética y que son capaces de compensar los costos en el desarrollo de la tecnología. Los caracteres que han sido hasta ahora considerados para modificación genética potencial de los árboles forestales son la resistencia a los herbicidas, la reducción de la floración o esterilidad, la resistencia a los insectos y la química de la madera. Aunque los programas de mejora genética convencional de árboles han podido introducir cambios en la resistencia a los insectos y en la calidad de la madera, tienen posibilidades limitadas de incorporar caracteres tales como la resistencia a los herbicidas, cambios específicos en la química de la madera o reducción de la floración. Con las tecnologías GM, es probable que estas posibilidades lleguen a estar a nuestro alcance.

La habilidad de manejar genéticamente las especies de árboles forestales tiene enormes aplicaciones potenciales para la mejora de los árboles. En los últimos años ha habido una serie de informes de expresión exitosa transitoria de genes introducidos en varios sistemas de cultivo de eucaliptos. Sin embargo, comparados con las cosechas agronómicas, importantes desde un punto de vista económico, los éxitos en las especies forestales son limitados en lo que se refiere a la producción de plantas modificadas genéticamente y al aislamiento de genes funcionales y económicamente útiles.

1.19.1.5.1 - Principales aplicaciones de la ingeniería genética en el campo forestal

Resistencia a los herbicidas. La resistencia a los herbicidas en los álamos es probablemente la tecnología GM mejor desarrollada en los árboles forestales. La primera preocupación con las plantas GM resistentes a los herbicidas es la evidencia del desarrollo de la resistencia en las malas hierbas. El riesgo puede ser considerablemente menor en el sector forestal que en la agricultura, ya que los herbicidas sólo se aplican durante un corto período de tiempo y con menos aplicaciones, pues el control total de las malas hierbas no es necesario en las plantaciones de árboles forestales. La introducción de resistencia a los herbicidas con la tecnología GM puede ser una de las modificaciones genéticas más viables y aplicadas en los árboles; sin embargo, sólo es probable para unas pocas especies bien desarrolladas en ciertas situaciones, como en plantaciones intensivas de álamo para fibra.

La segunda cuestión se refiere naturalmente a los efectos en poblaciones silvestres de árboles adyacentes o locales si se produce un cruzamiento (p.ej. en áreas importantes de conservación in situ). Si la aceptabilidad de este riesgo es demasiado grande, puede ser necesario incorporar en las líneas de árboles GM la floración reducida o transgenes de esterilidad.

Floración reducida o esterilidad. La floración reducida en los árboles forestales puede ser deseable para reorientar los productos de la fotosíntesis hacia la producción de madera, en lugar de hacia los tejidos reproductivos. Sin embargo, como nuestro conocimiento sobre la reasignación de estos recursos internos en un árbol no está bien cuantificado en este momento, la principal justificación para una floración reducida o el desarrollo de esterilidad es reducir considerablemente el flujo de genes a las poblaciones silvestres adyacentes de la misma especie. Aunque se encuentran en marcha investigaciones importantes sobre los mecanismos de floración, la estabilidad de la expresión esterilidad-gen con el tiempo

tendrá que ser confirmada en ensayos de campo que reflejen las duraciones de turno esperadas.

Resistencia a los insectos. El desarrollo de GM resistentes a los insectos es actualmente corriente, pero plantea también algunas de las cuestiones ecológicas más complejas. En primer lugar, está la posible toxicidad de los compuestos producidos en las plantas GM resistentes a los insectos cuando se cultivan específicamente para el consumo humano, o en el sector forestal o para animales que no son objetivos. En segundo lugar, existen problemas ecológicos de cruzamiento con parientes silvestres, así como de la evolución de la resistencia en las poblaciones de insectos. Además, el largo período de generación de la mayoría de las especies arbóreas permite a muchas generaciones de poblaciones de insectos enfrentarse a un nuevo mecanismo de resistencia de un solo gen.

