

BASES PARA LA MEJORA GENETICA DE LAS ESPECIES DEL GENERO EUCALYPTUS EN CHILE, Pedro Infante L., Roberto Ipinza C., José Antonio Prado D. Ingenieros Forestales - Instituto Forestal, Huerfanos 554, Casilla 3085, Santiago, Chile.

INTRODUCCION

El objetivo del programa de mejora genética de INFOR es aportar a los cultivadores de eucalipto, en especial a los pequeños y medianos propietarios, un conjunto de semillas, clones y cultivares selectos ya sea para la producción de fibra, madera de alta calidad, de energía y otros subproductos del bosque.

Tomando como base los resultados obtenidos en el programa de introducción de especies, llevado a cabo por el INFOR durante las tres últimas décadas, se escogieron, en una primera etapa, las siguientes especies; *E. camaldulensis*, *E. globulus ssp globulus*, *E. nitens*, *E. delegatensis* y *E. regnans*.

El programa de mejora para las especies de Eucalyptus será fructífero en la medida que se disponga de una amplia base genética, lo que es de especial relevancia en un programa de carácter nacional que tiene un horizonte de planificación de largo plazo. Además, es la única forma de poder cambiar favorablemente las frecuencias génicas de los caracteres a mejorar. El principio de la variabilidad genética constituye el pilar fundamental sobre el cual se basa éste programa, el que junto con la optimización de la ganancia genética en el menor plazo posible forman una estructura sólida para iniciar la construcción de un programa de esta naturaleza.

De acuerdo a esto el programa se dirige hacia la obtención de ganancias genéticas, para los caracteres de interés, en el corto y largo plazo. En el corto plazo se tomarán básicamente dos líneas de acción; utilización de los rodales existentes en el país e introducción de nuevos conjuntos de procedencias. La primera de estas se relaciona con la transformación de algunos ensayos existentes, de introducción de especies y procedencias, en áreas productoras de semillas. De estas áreas se cosechará semilla comercial mejorada producto de polinización abierta entre los árboles dejados en pie.

La segunda línea de acción, se centra en la introducción de nuevos conjuntos de procedencias y progenies desde el área de distribución natural de cada especie incluida en el programa. Esta línea es también la base de la estrategia a largo plazo como se discutirá más adelante.

Las procedencias son escogidas considerando su potencial de adaptación a los sitios en Chile. Para esto, se cuenta con una serie de ensayos de procedencias que constituyen una gran ayuda en la elección de las fuentes de semillas más apropiadas. Se agregan a la colección, procedencias que no han sido probadas en el país y que debido a la localización geográfica que presentan en Australia tienen un interés potencial. Además, se incluyen fuentes de semillas que aún cuando han demostrado no ser las mejores en crecimiento, podrían aportar a futuro alelos deseables para: resistencia a enfermedades, resistencia a heladas, densidad de la madera, rendimiento pulvable, adaptación a sitios con limitantes y otras características.

Estas procedencias se establecen en ensayos combinados de procedencias y progenies en diferentes sitios, los que representan zonas de crecimiento para cada especie en el país.

El diseño experimental empleado es conocido como bloques de familias compactas o de parcelas divididas, en donde la parcela principal es la procedencia. Dentro de cada procedencia se distribuyen las familias al azar en subparcelas de 4 plantas en línea. Cada procedencia cuenta con 10 repeticiones.

En el corto plazo será posible obtener desde los ensayos de procedencia y progenies lo siguiente: (a) semilla comercial mejorada transformando los ensayos, a través de raleos selectivos, en huertos semilleros de semillas de primera generación, (b) propágulos vegetativos de un grupo pequeño de árboles selectos para establecer un huerto semillero clonal de alta ganancia genética, y (c) propágulos vegetativos de árboles selectos para ser empleados en la reproducción vegetativa masiva, destinada al establecimiento de plantaciones comerciales clonales.

A su vez, la base del mejoramiento a largo plazo también lo constituyen los nuevos conjuntos de procedencias y progenies. Por esta razón, en la selección de las procedencias y el número de familias que las componen, se puso especial atención de tomar un rango bastante amplio dentro de la distribución natural de las especies a fin de contar con el mayor número de alelos de utilidad, tanto para el desarrollo presente como futuro del programa.

En la práctica, la línea de largo plazo es una extensión lógica de la anterior y se desarrollará a partir de un grupo, esta vez mayor, de árboles sobresalientes presentes en los ensayos que serán cruzados entre sí para obtener una nueva generación que contará con un mayor grado de mejora.

La propagación vegetativa es una técnica que permite obtener una copia idéntica al árbol original, maximizando de esta forma la ganancia genética. Resulta obvio que esta técnica se puede aplicar en cualquier momento del horizonte de planificación del programa de mejora genética. Su aplicación dependerá de la biología de las especies y de los costos asociados a la producción y plantación masiva de plantas de origen vegetativo. En esta labor se utilizarán los mejores genotipos disponibles en un momento determinado.

ESPECIES SELECCIONADAS

El Instituto Forestal ha realizado ensayos de introducción de especies en forma sistemática por más de 25 años. Durante este período se han ensayado numerosas especies y procedencias en diferentes tipos de clima y suelo.

De entre las especies que registran mejores resultados en diferentes zonas se han seleccionado aquellas posibles de incorporar en el programa de mejora genética. En una primera etapa se definió para la zona Mediterránea Semiárida *Eucalyptus camaldulensis* como la principal especie. En las zonas Mediterránea Central y Oceánica de Los Lagos, las especies consideradas son : *Eucalyptus globulus ssp globulus*, *Eucalyptus nitens*, *Eucalyptus delegatensis*, *Eucalyptus regnans* y *Eucalyptus viminalis*.

En una segunda etapa se incorporarán al programa las especies *Eucalyptus sideroxylon*, *Eucalyptus cladocalyx*, *Eucalyptus fastigata* y *Eucalyptus obliqua*.

FASES DEL PROGRAMA

El programa contará con dos fases que se desarrollarán en forma simultánea; la fase de investigación y la fase operativa o de producción.

El principal objetivo de la fase de investigación es obtener y mantener una amplia base genética y combinar las características deseables de los árboles, para su utilización en generaciones futuras (Zobel y Talbert, 1984). El elemento principal de esta fase del programa lo representa la población de mejora. En esta se almacenarán los ejemplares selectos (banco clonal) y se realizarán los cruzamientos necesarios para evaluar, a través de pruebas genéticas, su valor genético y las ganancias derivadas de su utilización como productores de semillas. Además se obtendrán generaciones avanzadas al seleccionar los mejores individuos dentro de sus descendencias.

