
COMPETENCIA Y SU RELACION CON LOS PARAMETROS GENETICOS EN CLONES DE EUCALIPTO

Nahum M. Sanchez Vargas¹ y J. Jesús Vargas Hernandez²

RESÚMEN

La necesidad por acelerar los beneficios derivados del mejoramiento genético ha llevado a los genetistas a la búsqueda de alternativas para acortar el periodo de selección y comprender el crecimiento de los árboles de tal manera que puedan desarrollarse mejores procesos de evaluación y selección genética. En condiciones naturales el crecimiento de los árboles está influenciado por el clima, las condiciones del suelo y la disponibilidad de agua, entre otros factores. Sin embargo, aún cuando estos factores sean relativamente homogéneos en todo el ensayo, el crecimiento de los árboles será afectado por la competencia entre ellos. Los efectos de la competencia pueden ser explicados por el nivel de competencia (intensidad) y tipo de competencia (inter e intragenotípica). En este trabajo se evaluó el desempeño genético de 25 clones de *Eucalyptus urophylla* S. T. Blake con base en información de cuatro ambientes de competencia (AC) durante los primeros 12 meses de edad. Los resultados muestran un mayor control genético de las características de crecimiento en los AC intergenotípica extrema que en el nivel intermedio de competencia intergenotípica o competencia intragenotípica. También hubo cambios de un ambiente de competencia a otro en la tendencia de las correlaciones edad-edad, debido tanto al nivel como al tipo de competencia. Después de los seis meses de crecimiento se modificó en gran medida el desempeño de los clones de un ambiente a otro, por lo que se concluye que los parámetros genéticos pueden ser afectados por el nivel y tipo de competencia.

Palabras claves: Mejoramiento genético, *Eucalyptus urophylla*, competencia.

¹ Instituto de Investigación Agropecuaria y Forestales, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán. México, nsanchez@yahoo.com

² Colegio de Post Graduados, Texcoco. México



COMPETITION AND ITS RELATION WITH GENETIC PARAMETERS IN EUCALYPT CLONES

SUMMARY

The needs to accelerate the benefits derived from tree improvement has taken the tree breeders to search for alternatives to shorten the selection period and to understand tree growth such that better processes of genetic test and selection can be developed. Under natural conditions tree growth is influenced by climate, soil conditions and water availability, among other factors. However, even when these factors are relatively homogeneous in a given test site, tree growth will be affected by competition among them. The effects of competition can be explained by the level of competition (intensity), and the type of competition (intergenotypic or intragenotypic). In this work the genetic performance of 25 clones of *Eucalyptus urophylla* S. T. Blake was evaluated based on information from four competition environments during the first 12 months of age. Results show a higher genetic control of growth traits in environments with extreme intergenotypic competition than in those with intermediate level of intergenotypic competition or intragenotypic competition. Results also show changes from an environment to the other one in the age-age correlations trend, due both kind of competition among levels and between types. After six months, the clone performance was modified from an environment to the other. Hence, it is concluded that the genetic parameters can be affected by the level and type of competition.

Keywords: Genetic Improvement, *Eucalyptus urophylla*, competition.

INTRODUCCIÓN

Para acelerar los beneficios del mejoramiento genético se han buscado alternativas, a través del desarrollo de mejores procesos de evaluación, que permitan acortar los períodos de selección genética. El establecimiento de ensayos en los que se hace evaluaciones tempranas del crecimiento de los árboles es cada vez más común. En condiciones naturales el crecimiento de los árboles está influenciado por el clima, las condiciones del suelo y la disponibilidad de agua, entre otros factores. Sin embargo, aún cuando estos factores sean relativamente homogéneos en un área determinada, el crecimiento de los árboles será afectado por la competencia entre ellos. Así, las evaluaciones que se hagan de los parámetros genéticos en edades tempranas deben ser confiables y simular los cambios que se expresan de manera natural en los parámetros genéticos a través del tiempo. Una estrategia para reducir la edad de selección es el establecimiento de ensayos a menor espaciamiento, en los que se espera que los individuos tengan un desarrollo similar, pero más acelerado que los plantados a espaciamientos operativos (Amateis et al., 2003). De esta manera se obliga a los individuos a expresar sus habilidades de desarrollo con anterioridad al someterse a competencia temprana (Bouvet et al., 2003). Además, la estimación de los parámetros genéticos puede ser diferente cuando los individuos son plantados en bloques de un solo genotipo que cuando lo son en bloques de genotipos diferentes (Adams et al., 1973).