El método GM más desarrollado para la resistencia a insectos, tanto en el sector forestal como en la agricultura, ha sido el uso de genes de un patógeno natural del insecto, el *Bacillus thuringiensis* (Bt). Los álamos están de nuevo entre las especies arbóreas donde la tecnología está más avanzada. La investigación y el desarrollo de otros compuestos están en marcha para reducir la dependencia de un grupo relativamente limitado de toxinas naturales Bt. Debido a las complejas ramificaciones ecológicas y a los problemas públicos que rodean a las plantas GM resistentes a los insectos, se necesitarán unos altos niveles de laboratorios científicamente competentes y de ensayos de campo.

Química de las propiedades de la madera. Genes importantes en el camino del desarrollo de la lignina en la madera han sido modificados para producir una composición especial de la madera en árboles muy jóvenes, con la finalidad de conseguir una producción de pulpa más fácil y ambientalmente más favorable. Dos preguntas importantes que quedan en el desarrollo de variedades o clones modificados en cuanto a la lignina son, "*¿qué valor extra existiría en plantaciones que utilicen tales árboles?*" y "*¿presentaría la madera alterada presentaría susceptibilidades a las tensiones ambientales?*" Una vez más, se necesitarán períodos considerables de ensayos de campo para responder a estas preguntas.

1.19.1.6 - Selección *in vitro*.

Esta técnica incluye la selección para un determinado carácter o rasgo (p.ej. la tolerancia a un metal pesado o a la sal) en una etapa preliminar en la fase de micropropagación. Aunque la selección *in vitro* se ha utilizado en cierta medida en las plantas de cultivo, los intentos en los árboles forestales se han limitado a la selección de caracteres GM expresados en árboles (p.ej. las técnicas de selección *in vitro* son un requisito básico en el proceso de clasificación de líneas clonales transformadas GM con éxito). Por tanto, se pueden combinar otros caracteres con los criterios básicos de selección *in vitro* requeridos para la clasificación GM (p.ej tolerancia al mercurio en el álamo amarillo, que podrían utilizarse para identificar líneas clonales útiles para fines fito-curativos).

1.20 - Avances de la Biotecnología en Cuba.

Estas actividades se encuentran en una etapa primaria de desarrollo, por ser las que más recientemente han comenzado, aunque a pesar de ello ya se han alcanzado algunos resultados básicos relacionados con las técnicas de micropropagación de *Hibiscus elatus*

Sw. y *Eucalyptus*; Con especies de la familia Meliaceae se iniciaron investigaciones a fines de los años 80 y principios de los 90, pero lamentablemente se interrumpieron a mediados de esa última década, reiniciándose recientemente sólo con *Azadirachta indica* y *Swietenia mahagoni* y su híbrido.

Un caso atípico muy especial lo constituye *Psidium salutare*(H.B.K.) Berg. (guayabita del pinar), arbusto de tronco leñoso perteneciente a la familia Myrtaceae cuya distribución natural comprende el Caribe y que en Cuba se encuentra restringido a Pinar del Río y la Isla de la Juventud en localidades contiguas a los bosques de pino. Esta especie ha cobrado gran importancia en los últimos años debido a la reducción creciente de sus poblaciones por la modificación antrópica de sus biotopos, en tanto que la demanda de sus frutos ha expresado un continuo ascenso para la elaboración de un licor aromático que se obtiene por maceración alcohólica, el cual tiene gran aceptación por el turismo nacional e internacional; sin embargo, la capacidad germinativa de la especie no rebasa un 30 % y su propagación vegetativa por métodos tradicionales no ha sido efectiva, lo que determinó que se acometieran investigaciones sobre micropropagación que dieron lugar a una tecnología completa para la reproducción asexual de la especie.

En el futuro inmediato se deberá trabajar intensamente en poner a punto las tecnologías de micropropagación de *P. caribaea* var. *caribaea*, *P. cubensis*, *P. tropicalis*, *Swietenia sp.* y *C. odorata*, según las siguientes perspectivas:

En lo que respecta al género *Eucalyptus*, aún cuando las investigaciones biotecnológicas han avanzado con diferentes niveles de éxito por especie (*E. citriodora*, *E. globulus* var. *bicostata*, *E. pellita* y *E. saligna*), no debe soslayarse el hecho que paralelamente ya se ha puesto a punto y se está empleando a escala comercial una tecnología basada en la reproducción por estacas enraizadas, lo que necesariamente obligará en el futuro a la realización de un análisis tecnológico comparativo sobre bases económicas para definir, en caso que ambas técnicas sean aplicables, cuál de ellas resultaría más rentable.