La fase de producción engloba todas las acciones tendientes a generar rápidas ganancias y entregar material mejorado para su uso en plantaciones comerciales. Los

huertos semilleros y las áreas de multiplicación de clones representan esta fase, suministrando semillas y estacas con la mayor mejora posible en un momento dado.

Los conjuntos de procedencias y progenies, una vez establecidos en los lugares de ensayos, se constituyen en las poblaciones base de mejora. En estas poblaciones será posible identificar las mejores procedencias desde las cuales se obtendrán, a través de procesos de selección, los mejores individuos de las mejores familias. Posteriormente, estos ejemplares selectos serán destinados a los huertos en las diferentes fases del programa.

DEFINICION DEL IDEOTIPO

El ideotipo es el árbol que se desea obtener y se encuentra determinado por los objetivos específicos perseguidos en el programa, dentro de los usos a que se destinan las especies de eucalipto: producción de fibra, madera de alta calidad, energía u otros.

Como punto de partida en la definición de los ideotipos se presenta el Cuadro 1, donde se ilustran los rasgos que se necesita considerar para alcanzar distintos objetivos de mejora, muchos de los cuales pueden ser complementarios.

Cuadro 1
CARACTERES A CONSIDERAR EN EL PROGRAMA

CARACTER	
1.	Rapidez de crecimiento
2.	Forma del fuste
3.	Número, grosor y ángulo de inserción de las ramas
4.	Longitud y diámetro de las fibras
5.	Densidad de la madera
6.	Otras propiedades de la madera
7.	Tolerancia a las heladas
8.	Tolerancia a la sequía
9.	Tolerancia a plagas y enfermedades
10.	Facilidad de retoñación

El cuadro anterior representa una aproximación global, debido a que una definición más precisa de un ideotipo requiere la cooperación de distintos especialistas y de los usuarios beneficiados con el programa.

ELECCION DE UNA ESTRATEGIA

Los factores que afectan el éxito de un programa de este tipo son los siguientes: variabilidad genética en la población base, heredabilidad, intensidad de selección y valor económico de las especies. Cuanto mayor sean estos factores mayor será la ganancia por generación.

a) Variabilidad: Es importante considerar para la población base individuos procedentes de la mayor amplitud biogeográfica de la especie. Aunque cuando se tiene identificada una característica deseable, como la resistencia a la sequía en *E. camaldulensis*, se debe concentrar la elección en áreas que sean productoras de dichos rasgos. Es necesario realizar una evaluación del valor promedio de los rasgos de interés, debido a que no se puede esperar una ganancia genética muy alta en una población con un valor promedio bajo. Luego no es conveniente considerar individuos de bajo valor ya que disminuirá el desarrollo de la procedencia. Cuanto mayor es la variabilidad mayores son las posibilidades de una ganancia permanente y sostenida, sustentada en una estrategia sea de corto o largo plazo.

b) Heredabilidad: La heredabilidad en sentido restringido es la cantidad de variabilidad genética que puede ser heredada y es definida en términos estadístico como el cociente entre la varianza genética y la varianza fenotípica. La heredabilidad en sentido amplio es utilizada como un sinónimo de repetibilidad clonal, mide la ganancia esperada al realizar una selección clonal y se expresa como el cociente entre la varianza genotípica (aditiva más no aditiva) y la varianza fenotípica.

En el Cuadro 2 se indican valores de heredabilidad para algunos rasgos de diversas especies de *Eucalyptus*. Esta información es frecuentemente variable.

La razón de estas divergencias radica en la naturaleza de la heredabilidad, es un cociente de varianza, es decir, es dependiente de todas las fuentes de variación de un experimento: diseño, tamaño de las parcelas, número de repeticiones y variabilidad ambiental. Comúnmente se estima la heredabilidad en etapas juveniles de las plantas y se piensa que dichos valores son válidos para plantas adultas. Esto es sólo válido si se conoce con una buena aproximación la correlación juvenil-adulta (r) de un rasgo determinado.

Cuadro 2
 VALORES DE HEREDABILIDAD EN SENTIDO RESTRINGIDO (h^2)
 Y EN SENTIDO AMPLIO (H^2) PARA LOS CARACTERES ALTURA,
 DIAMETRO, DENSIDAD DE LA MADERA Y FORMA DE LOS ARBOLES.

ALTURA	H^2	h^2	REFERENCIA
<i>E. globulus</i>		0.07 - 0.17*	Volker, et al (1990)
<i>E. regnans</i>		0.04 - 0.38*	Eldridge (1971)
<i>E. urophylla</i>		0.1 - 0.62*	Seizo, et al (1988)
<i>E. tereticornis</i>		0.17	Krishnasuwami (1986)
<i>E. grandis</i>		0.33 - 0.59	Brune (1983)
<i>E. grandis</i>		0.11 - 0.38*	Kageyama y Vencovsky (1983)
<i>E. grandis</i>	0.45		Malan (1988)
DAP			
<i>E. globulus</i>		0.17 - 0.31*	Volker, et al (1990)
<i>E. regnans</i>		0.1 - 0.4*	Eldridge (1971)
<i>E. urophylla</i>		0.1 - 0.35*	Seizo, et al (1988)
<i>E. grandis</i>		0.21 - 0.47*	Kageyama y Vencovsky (1983)
<i>E. obliqua</i>	0.96*	0.57*	Matherson, et al (1986)
<i>E. grandis</i>	0.30*		Malan (1988)
DENSIDAD DE LA MADERA			
<i>E. grandis</i>		0.7 - 1.0	Kageyama, et al (1983)
<i>E. obliqua</i>	0.12*	0.84*	Matherson, et al (1986)
<i>E. grandis</i>	0.45 - 0.54*		Malan (1988)
<i>E. citridora</i>	0.91*		Almeida, et al (1981)
FORMA			
<i>E. globulus</i>		0.15 - 0.29*	Volker, et al (1990)
<i>E. grandis</i>		0.28 - 0.36*	Kageyama y Vencovsky (1983)

* heredabilidad entre árboles individuales

heredabilidad entre medias de familias

+ heredabilidad entre procedencias

Debido a estas consideraciones la heredabilidad permite decidir si seguir una estrategia de reproducción asexual o sexual. El rasgo densidad de la madera, por ejemplo, es muy heredable, lo que indica que la vía sexual, sería muy apropiada, recomendación que al respecto realizan muchos autores.

c) Intensidad de selección: Con algunas estrategias la ganancia genética es una función monótona de la intensidad de selección. Por otro lado, el número de individuos seleccionados disminuye cuando aumenta la intensidad de selección.

