

ASPECTOS TEÓRICOS EN LA SELECCIÓN DE ÁRBOLES SUPERIORES. Roberto Ipinza, Dr. Ingeniero de Montes. Universidad Austral, Instituto de Silvicultura, Casilla 567, Valdivia, Chile.

RESUMEN

En este documento se entregan las bases para la calificación de individuos genéticamente superiores. Se toman en cuenta diferentes criterios o métodos para determinar qué individuos son superiores a otros en una población en base a una cantidad de características deseables (por ejemplo: forma, volumen, densidad, etc.). Estos individuos superiores, denominados plus, se constituirán en los progenitores de las futuras plantaciones operacionales.

Se analizan también las ganancias genéticas que se obtienen por utilizar árboles plus. También se señalan aspectos relacionados a la recopilación y manejo de la información de estos árboles, de manera de enfrentar mejor futuras etapas del mejoramiento forestal.

Palabras claves: Selección, árboles plus, roble, raulí

ABSTRACT

The basis for the scoring of genetic superior individuals is given in this paper. Different criteria and methods to determinate the individuals that are superior than others in a base population from a number of desirable characteristics (i.e., form, volume, density, etc) are considered. This superior individuals that are called plus will constitute the progenitors of the future operative plantations.

The genetic improvements that can be obtained when plus trees are used it is also analyzed. Furthermore, the aspects related to the collection and management of the information from this trees are highlighted in order to face the future steps of the forestry improvement programs in a better way.

Keywords: Selection, plus trees, roble, rauli

INTRODUCCIÓN

El objetivo principal de un programa de mejoramiento genético forestal, es cambiar la frecuencia de los alelos deseados que afectan características importantes de los árboles, en forma tal que las plantas mejoradas tengan un rendimiento superior al del material no mejorado. La forma de lograr esto es a través del proceso de **selección**, el cual puede definirse como la *elección de individuos con cualidades deseadas para servir de progenitores en la siguiente generación*. **Para que la selección sea efectiva, debe existir variación genética en la población, el carácter deseado debe ser heredable y tener un valor económico de interés.**

En los programas de mejoramiento genético forestal, la selección de las mejores especies y procedencias es seguida normalmente por la selección de árboles plus para formar la población de mejoramiento. Para muchas características de importancia económica, gran parte de las diferencias que existen entre árboles son de origen genético y representan una fuente de variación muy importante que puede ser aprovechada por los mejoradores forestales. La selección de árboles plus determina en gran medida la magnitud de la ganancia genética que se obtendrá tanto en la primera como en las siguientes generaciones, por lo que se debe poner especial cuidado en su ejecución. Idealmente se busca aumentar la intensidad de selección para obtener una mayor ganancia genética y, al mismo tiempo, se trata de mantener una base genética amplia que posibilite la obtención de ganancias a través de muchos ciclos sucesivos de mejoramiento. Una base genética amplia permite también mantener opciones abiertas ante una eventual ampliación del área de plantación a ambientes diferentes o para enfrentar posibles cambios en los requerimientos del mercado.

DEFINICIÓN

La selección de árboles plus es el proceso mediante el cual a partir de una población base dada se escogen los mejores árboles, según los rasgos objeto de mejoramiento, para formar o dar origen a la población de mejoramiento y/o de producción.

OBJETIVO DE LA SELECCIÓN DE ÁRBOLES PLUS

El objetivo principal inmediato de la selección de árboles plus es suministrar material para:

- Establecer pruebas genéticas (progenies, procedencias, pruebas clonales, etcétera).
- Establecer huertos semilleros de plántulas o de semillas
- Establecer huertos semilleros clonales
- Colectar semilla o material vegetativo para establecer plantaciones comerciales