Por otra parte, de las 109 especies arbóreas amenazadas de extinción que han sido protegidas en Cuba por el Ministerio de la Agricultura, aunque mucho urge su rescate y propagación, la experiencia acumulada por más de 10 años de investigaciones del IIF en este campo indica que, en la gran mayoría de los casos estos taxa generalmente no presentan grandes dificultades para su reproducción artificial en vivero mediante semillas, siempre que se conozca la forma adecuada de manejo que deba emplearse desde la cosecha de los frutos hasta la plantación, elementos cuyo habitual desconocimiento ha determinado su sistemática ausencia en los planes de enriquecimiento de las áreas de distribución natural; sin embargo son excepciones de esta situación hasta el momento y su conservación merece ser objeto inmediato de los métodos biotecnológicos *Aralia rex* (antes *Megalopanax rex* Ekman ex Harms. (Lengua de vaca, Guana)), representante de un género endémico monoespecífico del que sólo restan dos ejemplares localizados en el país, que confronta serios problemas de inmadurez embrional en sus semillas y *Diospyros crassinervis* (Krug. et Urb.) Standal. (Ebano carbonero), especie que a pesar de contar con tres localizaciones en el país (Guanahacabibes en Pinar del Río; Cayo Ramona en Matanzas y en Granma) está representada por árboles sobremaduros que producen escasa semilla.

De las restantes técnicas biotecnológicas analizadas, como un complemento del control de calidad del sistema de producción de semilla mejorada genéticamente, se han iniciado los estudios con marcadores moleculares (isoenzimas) destinados a dilucidar los niveles de

contaminación polínica existentes en los huertos semilleros ya establecidos, la determinación de los patrones de cruzamiento prevalecientes en la fecundación dentro de estas áreas y la correspondencia entre los resultados de los estudios de procedencia fundamentados en la evaluación de caracteres fenotípicos y la caracterización isoenzimática de las mismas, todo ello en *Pinus caribaea* var. *caribaea*. Además de estudios de variabilidad genética con marcadores del ADN en poblaciones naturales de *Pinus tropicalis* y *Pinus caribaea* var. *caribaea*.

1.21 - ESTUDIOS DE CASO

1.21.1 - ESTUDIOS DE CASO No 1 - PRUEBA COMBINADA ESPECIE - PROCEDENCIA – PROGENIE EN *Pinus caribaea* var. *Caribaea*

- **Evaluación de la interacción (genotipo x ambiente).**

El desarrollo de programas de mejoramiento genético con especies plásticas, que pueden ser empleadas en variados ambientes, ha puesto de relieve la importancia de conocer la respuesta de un mismo genotipo ante diferentes condiciones, con vistas a identificar si éste se encuentra especialmente adaptado a buenos ó malos ambientes ó si ante cualquier condición, su respuesta puede considerarse estable.

Pinus caribaea var. *caribaea* está destinado a la reforestación en Cuba de áreas con características altamente variables en cuanto a clima y suelo, que se encuentran incluso fuera de de su hábitat natural, habiéndose comprobado la existencia de marcadas diferencias en las respuestas entre sitios presentadas por diferentes procedencias, factor que controló entre 35 % - 48 % de la variación total (Álvarez *et al*, 1990). Partiendo de esta base, cabe esperar que cuando se establezcan pruebas de progenies de composición genética común en diferentes ambientes, los efectos de la interacción (genotipo x ambiente) influyan sobre el comportamiento de sus genotipos, por lo que apreciar su importancia resulta de interés para el desarrollo del programa de mejora.

Sin embargo, para dar respuesta a este interés es preciso, en primer lugar, poder definir cuántos y cuáles son los diferentes ambientes que será preciso tomar en consideración para el establecimiento del conjunto de pruebas de procedencias y/ó progenies, aspecto que hasta ahora se establecía sobre bases empíricas que no siempre eran confiables, pues podían dar lugar a respuestas duplicadas (diferentes pruebas establecidas en ambientes equivalentes) o a respuestas incompletas (consideración de ambientes similares, que realmente eran diferentes).