El principal dilema en la elección de una estrategia, es decidir si explotar la aptitud de combinación general o la específica en un conjunto de progenitores. La selección recurrente es una de las variantes que permite escoger la primera de ellas. Con la selección recurrente se mejora la frecuencia de genes positivos con efectos aditivos en la población, por sobre los efectos no aditivos de las interacciones de dominancia y epistasia, por lo que es posible, a través de este método, concentrar genes para una característica cuantitativa conservando una variabilidad genética amplia.

Para mejorar una sola especie la estrategia más efectiva y más sencilla es la selección recurrente simple, en cambio si el objetivo de mejora es el híbrido entre dos especies, una posibilidad es la selección recurrente recíproca de las dos especies progenitoras.

COMPONENTES DEL PROGRAMA

En la Figura 1 se muestra un esquema con las principales líneas que se desarrollarán en el programa. En el diagrama destacan ciertos elementos entre los que se encuentran; la población base, la población de mejora, las poblaciones de producción y las pruebas genéticas.

Para la mayoría de las especies la **población base inicial** la constituyen, como se mencionó anteriormente, los ensayos combinados de procedencias y progenies. Esta población presenta la virtud de poseer una base genética amplia lo que posiblemente se traducirá en una alta variabilidad entre los individuos. En la medida que los caracteres de interés presentan mayor variabilidad es de esperar una mayor ganancia al realizar la selección.

Cuadro 3
 ESPECIES, PROCEDENCIAS Y NUMERO DE ARBOLES MADRES
 PRESENTES EN ENSAYOS ESTABLECIDOS EN EL PAIS

ESPECIE	LUGAR DE ORIGEN	Nº DE PROCEDENCIAS	Nº DE ARBOLES MADRES
<i>E. globulus</i> <i>ssp globulus</i>	Victoria	10	97
	Tasmania	25	128
<i>E. camaldulensis</i>	Victoria	9	108
	Southern Australia	1	10
	Northern Territory	2	25
	Queensland	11	60
<i>E. nitens</i>	Victoria	6	100
	New South Wales	10	87

Es muy importante determinar la cantidad y la naturaleza de la variación (genética aditiva y no aditiva, ambiental e interacciones), de modo de orientar adecuadamente las estrategias de mejora. Parte de esta información es extraída directamente de estas poblaciones, debido a que se establecen bajo la forma de ensayos de progenies.

Para especies que han sido introducidas al país en el pasado, como es el caso de *E. globulus ssp globulus*, se considerarán en forma adicional las plantaciones artificiales existentes. De este modo se explotarán las eventuales razas locales desarrolladas en las diferentes zonas. Por lo tanto, para estas especies la población base la constituirán tanto los ensayos de procedencias y progenies recientemente establecidos, como los bosques comerciales y otros rodales existentes con anterioridad (ensayos de introducción de especies y procedencias).

La **población de mejora** consiste en un subconjunto de individuos de la población base, el cual se seleccionará por sus cualidades para servir de progenitores en la siguiente generación de mejora genética (Zobel y Talbert, 1984). Los individuos seleccionados son cruzados entre sí, regenerando la variabilidad genética a través de la

recombinación de genes, y las plántulas obtenidas producto de estos cruzamientos se establecen en ensayos de progenies. Con la inducción de recombinación de genes entre genotipos superiores se busca crear nuevos genotipos que reúnan los mejores atributos de sus árboles padres (White, 1987). Los ensayos de progenies pasarán a ser la población base para una nueva generación al seleccionar los mejores individuos que en estos se presenten.

Las **poblaciones de producción** están representadas en el programa por las áreas productoras de semillas, los huertos semilleros y áreas de multiplicación de clones, desde donde se obtendrán semillas y propágulos vegetativos, para su utilización en labores operacionales de plantación comercial.

Finalmente, las **pruebas genéticas** constituyen un componente muy importante para el éxito del programa en el corto y largo plazo. Estas pruebas establecen las bases para la toma de decisiones respecto al manejo de los huertos semilleros (raleo de clones indeseables), y proporcionan el material y la información que será la base de los esfuerzos de mejora genética en generaciones avanzadas (Zobel y Talbert, 1984).

Los objetivos que persiguen las pruebas genéticas se pueden separar de la manera siguiente:

a) Ensayos de progenie: la mejor forma de afirmar que un árbol progenitor tiene una calidad genética superior, es comparar el rendimiento de su progenie con el rendimiento de la progenie de otros árboles. Estos ensayos se utilizan para separar las diferencias genéticas de las ambientales, sometiendo a todas las progenies a un ambiente similar.

El valor genético de los progenitores se expresa en términos de aptitudes combinatorias. La aptitud combinatoria general (ACG) refleja el rendimiento promedio de la progenie de un individuo cuando se cruza con otros individuos de una población (Falconer, 1981) y a su vez mide los efectos genéticos aditivos. Esta información es de gran utilidad para ralear los huertos, reteniendo los clones que produzcan las mejores descendencias.

b) Estimación de parámetros genéticos: la elección de las características a mejorar, depende del grado de heredabilidad de ellas. Esta elección sólo se puede realizar cuando el genetista forestal ha determinado la contribución relativa del componente genético en la variación total (Zobel y Talbert, 1984). Los parámetros genéticos de utilidad se ilustran en el cuadro siguiente.

Cuadro 4
PARAMETROS GENETICOS DE UTILIDAD A CONSIDERAR

Parámetros genéticos	
1.	Variación de las procedencias
2.	Varianza aditiva
3.	Varianza no aditiva
4.	Varianza fenotípica
5.	Heredabilidad
6.	Interacción genotipo-ambiente
7.	Correlación juvenil-adulto
8.	Correlación entre caracteres
9.	Potencial de hibridación
10.	Estabilidad
11.	Endogamia
12.	Ganancia realizada

c) Estimación de la ganancia genética: la única forma de determinar con precisión los logros obtenidos en un programa de mejoramiento es comparar el rendimiento relativo de las líneas mejoradas con las no mejoradas. Esta comparación, expresada por medio del diferencial de selección y la heredabilidad del carácter, constituye la ganancia genética.

d) Producción de una población base para las siguientes generaciones de selección y cruzamiento: una de las funciones más importantes de las pruebas genéticas, a largo plazo, es la de proporcionar una fuente de material a partir del cual puedan hacerse selecciones para la siguiente generación (Zobel y Talbert, 1984). Para esto es fundamental efectuar las pruebas genéticas adecuadas, de modo de manejar correctamente la depresión por endogamia y la pérdida de alelos que pudiesen ser de utilidad en el futuro (Bridgwater, 1990).