OBJETIVO

Determinar el efecto del nivel y tipo de competencia sobre los la estimación de los parámetros genéticos para caracteres de crecimiento de clones de *Eucalyptus urophylla* S. T. Blake.

ANTECEDENTES

Los genotipos pueden comportarse de manera diferente en función del tipo de competencia (Donald, 1968) e influir sobre los parámetros genéticos estimados. Bajo el concepto de competencia temprana se desarrollan estudios que intentan explicar el comportamiento de los parámetros genéticos en individuos de edades avanzadas, con base en el análisis de ensayos juveniles (Jonsson, et al., 2000). También se establecen ensayos en campo que son evaluados en edades tempranas (Brouard y John, 2000), o en períodos sucesivos de tiempo a través del tiempo (Bouvet et al., 2003). Y se ha explorado el comportamiento de los parámetros genéticos cuando los árboles se plantan en función del tipo de competencia (inter o intragenotípica) (Adams, 1980).

En años recientes se inició en el sureste mexicano un programa de plantaciones comerciales con *Eucalyptus urophylla* S. T. Blake para la producción de celulosa y papel. A partir de las primeras plantaciones se inició un programa de evaluación y selección de clones con el propósito de aumentar la productividad de las plantaciones mediante el uso extensivo de clones de alto rendimiento en producción de madera. Los ensayos de evaluación de clones comúnmente utilizan parcelas de un solo árbol (i.e., parcelas con mezclas de clones) sin embargo, por razones de manejo, las plantaciones comerciales generalmente se establecen en bloques monoclonales. Si los clones responden de manera diferente al tipo de competen-

cia genotípica, los clones más productivos en parcelas multiclonales no necesariamente serán los más productivos en parcelas monoclonales.

MATERIALES Y MÉTODOS

Establecimiento del Ensayo

Se evaluó cuatro AC: (I) clones mezclados plantados a espaciamientos de 2,6 x 3,5 m (1.099 árboles ha⁻¹); (II) clones mezclados plantados a 1,3 x 1,75 m (4.348 árboles ha⁻¹); (III) clones mezclados plantados a 0,65 x 0,88 m (17.483 árboles ha⁻¹); y (IV) clones en parcelas monoclonales plantados a 0,65 x 0,88 m (17.483 árboles ha⁻¹). Los tres primeros ambientes (I, II y III) permiten evaluar el efecto de la intensidad de competencia, mientras que los últimos dos (III y IV) permiten comparar el tipo de interacción genotípica. Se usó un diseño de parcelas divididas en bloques completos al azar con cinco repeticiones. En las parcelas grandes se asignó los diferentes AC y en las parcelas chicas se asignó los clones. Cada clon estuvo representado por cuatro rametos en cada bloque. A partir de establecida la plantación se fueron realizadas mediciones mensuales de altura total hasta los seis meses de edad, cuando los árboles de las parcelas de menor espaciamiento iniciaron la etapa de mayor competencia asociada con un aumento gradual en mortalidad. Posteriormente se realizó mediciones bimestrales hasta que el ensayo alcanzó un año de edad (la mortalidad en los primeros seis meses fue menor del 5% y al final del año alcanzó un 35% en promedio en las parcelas de menor espaciamiento).