Para dar solución a este aspecto del trabajo de mejora, Figueroa (2003) ha desarrollado un método evaluativo del territorio a utilizar que, partiendo del análisis sobre bases multivariadas de 20 variables, incluidas edáficas, climáticas y dasométricas, permite en primer lugar establecer una clasificación ambiental y en segundo lugar definir, dentro de cada ambiente, los lugares más representativos y apropiados para el establecimiento del conjunto de pruebas.

La aplicación de esta propuesta metodológica a la zona serpentina de la provincia de Camagüey, región central del país compuesta por 19,5 Mha situadas fuera del hábitat natural de *P. caribaea* var. *caribaea*, indicó que ésta puede ser dividida en tres ambientes de calidades diferentes, donde los mejores sitios (A) comprenden el 40,2 % de la superficie

total, los peores (C) el 43,9 % y los intermedios (B) el 15,9 % restante (Figuroa *et al*, 2004a). El análisis bajo esta óptica de estudios de especies, procedencias y progenies anteriormente establecidos en la región con la especie, demostró que en ningún caso los ambientes tipo C fueron considerados, en tanto que las pruebas de especies y de procedencias coincidieron en ambientes tipo A, mientras que las pruebas de progenies lo hicieron sobre ambientes tipo B. Finalmente, para el desarrollo de estudios venideros, fueron recomendados los lugares planteados en la Figura 1.10 (Figuroa *et al*, 2004b).



Figura 1.10. Mapa de la distribución de las áreas seleccionadas para el desarrollo de los experimentos de campo en la zona serpentina de Camagüey.

1.21.2 - ESTUDIOS DE CASO No 2 - COMBINACION DE LOS ESTUDIOS DE PROCEDENCIAS Y PROGENIES.

La realización independiente de las pruebas de procedencias y de progenies, sin la concatenación de sus resultados, no sólo prolonga y por tanto, encarece los programas de mejoramiento genético, sino que adicionalmente les resta coherencia y omite la consideración de fuentes de variación genética que pueden ser potencialmente importantes para alcanzar los objetivos perseguidos.

Tal fue el caso del programa de mejoramiento genético de *Pinus caribaea* var. *caribaea* desarrollado en Cuba desde fines del pasado siglo, período en el cual fueron establecidas 14 pruebas de procedencias y 18 pruebas de progenies en diferentes ambientes, pero evaluando sus resultados de forma independiente.

Para dar solución a esta problemática, García (2001) desarrolló un método evaluativo que permitió, a partir de una misma prueba, valorar la influencia que sobre los resultados obtenidos ofrecen por una parte, la variación geográfica del material utilizado, facilitando el análisis espacial de la misma, en tanto que por otra evalúa la contribución de la variación genética individual, permitiendo no sólo el ordenamiento familiar, sino también la

estimación de variables genéticas tales como la heredabilidad, la ganancia genética y la respuesta esperable de la selección. Finalmente, ambos elementos son tomados en consideración para reajustar el esquema del programa de mejora propuesto para la especie.

La aplicación de esta propuesta metodológica al material genético utilizado en áreas de la Empresa Forestal Integral Viñales, ubicada en el municipio de Viñales, provincia Pinar del Río, en el extremo occidental de Cuba permitió identificar, a partir de la ubicación aproximada de cada procedencia, las agrupaciones obtenidas para tres caracteres de importancia: la altura total, el diámetro normal y la ramificación (Figura 1.11, 1.12 y 1.13) (García, Decoro y Álvarez, 2004).