ESTRATEGIA A CORTO Y LARGO PLAZO

Con el fin de asegurar el éxito de un programa de mejora genética en el tiempo, se debe tener siempre presente el logro de dos objetivos básicos:

a) Obtener la mayor ganancia en el menor tiempo posible a través de la selección y producción de material mejorado.

b) Mantener una base genética amplia y diversa, que permita alimentar de material mejorado los huertos de producción de generaciones avanzadas, asegurando

ganancias sostenidas y progresivas en el tiempo.

Línea de corto plazo

La línea de corto plazo, en sentido amplio, se refiere a la implementación de líneas de acción a fin de contar con semilla mejorada lo más pronto posible.

a) *Áreas productoras de semillas*

Con el fin de obtener semilla local y con cierto grado de mejora, se crearán áreas productoras de semillas (APS) a partir de rodales establecidos en el programa de introducción de especies y procedencias (Fig. 1).

En la elección de los ensayos, se debe considerar la localización del rodal respecto a fuentes externas de polen, de modo de evitar contaminación, especialmente de otras especies con las que eventualmente la especie escogida pudiese tener afinidad para hibridar. Además, se debe poner atención al número de árboles padres que dieron origen al rodal, a fin de conocer el posible nivel de parentesco entre los individuos y considerar los efectos sobre sus descendencias.

En estos ensayos se efectuarán raleos selectivos dejando en pie los árboles de mejores características. A partir de la revisión realizada se han escogido por el momento los siguientes ensayos:

Cuadro 5
ENSAYOS DE INTRODUCCION DE ESPECIES Y PROCEDENCIAS
DESTINADOS A AREAS PRODUCTORAS DE SEMILLAS

PREDIO	TIPO DE ENSAYO	ESPECIE
Jauja	Procedencias	<i>E. nitens</i>
San Antonio de Loncoche	Introducción de especies	<i>Eucalyptus delegatensis</i>
Mel - Mel	Procedencias	<i>Eucalyptus camaldulensis</i>
Los Copihues	Introducción de especies	<i>E. nitens</i>

b) Fuentes externas de semillas

A corto plazo (4 - 5 años) se espera contar con información sobre las fuentes de semillas naturales más adecuadas para su introducción y establecimiento en el país. Esto se obtiene a través de la evaluación de los ensayos de progenies/procedencias. Con esta información los forestadores podrán adquirir semilla de las procedencias de mejor adaptación a los diferentes sitios en el país, mientras no se cuente con fuentes internas más apropiadas.

Por otra parte, con esta información será posible encargar una nueva colección de semillas con el objeto de incrementar el número de familias de las mejores procedencias. Por esta vía se espera ampliar la base genética disponible, aumentando las perspectivas de ganancia como resultado de una mayor participación de aquellas poblaciones naturales que presentan una mayor frecuencia de genes deseables.

c) Huerto semillero clonal

A la edad de 5 o 6 años (Fig. 1) se realizará una evaluación de los ensayos con el objeto de seleccionar los mejores individuos de las mejores familias, para alimentar los huertos de mejora y los huertos de producción. Para este fin se empleará un índice de selección que considere la información genética rescatable de los ensayos.

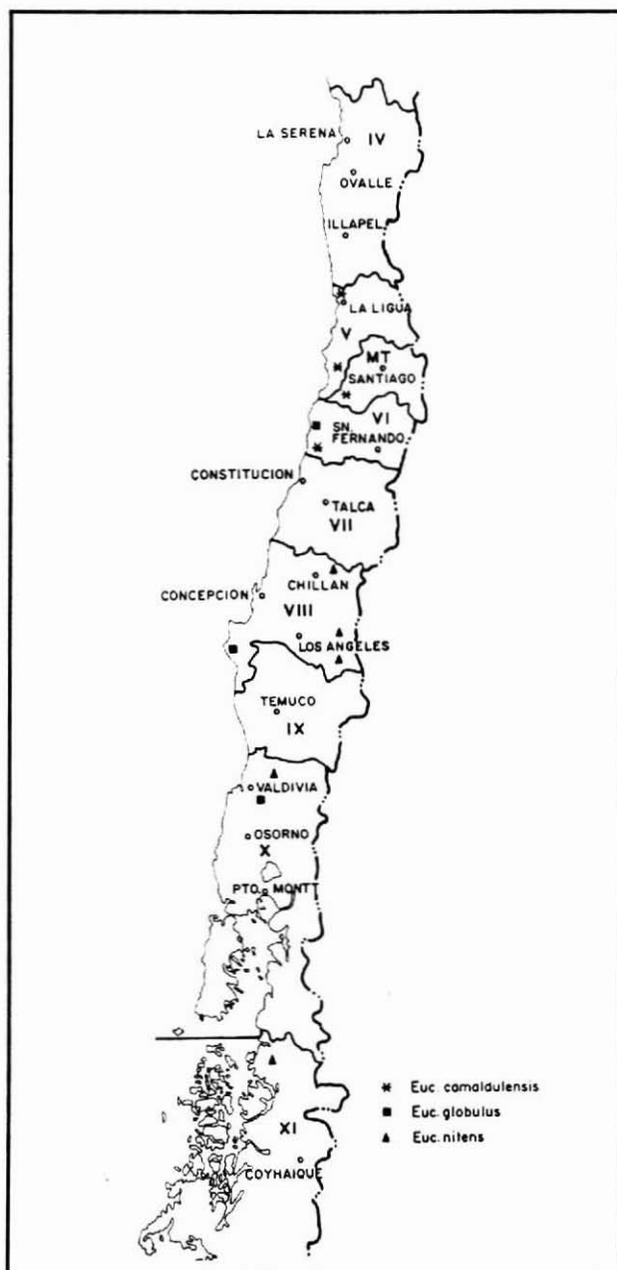
Cada zona de crecimiento debe contar con sus propios huertos de producción y mejora. Esto debido a las interacciones genotipo-ambiente que resultan de la mayor o menor adaptación de un genotipo específico a un sitio determinado.