ECUACIÓN DEL MEJORADOR

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

$$\Delta G = H^2 * S$$

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

Aumento de la heredabilidad

La variación fenotípica entre árboles en un rodal ($\sigma^2 P$) es consecuencia de las diferencias entre sus genotipos ($\sigma^2 G$), de la variabilidad del medio ambiente ($\sigma^2 E$) y de las diferencias de edad ($\sigma^2 T$). Expresando esto matemáticamente asumiendo un modelo aditivo lineal, se obtiene la siguiente expresión:

$$\sigma^2 P = \sigma^2 G + \sigma^2 E + \sigma^2 T$$

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

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

$$H^2 = \frac{\sigma^2 G}{(\sigma^2 G + \sigma^2 E + \sigma^2 T)} \text{ heredabilidad en sentido amplio.}$$

$$h^2 = \frac{\sigma_A^2}{(\sigma_G^2 + \sigma_E^2 + \sigma_T^2)}$$

heredabilidad en sentido estricto, donde, el numerador
corresponde a la varianza genética aditiva.

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

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

Entonces, al examinar estas dos últimas fórmulas se concluye que existen dos formas de aumentar la heredabilidad: a) aumentar la variabilidad genética (por ejemplo, introduciendo nuevos materiales a la población base) y b) disminuir la varianza no genotípica ($\sigma^2 E + \sigma^2 T$).

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

Reducción de la varianza ambiental ($\sigma^2 E$)

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

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

En bosques naturales multietáneos pie a pie, normalmente no es posible encontrar árboles de la misma especie lo suficientemente cerca del árbol candidato. En este tipo de poblaciones, la calidad fenotípica del árbol candidato se compara con la de los árboles en la región y, de esta manera, al aumentar las diferencias ambientales y de edad entre los árboles que se están comparando, la heredabilidad tiende a ser baja y por tanto se reduce significativamente la eficiencia de la selección (Ledig, 1975).

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

Reducción de la varianza de edad ($\sigma^2 T$).

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

Si la población base está formada por muchos rodales de edades distintas, éstos se pueden agrupar por clases de edad y seleccionar en cada uno independientemente. Si dentro de cualquier subpoblación los árboles tienen la misma edad, entonces $\sigma^2 T = 0$.

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

Aumento del diferencial de selección.

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

$$S = \bar{X}_p - \bar{X}_0$$

donde:

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

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

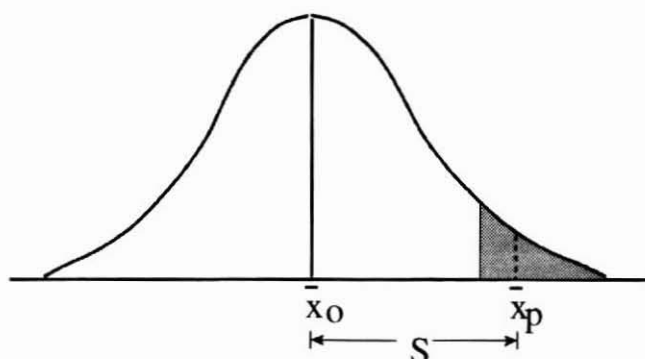


Figura 1. DIFERENCIAL DE SELECCIÓN.

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

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

El diferencial de selección se puede estimar de dos maneras:

- En la primera, que es la más frecuente, se utiliza el promedio general del rodal para estimar X_0 y no el promedio de las medias de las vecindades de los árboles

seleccionados. Si la selección se realiza adecuadamente, es decir, en todas las condiciones ambientales del rodal, entonces el promedio del rodal debe ser un buen estimador de las medias de las vecindades. Sin embargo, con esta práctica se corre el riesgo que la media general del rodal no sea la misma que la media de las áreas donde se seleccionaron los árboles. Por ejemplo, para características de crecimiento, existe la tendencia de seleccionar árboles plus en los mejores sitios debido a que en ellos está la mayor parte de los árboles más desarrollados. La media de los mejores sitios (\bar{X}_m) es mayor que la media en toda la población (\bar{X}_0) lo que implica que el diferencial de selección estimado por este método (S_e) es mayor que el diferencial real (S), sobrestimando así la ganancia genética. Expresado matemáticamente se tiene que:

$$\text{Si } \bar{X}_m > \bar{X}_0, \text{ entonces } (\bar{X}_p - \bar{X}_0) > (\bar{X}_p - \bar{X}_m)$$

$$\text{y puesto que } S_e = (\bar{X}_p - \bar{X}_0) \text{ y } S = (\bar{X}_p - \bar{X}_m),$$

entonces $S_e > S$

- b) El segundo método consiste en medir el “ S_i ” de cada uno de los árboles candidatos y luego se eligen los árboles con los mayores “ S_i ” como árboles plus. El diferencial de selección “ S ” será entonces, el promedio de los “ S_i ” de los árboles plus.

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

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

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

- Recorrer la población completa.

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

- Aumentar el número de árboles candidatos.

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

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

SELECCIÓN SEGÚN TIPO DE POBLACIÓN.

La efectividad de la selección de árboles plus depende del grado en que las características de la población base permitan aumentar la heredabilidad y el diferencial de selección. A continuación se da una lista de tipos de poblaciones ordenadas de mayor a menor de acuerdo con la ganancia genética esperada cuando se seleccionan árboles plus en ellas (la comparación en cada caso es con respecto al tipo de población anterior):

1. Plantación pura en sitio homogéneo: es en esta situación donde la selección de árboles plus es más eficiente, debido a que en ella se presenta las vecindades con la menor variación no genotípica y por tanto con mayor heredabilidad. En otras palabras, es en este tipo de poblaciones donde se presenta la menor variación fenotípica causada por variación ambiental (suelos, espaciamiento, manejo, etc.) y por diferencias de edad y por tanto, donde hay mayores probabilidades de que fenotipos superiores correspondan a genotipos superiores (Zobel y Talbert, 1984).
2. Plantación pura en sitio heterogéneo: aumenta la varianza ambiental dentro de vecindades y la heredabilidad es menor.
3. Bosque natural puro coetáneo: aumenta la varianza ambiental al haber mayor variabilidad en los niveles de competencia (espaciamiento irregular) y a las pequeñas diferencias de edad entre los árboles.
4. Bosque natural puro multietáneo donde se puede conocer las edades de los árboles: aumenta la varianza ambiental al aumentar las diferencias de edades. Esto produce diferencias de desarrollo y por tanto aumentan también las diferencias en los niveles de competencia. En este caso se puede estimar el efecto de la edad y ajustar el valor fenotípico.
5. Bosque natural puro multietáneo en el que no se puede conocer las edades de los árboles: no se puede ajustar el valor fenotípico por la edad.
6. Bosque natural heterogéneo y poblaciones formadas por grupos muy pequeños y/o individuos aislados de regeneración natural o plantados: en esta situación es donde se presenta la máxima variación ambiental y de edad, y por tanto la menor heredabilidad (Ledig, 1975). Aumenta la varianza de sitio ya que los individuos están más separados entre sí, el nivel de competencia varía desde una lata competencia con

otros árboles de la misma u otra especie hasta individuos aislados en áreas abiertas. En esta situación no se tiene idea del valor medio de la vecindad porque generalmente no hay árboles para estimarla. Como consecuencia, es en este tipo de poblaciones donde la eficacia de la selección de árboles plus es menor.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Falconer, D. 1986.** Introducción a la genética cuantitativa. CECSA, Segunda edición. 383 p.
- Ledig, F.T.** An analysis of methods for the selection of trees in wild stands. Forest Science. 20:2-16.
- Quijada, M. 1980.** Selección de árboles forestales. In Mejora genética de árboles forestales. Informe sobre el curso de capacitación FAO/DANIDA sobre mejora genética de árboles forestales. Mérida, Venezuela. 1980. Estudio FAO:MONTES No. 20.p 169-176.
- Zobel, B.; Talbert, J. 1984.** Técnicas de mejoramiento genético de árboles forestales. Editorial Limusa. México, México.545 p.