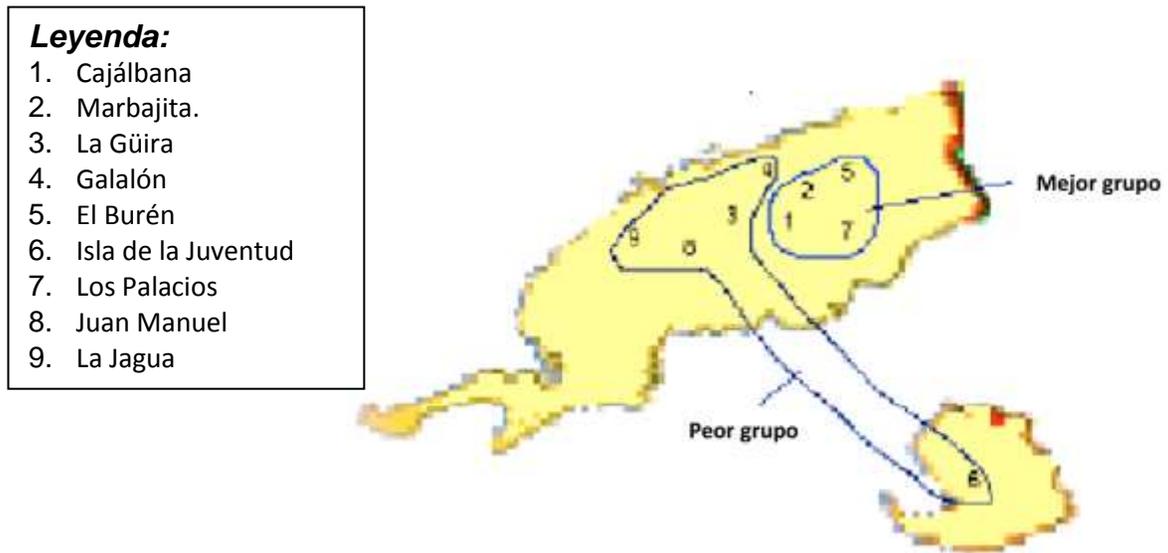


Figura 1.11. Ubicación y agrupaciones de las procedencias para el carácter altura.

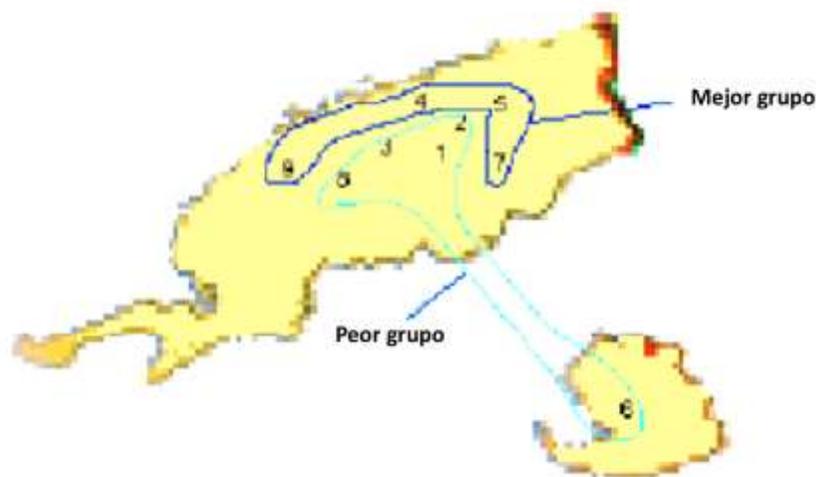


Figura 1.12. Ubicación y agrupaciones de las procedencias para el carácter diámetro.



Figura 1.13. Ubicación y agrupaciones de las procedencias para el carácter ramificación.