Cuadro 6
 ENSAYOS COMBINADOS DE PROCEDENCIA
 Y PROGENIES ESTABLECIDOS EN EL PAIS
 DURANTE LOS AÑOS 1989 Y 1990

ESPECIE	PROPIETARIO	PREDIO	UBICACION
<i>E. camaldulensis</i>	Instituto de Educación Rural	Escuela Agrícola Longotoma	La Ligua V Región
<i>E. camaldulensis</i>	Sr. Fernando Lira V.	Mel - Mel	Casablanca V Región
<i>E. globulus ssp globulus</i>	Bosques de Chile	San Agustín	Cauquenes VII región
<i>E. globulus ssp globulus</i>	Forestal Arauco	Los Hermanos	Cañete VIII Región
<i>E. globulus ssp globulus</i>	Forestal Valdivia	Los Copihues	Valdivia X Región
<i>E. nitens</i>	Forestal Millalemu	El Durazno	San Carlos VIII Región
<i>E. nitens</i>	Forestal Condor	San Lorenzo	Quilleco VIII Región
<i>E. nitens</i>	Agrícola Forestal JCE	El Morro	Mulchen VIII Región
<i>E. nitens</i>	Forestal Valdivia	Vista Alegre	Mafil X Región
<i>E. nitens</i>	Forestal Mininco	El Bajo	Mañihuales XI Región

La selección (figura 1) se inicia al escoger un número reducido de árboles, los mejores 40 ó 60 individuos, desde la población base. Estos individuos pasarán a constituir una población de producción, cuyo objetivo principal será la producción de semillas. Su traslado se efectuará mediante injertos y se instalarán en un huerto semillero clonal.

Figura 2
UBICACION GEOGRAFICA DE LOS ENSAYOS DE
PROCEDENCIAS Y PROGENIES



A su vez, estos individuos selectos son llevados, también vía injerto, a un huerto de mejora donde se realizarán cruzamientos controlados. Producto de los cruzamientos se obtendrán nuevas familias que serán establecidas en ensayos genéticos. Luego en estos ensayos se evaluará el desarrollo de las progenies a fin de estimar la calidad de los árboles padres como productores de descendencias de buenas características, lo que se obtiene a través del cálculo de la aptitud combinatoria general (ACG) de cada progenitor.

Si se presenta floración y si operativamente es factible, se iniciarán los cruzamientos controlados en la población base. De este modo será posible acortar el tiempo necesario para reunir la semilla y así establecer cuanto antes los ensayos de progenies.

Las especies del género *Eucalyptus*, en general, son precoces, alcanzando comúnmente la edad reproductiva en estados juveniles. En especies de climas templados es factible esperar floración entre los 5 y 7 años (Griffin, 1988).

El huerto semillero clonal se raleará aproximadamente 3 años después de establecido, de acuerdo a una nueva evaluación del ensayo original de procedencias y progenies. Este será un raleo de baja intensidad en el que se extraerán los clones de peor desarrollo. Luego, y una vez que se cuente con resultados de los ensayos de progenie por polinización controlada, se efectuará un raleo final, dejando en pie los clones que hayan demostrado tener mejores aptitudes combinatorias generales, es decir, los clones que generan en promedio las mejores progenies al ser cruzados con los otros clones. Se estima que esta información se obtendrá aproximadamente 9 años después de efectuada la selección y probablemente coincidirá con el momento en que el huerto esté pasando a una etapa de mayor producción de semillas.

El huerto semillero clonal de *Eucalyptus globulus ssp globulus* contará probablemente con individuos escogidos tanto en los ensayos de procedencias y progenies como en plantaciones artificiales. Esto dependerá en gran medida de los resultados obtenidos en los ensayos de progenies donde se compararán familias de árboles seleccionados en el área de distribución natural y familias de árboles seleccionados en las plantaciones comerciales existentes en el país.

d) Area de multiplicación de clones

Los mismos 40 ó 60 individuos selectos serán probados en ensayos clonales con el objeto de multiplicar vegetativamente los mejores para su uso en plantaciones comerciales. La ventaja que presenta el empleo de la propagación vegetativa se debe al aprovechamiento de los efectos genéticos no aditivos, y por consiguiente, la obtención de

una mayor ganancia genética.

El método de propagación más difundido en el mundo, con fines operativos, es el de enraizamiento de estacas. Uno de los problemas que comunmente surge en la aplicación de esta técnica, es el crecimiento anormal o plagiotrópico de los clones una vez establecidos en terreno. Este crecimiento anormal, que se produce aun cuando los propágulos son genéticamente idénticos al progenitor, comunmente se relaciona con la posición del propágulo en el árbol original y con la edad del donador al momento de ser cosechado.

Una forma de reducir o eliminar este efecto es utilizar material juvenil. Por lo tanto será necesario estudiar el comportamiento de las estacas enraizadas a la edad de selección (5 ó 6 años) y si se advierte la presencia de crecimiento plagiotrópico, se debe buscar el método de rejuvenecimiento del material.

Un mecanismo es talar los árboles selectos de los ensayos de procedencias y progenies y trabajar con los rebrotes del tocón. Al aplicar esta práctica surgen algunos inconvenientes puesto que interfiere con las labores de polinización y con futuras evaluaciones de los ensayos. Otros métodos utilizados son el cultivo de tejidos y la extracción de estacas, una vez injertado el material adulto. Este último sistema ha demostrado ser efectivo en algunas especies (*Acer rubrum*), en donde estacas enraizadas obtenidas de injertos, responden como si fueran juveniles, aun cuando el injerto original provenga de un árbol de mayor edad.

La capacidad de enraizamiento de estacas difiere enormemente entre las especies del género *Eucalyptus*. Hay especies fáciles de propagar como: *E. camaldulensis*, *E. deglupta*, *E. grandis*, *E. tereticornis* y especies difíciles de enraizar como: *E. globulus*, *E. nitens*, *E. citridora*, *E. maculata* y *E. cloeziana* (Campihnos, 1983; Chaperon, 1987). Se ha llegado a determinar que existe una fuerte relación entre la habilidad para enraizar y el clon de donde se extrajeron las estacas (Chaperon, 1987; Graca, 1987).

Dado que en el programa se trabajará con varias especies de *Eucalyptus*, es muy probable que se deban realizar cambios en esta actividad. En *E. camaldulensis* seguramente será posible utilizar la mayor parte de los individuos seleccionados, en cambio en *E. globulus* y *E. nitens*, sólo se podrá contar con un grupo de ellos y será necesario recurrir a otros árboles sobresalientes, no incluidos inicialmente en esta línea de mejoramiento a corto plazo.