Estimación de Parámetros Genéticos

Se realizaron análisis para cada ambiente utilizando la altura inicial (H_0) como covariable con el siguiente modelo en el que B y H_0 se consideraron como efectos fijos:

$$Y_{ikl} = \mu + B_i + H_0 + C_k + BC_{ik} + e_{ikl} \quad (2)$$

Donde: Y_{ikl} es el valor observado; μ es el valor promedio de la población; B_i es el efecto de bloque; C_k es el efecto de clon; BC_{ik} es el efecto de la interacción y e_{ikl} es el error experimental.

La heredabilidad en sentido amplio a nivel de rametos (H^2_r) y de las medias de clones (H^2_C) se estimó con las siguientes fórmulas (Sánchez-Vargas *et al.*, 2004):

$$H^2_r = \sigma^2_C / (\sigma^2_C + \sigma^2_{BC} + \sigma^2_e) \quad (3)$$

$$H^2_C = \sigma^2_C / [(\sigma^2_e) + (\sigma^2_{BC} / n) + (\sigma^2_e / nb)] \quad (4)$$

Donde σ^2_C es la varianza de clon, σ^2_{BC} es la varianza de la interacción, σ^2_e es la varianza del error, b es el número de bloques (5) y n es la media armónica del número de árboles por parcela a una edad determinada.

El error estándar de la heredabilidad ($\sigma_{H^2}^2$) se calculó con el método de Dickerson (Dieters *et al.*, 1995). También se estimaron las correlaciones genéticas a diferentes edades ($r_{g(a1, a2)}$),

considerando que cada edad representa a una característica diferente (X y Y), con la siguiente fórmula (Falconer y Mackay, 2001):

$$r_g = \text{Cov}_{C(X,Y)} / (\sigma^2_{C(X)} \sigma^2_{C(Y)})^{0.5} \quad (5)$$

Donde $\text{Cov}_{C(X,Y)}$ es la covarianza de clones entre las edades X y Y, y $\sigma^2_{C(X)}$ y $\sigma^2_{C(Y)}$ son las varianzas de clones para las mismas edades. $\text{Cov}_{C(X,Y)}$ se estimó a partir de los componentes de varianza obtenidos para la suma de las edades X e Y, utilizando la siguiente ecuación (Rice, 1988):

$$\text{Cov}_{C(X,Y)} = [\sigma^2_{C(X+Y)} - (\sigma^2_{C(X)} + \sigma^2_{C(Y)})]/2 \quad (6)$$

Donde $\sigma^2_{C(X+Y)}$ es la varianza de clones de la variable X + Y.

Un análisis de correlaciones entre diferentes edades se realizó utilizando el método de Lambeth (1980):

$$r_{g(a_1, a_2)} = \beta_0 + \beta_1 \cdot LCE \quad (7)$$

Donde $r_{g(a_1, a_2)}$ es la correlación genética de una característica en la edades uno y dos, β_0 y β_1 son los coeficientes de regresión y LCE es el logaritmo natural del cociente entre las dos edades (a_1/a_2) de medición.

Desempeño de los Clones

Para estimar la estabilidad en el desempeño de los clones se obtuvo los componentes de varianza utilizando un modelo similar al (2) pero adicionando el factor ambiente de efectos fijos (A) con las respectivas interacciones. Se estimó la correlación genética tipo B (r_B) con la siguiente fórmula (Lambeth *et al.*, 1994), analizando niveles (ambientes I, II y III) y tipos (ambientes III y IV) de competencia por separado:

$$r_B = \sigma^2_c / (\sigma^2_c + \sigma^2_{AC}) \quad (9)$$

Donde σ^2_c es la varianza de clones y σ^2_{AC} es la varianza de la interacción de clones x AC a una edad determinada.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Heredabilidad

La heredabilidad de las características de crecimiento fue mayor en los AC intergenotípica extrema (I y III) (Cuadro N° 1). En el ambiente II la heredabilidad fue prácticamente nula (Cuadro N° 1) debido a la falta de variación genética, sin embargo, en el AC intragenotípica (IV) en los primeros meses de crecimiento la heredabilidad decrece gradual-

mente a partir de los cuatro meses de edad hasta alcanzar valores de cero a los ocho meses (Cuadro N° 1). El aumento en la heredabilidad observado después de los seis meses de edad en los ambientes I y III es más notorio en el diámetro, con valores similares en estos dos AC.