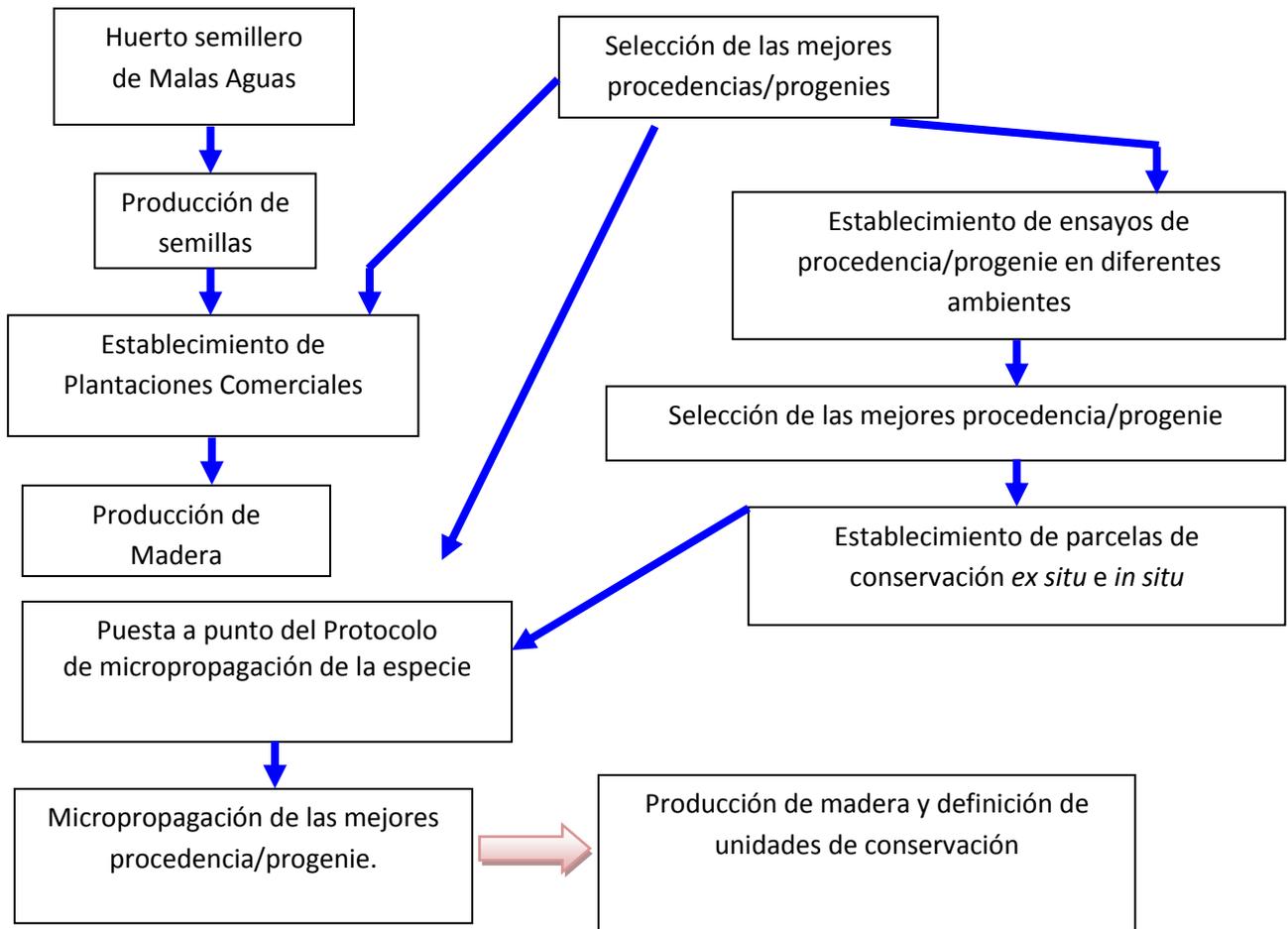
En las condiciones del ambiente evaluado (que se ajusta más a los requerimientos naturales de *P. tropicalis* que a los de esta especie, debido a la pobreza de sus suelos), los resultados obtenidos para el diámetro normal y la ramificación se mostraron coincidentes, mientras que los de la altura total presentaron una diferenciación parcial, caracterizada porque las procedencias Cajálbana y Marbajita quedaron incluidas en el mejor agrupamiento, en tanto que Galalón y La Jagua pasaron al peor grupo. Algunos autores han señalado que, aunque todas las variables fenotípicas están influenciadas ambientalmente, no todas lo son en igual magnitud, estando la altura total entre las que más frecuentemente se plantea que resulta muy afectada y esta quizás pudiera ser una posible explicación de la diferenciación observada para este carácter en las condiciones de Viñales. También es de señalar que de modo general en los mejores grupos se encuentran las procedencias donde la especie está formando masas homogéneas y en los peores grupos esta se encuentra asociada con *Pinus tropicalis* o en áreas donde *Pinus caribaea* no debe permanecer, lo que significa que probablemente el núcleo original de la especie sea el idóneo y se encuentra en las localidades comunes a los sitios de mejores resultados (García, Decoro y Álvarez, 2004). Por otra parte, el valor de la heredabilidad en sentido estricto para las variables fenotípicas analizadas osciló entre 0,72 y 0,82, según se muestra en la Tabla 1.10, siendo consistentemente mayor para los caracteres relacionados con la calidad de la madera.