En base a los resultados obtenidos de los ensayos de clones se escogerán los

mejores y se llevarán a los bancos de multiplicación clonal. Desde aquí se obtendrán los propágulos vegetativos, que una vez enraizados bajo invernadero serán llevados a plantaciones comerciales.

Estos bancos de multiplicación clonal son áreas destinadas a la producción de estacas y se manejan con la finalidad de producir abundantes rebrotes de tocón. Su superficie va a estar determinada por las características de la especie, la capacidad de invernadero y las metas de producción de plantas.

e) Huerto semillero de semillas

Por otra parte, se dispondrá de semilla mejorada cosechada directamente de los ensayos de procedencias y progenies. En otras palabras, estos ensayos o poblaciones base originales serán transformados en huertos semilleros de polinización abierta realizando en ellos raleos selectivos.

Con el fin de evitar el cruzamiento entre hermanos se dejará un individuo en cada parcela o repetición de la familia. Sólo se eliminarán familias o procedencias completas cuando estas sean notoriamente inferiores a las demás. Con esto se intentará mantener una base genética importante e inducir un amplio intercambio de genes entre los individuos de la población.

Uno de los objetivos perseguidos es fomentar la hibridización entre procedencias, de modo de crear genotipos no existentes en forma natural. Posteriormente, estos individuos serán plantados en diferentes sitios con el fin de enriquecer las razas locales desarrolladas en el país hasta esa fecha.

En estos bosques, a futuro, se harán nuevas selecciones y se incorporarán los ejemplares escogidos en el programa para su utilización en sus diferentes fases.

Estos huertos semilleros serán los primeros en proveer material mejorado para fines operacionales, lo que podría ocurrir, dependiendo de la especie, entre los años 7 y 10.

Línea de largo plazo

En la Línea de largo plazo se busca garantizar el éxito del programa a futuro, para lo cual es fundamental contar con una base genética inicial amplia y variable. Sólo de esta manera, se podrán obtener, a través de ciclos de selección y cruzamiento, ganancias

genéticas sostenidas en el tiempo.

Se prevé que el material genético presente en las poblaciones base constituye un sólido punto de partida para el programa. Esto se debe a que es una muestra bastante completa de las poblaciones naturales de las especies, que asegura no sólo la identificación de las mejores fuentes de semillas para el país, sino que además, la participación de un número bastante elevado de árboles padres no emparentados, lo que permitirá una mayor flexibilidad en el manejo de la endogamia.

El huerto de mejora y las pruebas genéticas (Fig. 1) son los elementos claves en el mejoramiento a largo plazo. En ellos se efectuarán las cruces del material seleccionado, se evaluarán los atributos de los árboles progenitores y se seleccionarán nuevos individuos para su utilización en generaciones avanzadas.

Como se mencionó anteriormente, alrededor de los años 5 ó 6 se efectuará la selección de árboles sobresalientes en la población base. Por una parte, un grupo pequeño de ellos, los mejores 40 ó 60 individuos, serán destinados al huerto de producción de primera generación. Por otra parte, un grupo más grande, los 250 ó 300 mejores árboles, se establecerán en un huerto de mejora y pasarán a ser la base de la mejora a largo plazo.

El huerto de mejora tiene por objetivo el almacenamiento y cruzamiento de los clones selectos. Debido a esto, debe ser establecido en sitios que aseguren una fructificación temprana y abundante y, a su vez, permitan la ejecución de las actividades de polinización en forma eficiente y a bajo costo.

Los individuos escogidos en la población base serán trasladados al huerto de mejora a través de injertos. Si esto no es posible, dependerá de la especie, se buscará otro método de propagación vegetativa, como enraizamiento de estacas o micropropagación. Una vez establecidos los clones selectos en el huerto de mejora se iniciarán los cruzamientos controlados bajo un diseño de apareamiento adecuado. De estos ensayos se generará la información requerida para evaluar las características y atributos de los árboles progenitores (ACG y ACE) y para calcular los parámetros genéticos (varianzas y heredabilidad) con los que se estimarán las ganancias genéticas.

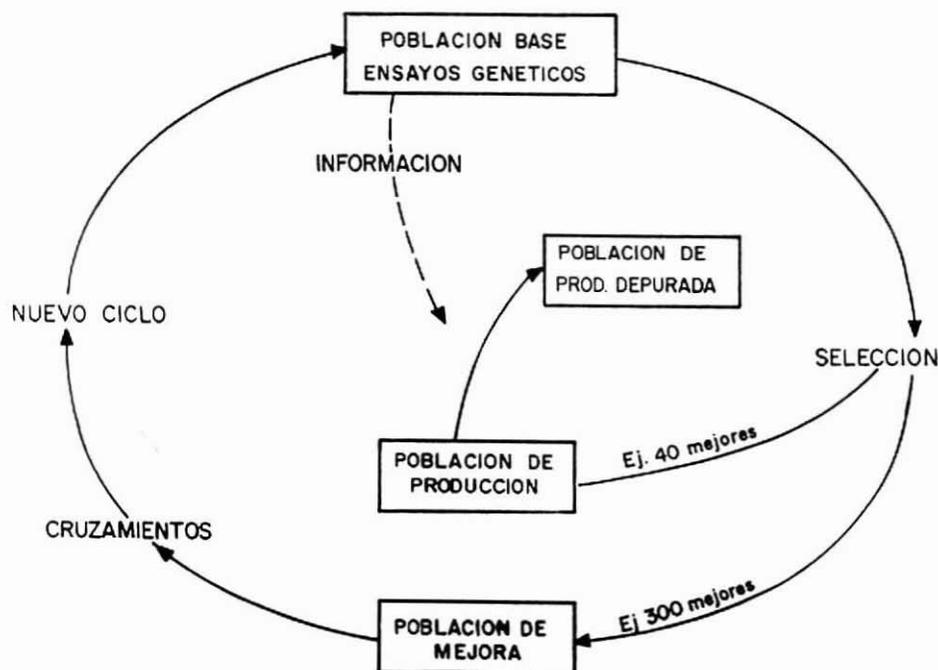
A su vez los ensayos de progenies pasan a constituir la población base para una nueva generación. Esto se logra escogiendo en ellos los mejores individuos dentro de las mejores familias y trasladando los ejemplares selectos a huertos de producción y mejora considerados de segunda generación. Posteriormente, los individuos selectos de este

nuevo grupo serán cruzados entre sí, estableciendo su descendencia en nuevos ensayos de progenies que serán la base para los huertos de tercera generación.