El comportamiento de H^2_c es similar al observado en un ensayo de híbridos de *Eucalyptus urophylla* _ *E. pellita* y *E. urophylla* _ *E. grandis* evaluado a un espaciamiento de 3 x 5 m durante los primeros 3-4 años de edad (Bouvet y Vigneron, 1995). En el AC intragenotípica la heredabilidad cae entre los seis y ocho meses de edad, cuando la competencia dentro de las parcelas monoclonales se incrementa y anula las diferencias genéticas entre los clones (Cuadro N° 1). En general, el error estándar de la heredabilidad fue alto cuando se encontró variación genética (entre 0,03 y 0,11 para H^2_i y entre 0,21 y 0,34 para H^2_c), pero esto es común en trabajos similares con material clonal, debido a que no se incluye un número elevado de clones en los ensayos de evaluación genética (Balocchi et al. 1993). La reducción de la heredabilidad, conforme aumentó la competencia intragenotípica en el ambiente IV, puede tener repercusiones negativas en la ganancia genética esperada cuando los genotipos seleccionados en ensayos con parcelas en mezcla sean plantados operativamente en grandes bloques monoclonales (Adams, 1980).

Cuadro N° 1.

HEREDABILIDADES EN SENTIDO AMPLIO ± ERROR ESTÁNDAR A NIVEL DE RAMETOS (H^2_i) Y DE LA MEDIA DE CLONES (H^2_c) PARA LA ALTURA A DIFERENTES EDADES (MESES) EN CLONES DE *Eucalyptus urophylla* EN CUATRO AMBIENTES DE COMPETENCIA

Ambientes	I	II	III	IV	I	II	III	IV
(Edad)	H^2_i				H^2_c			
1	0.00±0.06	0.00±0.00	0.18±0.11	0.01±0.07	0.00±0.29	0.00±0.00	0.73±0.30	0.08±0.33
3	0.10±0.06	0.02±0.03	0.23±0.09	0.08±0.06	0.57±0.30	0.17±0.34	0.80±0.30	0.48±0.34
4	0.17±0.08	0.00±0.00	0.17±0.08	0.08±0.05	0.70±0.29	0.06±0.21	0.73±0.30	0.49±0.33
5	0.15±0.07	0.00±0.00	0.13±0.06	0.10±0.06	0.69±0.29	0.00±0.00	0.67±0.30	0.50±0.34
6	0.10±0.05	0.00±0.00	0.11±0.05	0.06±0.04	0.63±0.29	0.00±0.00	0.68±0.29	0.47±0.32
8	0.09±0.05	0.02±0.03	0.16±0.07	0.00±0.00	0.59±0.29	0.18±0.30	0.75±0.29	0.03±0.25
10	0.20±0.07	0.00±0.00	0.18±0.08	0.00±0.00	0.78±0.29	0.00±0.00	0.74±0.28	0.00±0.00
12	0.22±0.08	0.00±0.00	0.24±0.09	0.00±0.00	0.78±0.30	0.00±0.00	0.78±0.28	0.01±0.28

Correlaciones Genéticas Edad-Edad

El comportamiento de las correlaciones genéticas edad-edad cambió de un AC a otro. La pendiente de la línea de regresión fue mayor en el ambiente de menor competencia (I) que en el de mayor competencia (III), lo cual indica que las correlaciones edad-edad disminuyen más rápidamente conforme aumenta el cociente de las edades comparadas en el ambiente de menor competencia. La diferencia fue más evidente cuando los árboles entraron en competencia después de los seis meses de edad (Cuadro N° 2). Además, en el ambiente de mayor competencia intergenotípica también se encontró un mayor coeficiente de determinación entre las dos variables (Cuadro N° 2). La competencia intragenotípica (ambiente IV) ocasionó una mayor reducción en las correlaciones edad-edad conforme aumentó el cociente de las edades involucradas, reflejándose en una mayor pendiente de la línea de regresión en

comparación con el ambiente III.