Tabla 1.10. Heredabilidad para cinco caracteres fenotípicos.

Carácter Evaluado	Heredabilidad
Diámetro	0.72
Altura	0.73
Ramificación	0.80
Angulo de inserción	0.81
Rectitud	0.82

Partiendo de estos resultados y seleccionando entre las mejores dos a cuatro familias para cada carácter pueden esperarse en todos los casos ganancias genéticas superiores al 20 %, representativas, por ejemplo, de un aumento superior a los 0,60 cm de altura total y a más de un centímetro en diámetro normal.

Finalmente, conjugando los resultados derivados tanto del análisis de las procedencias como de las progenies y las variables genéticas, fue propuesto el siguiente esquema para dar continuidad tanto al programa de mejoramiento, como al de conservación de la especie:



1.21.3 - ESTUDIOS DE CASO No 3 - ANALISIS DE LA VARIABILIDAD GENETICA SOBRE BASES MOLECULARES.

Los métodos tradicionales de trabajo de la Genética Poblacional mediante la evaluación de variables cuantitativas no permiten el aislamiento de la influencia ambiental sobre las mismas, lo que complica la evaluación de los resultados que, en ocasiones, suelen presentarse contradictorios. Por otra parte, el manejo de los recursos genéticos de las especies requiere de un operacional y efectivo conocimiento de la naturaleza y distribución de la variabilidad genética a lo largo de sus áreas de distribución natural. Sin embargo, la información genética principal para la regulación de la transferencia genética del material a propagar es frecuentemente deficiente en las especies forestales y la selección del material a propagar se basa en ocasiones, en la similitud entre las condiciones climáticas de los sitios originales y los sitios a plantar, todo lo cual obstaculiza una eficaz conservación de estos recursos.

Tales limitaciones han sido superadas mediante el método aplicado por Geada-López (2004), quien a partir del análisis molecular del ADN del cloroplasto y del ADN nuclear, los cuales se acepta están exentos de influencias ambientales, determina el número medio de alelos por *locus*; el porcentaje de *loci* polimórficos y la diversidad genética; el porcentaje de heterocigosidad esperada; el grado de desviación con respecto al equilibrio de Hardy-Weinberg, su magnitud y dirección; el desequilibrio del ligamiento genotípico entre *loci*; las relaciones genéticas entre poblaciones mediante las distancias genéticas de Nei y la matriz de distancias genéticas intrapoblacional.

Esta propuesta metodológica fue aplicada a siete poblaciones de *Pinus caribaea* var. *caribaea* usando 4 nSSR microsatélites (Tabla 1.11).

Los resultados de los análisis realizados indicaron que los niveles de variabilidad genética fueron similares en todas las poblaciones, variando de 0,250 a 0,293. Las poblaciones forman una masa compacta donde no existe ningún patrón geográfico de variación, por lo que el flujo genético se mantiene en todo su areal de distribución, considerándose por ello como una metapoblación. Existe un positivo y significativo coeficiente de consanguinidad en la especie, en particular en las poblaciones de Marbajita y Malas Aguas, lo cual implica que a largo plazo ciertos caracteres de productividad o germinación pueden verse afectados (Tabla 1.12).

Tabla 1.11. Detalles de las poblaciones de *Pinus caribaea* var. *caribaea* usadas en el estudio. Se indica el número de árboles madres usados por cada fuente semillera.

Procedencia	Código	Latitud	Longitud	Número de árboles
Los Palacios	PAL	22º 33'	83º 31'	20
La Jagua	JAG	22º 34'	83º 33'	18
Galalón	GAL	22º 37'	83º 37'	20
Cajálbana	CAB	22º 41'	83º 34'	23
Marbajita ^a	MBJ	22º 34'	83º 32'	17
Isla de la Juventud	IDJ	21º 32'	83º 30'	10
Malas Aguas ^b	SOR	22º 34'	83º 35'	43

^aManejada como masa semillera.

^bHuerto semillero clonal.