La selección de individuos realizada sobre la descendencia de progenitores selectos, supone un aumento en ganancia respecto a la selección inicial. Este método de selección, que involucra ciclos continuos de selección y cruzamientos a partir de una población original, se conoce como selección recurrente y es el sistema más empleado en programas de mejoramiento genético forestal (Figura 3).

Finalmente, en la medida que se obtengan individuos sobresalientes, en cada generación de mejoramiento se usará la reproducción vegetativa a fin de maximizar las ganancias genéticas (Figura 1). El estudio de la heredabilidad de los caracteres a mejorar, especialmente la estimación de la varianza genética no aditiva, será fundamental en la justificación del empleo de esta estrategia.

Figura 3
SELECCION RECURRENTE EN LA OBTENCION DE GENERACIONES AVANZADAS



EXPLORACION DE HIBRIDOS

En la actualidad muchos programas de mejora genética de especies de eucalipto en el mundo consideran como un aspecto importante el desarrollo de híbridos para su utilización en plantaciones comerciales.

La principal ventaja de la hibridación es que permite al genetista crear combinaciones de genes no existentes en forma natural reuniendo de esta forma, en una progenie, características que se presentan en poblaciones o especies por separado. Esta técnica es de gran utilidad cuando existen limitaciones ambientales que impiden el buen desarrollo de una especie en un sitio determinado. Son comunes las combinaciones entre especies de rápido crecimiento con especies resistentes a enfermedades, a las bajas temperaturas o al déficit hídrico.

El desarrollo de esta técnica en Chile crea interesantes expectativas, ya que permitiría aumentar las superficies potenciales de plantación empleando híbridos producto de la cruce de dos o más especies de eucalipto. A modo de ejemplo y considerando resultados obtenidos en trabajos realizados en el exterior, es factible pensar en combinar las altas tasas de crecimiento que muestra *Eucalyptus globulus ssp globulus* con la resistencia a las bajas temperaturas que presenta *Eucalyptus viminalis* (Potts y Cauvin, 1988). A su vez, se debe considerar que la recombinación de genes se produce para todos los caracteres, transmitiendo los progenitores al híbrido tanto rasgos positivos como negativos.

En ocasiones también se produce lo que se denomina vigor híbrido o heterosis. Este fenómeno ocurre cuando el individuo resultante supera los rasgos presentes en los árboles originales. Por lo general este término se asocia a una superioridad en crecimiento del híbrido respecto de sus progenitores.

El vigor híbrido no siempre ocurre, lo importante está en la capacidad del genetista forestal para reproducir este efecto. En ocasiones, la producción de plantas híbridas, ya sea empleando polinización libre o controlada, es dificultosa y comunmente se obtienen bajos rendimientos de semilla viable. Es en estos casos cuando la reproducción vegetativa adquiere relevancia, al permitir la reproducción masiva del híbrido obtenido.

Una de las mayores dificultades en la aplicación de esta técnica se refiere a la incompatibilidad entre especies. En la medida que las especies son taxónomicamente más cercanas mayores son las probabilidades de éxito. La incompatibilidad se puede presentar

debido a muchas razones, entre las que se encuentran barreras de tipo anatómicas, químicas y fisiológicas (Zobel, 1984). En la figura siguiente se entregan resultados de cruza realizadas entre especies del género *Eucalyptus* (Pardos, 1988).

Figura 4
CRUZAMIENTOS INTERESPECIFICOS EN EL GENERO *Eucalyptus*

		divers piperita radiata linearis lindleyana obliqua regina	camaldulensis tereticornis rudis	globulus strobilata macarthuri rubida cinerea maldenii	gongonocaphala arundata eleosa salmonophloea occidentalis astringens	diversicolor resinifera robusta granulata balyardae	fruticellatum viridis leucosylon melaleuca paniculata crebra siderophloea	citriodora maculata torrelliana colaptylia
REMANATHERIA	Piperitas	divers piperita radiata linearis lindleyana obliqua regina						
	Oblicua							
EXERTARIA	Tericornes	camaldulensis tereticornis rudis	o o o o o o o o o o o o o o o o o o o o	o o o o o o o o o o o o o o o o o o o o	l l l l l l l l l l l l l l l l l l l l	o o o o o o o o o o o o o o o o o o o o	A A A A A A A A A A A A A A A A A A A A	
MAIDENARIA	Viminales	globulus strobilata macarthuri rubida viminialis cinerea maldenii	o o o o o o o o o o o o o o o o o o o o	o o o o o o o o o o o o o o o o o o o o	l l l l l l l l l l l l l l l l l l l l	o o o o o o o o o o o o o o o o o o o o	A A A A A A A A A A A A A A A A A A A A	
BISECTARIA	Cornutas	gongonocaphala cornuta	l l l l l l l l l l l l l l l l l l l l	l l l l l l l l l l l l l l l l l l l l	o o o o o o o o o o o o o o o o o o o o	l l l l l l l l l l l l l l l l l l l l	A A A A A A A A A A A A A A A A A A A A	
	Oleaceae	oleosa	l l l l l l l l l l l l l l l l l l l l	l l l l l l l l l l l l l l l l l l l l	o o o o o o o o o o o o o o o o o o o o	l l l l l l l l l l l l l l l l l l l l	A A A A A A A A A A A A A A A A A A A A	
	Diodeaceae	salmonophloea	l l l l l l l l l l l l l l l l l l l l	l l l l l l l l l l l l l l l l l l l l	o o o o o o o o o o o o o o o o o o o o	l l l l l l l l l l l l l l l l l l l l	A A A A A A A A A A A A A A A A A A A A	
	Occidentales	occidentalis	l l l l l l l l l l l l l l l l l l l l	l l l l l l l l l l l l l l l l l l l l	o o o o o o o o o o o o o o o o o o o o	l l l l l l l l l l l l l l l l l l l l	A A A A A A A A A A A A A A A A A A A A	
	Ostringens	astringens	l l l l l l l l l l l l l l l l l l l l	l l l l l l l l l l l l l l l l l l l l	o o o o o o o o o o o o o o o o o o o o	l l l l l l l l l l l l l l l l l l l l	A A A A A A A A A A A A A A A A A A A A	
TRANSVERSARIS	Diversicolores	diversicolor	o o o o o o o o o o o o o o o o o o o o	o o o o o o o o o o o o o o o o o o o o	l l l l l l l l l l l l l l l l l l l l	o o o o o o o o o o o o o o o o o o o o	A A A A A A A A A A A A A A A A A A A A	
	Saligna	resinifera robusta saligna granulata balyardae	o o o o o o o o o o o o o o o o o o o o	o o o o o o o o o o o o o o o o o o o o	l l l l l l l l l l l l l l l l l l l l	o o o o o o o o o o o o o o o o o o o o	A A A A A A A A A A A A A A A A A A A A	
ADNATARIA	Oleaceae	fruticellatum viridis	A A A A A A A A A A A A A A A A A A A A	A A A A A A A A A A A A A A A A A A A A	A A A A A A A A A A A A A A A A A A A A	A A A A A A A A A A A A A A A A A A A A	X X X X X X X X X X X X X X X X X X X X	
	Prunoseae	leucosylon siderosylon melaleuca paniculata crebra siderophloea	A A A A A A A A A A A A A A A A A A A A	A A A A A A A A A A A A A A A A A A A A	A A A A A A A A A A A A A A A A A A A A	A A A A A A A A A A A A A A A A A A A A	X X X X X X X X X X X X X X X X X X X X	
OCHRARIA	Maculatae	citriodora maculata torrelliana						h h h h h h h h h
RIPARIA	Gumíferas	colaptylia						h h h h h h h h h