Tabla 1.12. Estimados del número medio de alelos por *locus* (n_a), del porcentaje de *loci* polimórficos (P), de la diversidad genética incesgada (H_e) (Nei, 1978) y del coeficiente de consanguinidad intrapoblacional (F_{IS}) para las poblaciones naturales y manejadas; de la diferenciación genética entre poblaciones naturales (F_{ST}). (Los errores standard se indican entre paréntesis).

Población	n_a	P(%)	H_e	F_{IS}	F_{ST}
PAL	2.3 (0.3)	62.5	0.274	(0.094)	0.139**
JAG	2.1 (0.4)	50.0	0.250	(0.096)	0.107
GAL	2.3 (0.4)	75.0	0.286	(0.086)	0.173**
CAB	2.5 (0.2)	75.0	0.299	(0.081)	0.100
MBJ	2.3 (0.4)	62.5	0.297	(0.097)	0.156**
IDJ	2.3 (0.4)	50.0	0.253	(0.101)	0.167**
SOR	2.3 (0.3)	62.5	0.274	(0.091)	0.09
Media	2.26	60.0	0.272	0.148	0.020 (0.008)**

** Diferencias de $F=0$ significativas a una $P < 0.01$.

La población de Galalón fue la única que presentó características genéticas únicas, tanto a nivel cloroplástico como nuclear, por lo que debe considerarse como una unidad genética distinta a las poblaciones restantes.

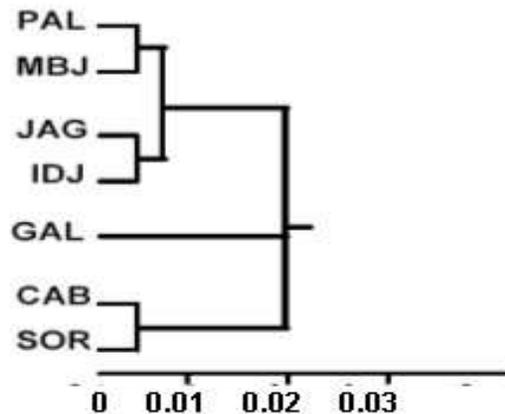


Figura 1.14 – Árbol UPGMA de las relaciones entre las poblaciones basadas en la matriz de distancia genética de Nei.

Usando los datos de las poblaciones naturales como una línea-base podemos explorar la magnitud de cambio genético, perceptible a marcadores nucleares, que han ocurrido en las poblaciones manejadas muestreadas. Sin embargo, ningún cambio en la estructura genética fue detectado sobre las semillas de las poblaciones manejadas en comparación con las naturales. La única tendencia notada es una reducción ligera en los niveles de endogamia pudiendo indicar a su vez una reducción de la tasa de selfing y/o inbreeding biparental en la población manejada como huerto semillero clonal. De esta forma, ninguna pérdida en la variación genética o cambio en las frecuencias alélicas producto del efecto fundador es evidente en las masas manejadas. Por otra parte, valores altos y significativos del F_{IS} en poblaciones naturales puede ser debido al incremento de los niveles de auto-

fertilización en la ubicación de la plantación dónde las dificultades en la floración pueden restringir el suministro de polen foráneo.

Los resultados de este estudio demuestran que los marcadores genéticos del ADN en particular los microsatélites pueden ser de considerable utilidad práctica en el seguimiento de un grupo de cambios genéticos, limitado pero definido, que pueden ocurrir durante el proceso de domesticación de las especies arbóreas. Los resultados obtenidos de tal conjunto de marcadores genéticos selectivamente neutrales son complementarios a los brindados por las pruebas de procedencias y progenies, que proporcionan datos sobre diferencias en la variación genética adaptativa (Zheng *et al*, 1997).

Los resultados expuestos ponen de manifiesto los beneficios de la integración de diferentes disciplinas de la Genética Forestal al abordar el desarrollo de un programa de mejoramiento genético para una especie arbórea. La complementación que se alcanza con el empleo simultáneo de la clasificación de ambientes como base para la evaluación de la interacción (genotipo x ambiente), del análisis conjunto de la variación genética intrapoblacional e interfamiliar y del análisis de esta variabilidad sobre bases moleculares, facilita al mejorador una visión holística sobre su objeto de trabajo, permitiéndole organizar más adecuadamente el empleo de los recursos disponibles para alcanzar el objetivo perseguido con el programa de mejora.