* = descendencia estéril l, x, o = híbridos conocidos
 * = Pueden hibridar teóricamente * = hibridan o = descendencia vigorosa

Las expectativas que se crean con la hibridación, tanto interespecífica como intraespecífica, son bastante grandes y en cierto modo sintetizan los esfuerzos del programa a largo plazo. La técnica permite, como se dijo anteriormente, reunir en uno o más individuos las mejores características presentes en los progenitores y se deben considerar como cruzamientos específicos de material distinto y mejorado, con el objetivo de incrementar los rendimientos y las características tecnológicas de los árboles.

Para justificar los esfuerzos humanos y económicos envueltos en esta línea, el programa debe contar con una base sólida capaz de entregar material altamente seleccionado a través del tiempo. Además, se deben realizar fuertes inversiones en investigación, principalmente en torno al estudio de la biología reproductiva de las especies.

AGRADECIMIENTOS

Los autores del presente trabajo desean agradecer en especial la revisión crítica y recomendaciones realizadas por el Doctor Claudio Balocchi L., Director Cooperativa Mejoramiento Genético, UACH/CONAF/Empresas Forestales, y el Doctor Ricardo Alía M., Departamento de Sistemas Forestales, Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias (INIA), Madrid, España.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- Balocchi, C.E. 1990. Cancore Tree Improvement Program. Bulletin on Tropical Forestry N° 7. North Caroline State University.
- Bridgwater, F. 1990. Mating Designs and Breeding Strategies for Forest Trees. En : Forest Tree Improvement Short Course. North Carolina State University. Raleigh. March 1990.
- Campinhos, E. 1987. Propagacao Vegetativa de Eucalyptus ssp. por Enraizamento de Estacas. En: Simposio de Silvicultura y Mejoramiento Genético. CIEF. Buenos Aires. pp 209-214.
- Chaperon, H. 1987. Vegetative Propagacao of Eucalyptus. En: Simposio de Silvicultura y Mejoramiento Genético. CIEF. Buenos Aires. pp 215-231.
- C. de Almeida, C.M. et al. 1981. Estimativas de Herdabilidades e Correlacoes en Progenies Jovens de Eucalyptus citridora Hook. Revista Arvore. Vol. 5 N° 2. pp. 250-268.
- Cooper, M.A. y M.E. Graca. 1987. Perspectivas para Maximizacao de Enraizamento de Estacas de Eucalyptus dunnii Maid. Circular Técnica N° 12. Embrapa. 9 p.

- Eldridge, K.G. 1971.** Genetically Improved Eucalypt Seed for Australian Pulpwood Forests. *Appita*. Vol. 25 N° 2. pp 105-109.
- Falconer, D.S. 1981.** Introduction to Quantitative Genetics. Logman. London and New York. 340 p.
- Griffin, A.R. 1988.** Flowering and Seed Production Processes in Eucalyptus. En: Eucalypt Breeding. Tree Breeding Course. Breeding Strategies. Department of Forestry. Australian National University. November 1988.
- Infor-Corfo. 1986.** Especies Forestales Exóticas de Interés Económico para Chile. Gerencia de Desarrollo AF 86/32. Santiago, Chile. 168 p.
- Kageyama, P.Y. y R. Vencovsky. 1983.** Variacao Genética em Progenies de uma Populacao de Eucalyptus grandis (Hill) Maiden. IPEF. Vol. 24. pp. 9-26.
- Krishnasuwami, S. et al. 1986.** Studies on Variance Components an Heritability one-parent families of Eucalyptus tereticornis. Kerala Forest Research Institute. India. pp. 297-300.
- Malan F.S. 1988.** Genetic Variation in Some Growth and Wood Properties among 18 full-sib families of South African Growth Eucalyptus grandis: A Investigation South African Forestry Journal. N° 146. pp. 38-43.
- Matherson, A.C. 1986.** Genetic Variation in the Pulp Qualities of Eucalyptus obliqua L'Hérit. *Appita*. Vol. 39. N. 3. pp. 205-212.
- Pardos, J.A. 1988.** Mejora Genética de Especies Arboreas Forestales. FUCOVASA. Madrid. 410 p.
- Potts, B.M. y B. Cauvin 1988.** Inbreeding and Interspecific Hybridisation un Eucaliptus. En: Proc. International Forestry Conference for the Australian Bicentenary. Albany. Wodonga. 17 p.
- Pryor, L.D. 1976.** The biology of Eucalyptus. Edward Arnold. London. 82 p.
- Seizo, E. et al, 1988.** Variacao Genetica e Interacao Progenies x Locais em Eucalyptus urophylla. IPEF. Vol. 39. pp 53-63.
- Volker, P.W. et al. 1990.** Genetic Parameters an Gains expected from Selection in Eucalyptus globulus in Tasmania. *Silvae Genetica*. Vol. 39. pp. 18-21.

Volker, P.W. 1988. A mating Design to Study the Role of Hibridization in Eucalypt Breeding. Tree Breeding Course. Breeding Strategies. Department of Forestry. Australian National University. November 1988.

White, T. 1987. A Conceptual Framework for Tree Improvement Programs. New Forest Vol. 4: pp. 325-342.

Wright, J. W. 1976. Introduction to Forest Genetics. Academic Press. New York. 463 p.

Zobel, B. J. y J. Talbert 1984. Applied Tree Improvement. Wiley. New York. 521 p.