De manera inesperada, en el ambiente de mayor competencia el comportamiento de las correlaciones edad-edad fue similar en las dos etapas (Cuadro N° 2) a pesar del aumento de la competencia después de los seis meses. En cambio, en el ambiente de menor competencia se observó una caída en las correlaciones genéticas en la segunda etapa (Cuadro N° 2). Sin embargo, la interpretación de la tendencia en las correlaciones edad-edad en la segunda etapa debe hacerse con cautela por el reducido número de datos. Aunque no existen antecedentes de estudios similares efectuados en AC elevada, hay estudios en especies forestales en los que no se ha encontrado una buena relación $rg(a_1, a_2)$ -LCE cuando se incluyen edades muy tempranas en el análisis (Jansson *et al.*, 2003).

Cuadro N° 2

REGRESIÓN ENTRE LAS CORRELACIONES EDAD-EDAD (RG(A1 , A2)) Y EL LOGARITMO NATURAL DEL COCIENTE DE LAS DOS EDADES (LCE) PARA EL CRECIMIENTO EN ALTURA DE CLONES DE *Eucalyptus urophylla* DURANTE DOS ETAPAS DE SEIS MESES DE EVALUACIÓN

Ambiente	Primera etapa			Segunda etapa		
	β_0	β_1	r^2	β_0	β_1	r^2
I	1.179	0.595	0.035	1.255	1.796	0.54
III	1.019	0.350	0.89	1.021	0.159	0.89
IV	0.955	0.588	0.72	-----		

Efecto del Ambiente de Competencia Sobre el Desempeño de los Clones

Durante los primeros seis meses de edad, los genotipos mostraron un comportamiento estable en el crecimiento en altura entre los diferentes AC (r_B entre 0,56 y 1,00). Sin embargo, a partir de esa edad hay una reducción gradual de la estabilidad en el desempeño de los clones entre niveles y tipos de competencia (r_B entre 0,50 y 0,00). Al parecer, la reducción en la estabilidad del desempeño de los clones con la edad se debe a que algunos clones fueron particularmente sensibles al aumentar la competencia después de los seis meses en el ambiente III.

De lo anterior se desprende que el nivel y el tipo de competencia bajo el cual crecen los individuos es determinante tanto en el comportamiento de los parámetros genéticos como en la estabilidad de los genotipos, especialmente cuando se evalúa material clonal. En un estudio similar con familias de dos años de *Pseudotsuga menziesii* de polinización abierta, St. Clair y Adams (1991) encontraron que los AC tuvieron un gran efecto sobre la estructura de las varianzas, los parámetros genéticos y la jerarquía de las familias. En un ensayo con híbridos de *Eucalyptus*, Bouvet *et al.* (2003), encontraron que el nivel de competencia tiene un mayor efecto sobre los parámetros genéticos al utilizar clones que al utilizar familias, con una interacción clon - ambiente altamente significativa y cambios en el desempeño de los clones. Esto implica que las ganancias genéticas esperadas en un programa de mejoramiento pueden verse afectadas si se realizan plantaciones operativas en condiciones diferentes (nivel o tipo de competencia) a las que fueron utilizadas en la evaluación de los genotipos seleccionados.

CONCLUSIONES

El AC influyó sobre las heredabilidades principalmente después de los cuatro meses de edad.

El uso de un menor espaciamento para acelerar la competencia entre los genotipos no modificó de manera negativa las correlaciones entre características a una misma edad.

La tendencia de las correlaciones genéticas edad-edad cambió de un AC a otro.

Las correlaciones edad-edad se reducen más rápidamente en los ambientes I y IV al aumentar la diferencia de edades.

Los resultados obtenidos sugieren que al diseñar un programa de mejoramiento genético y selección de clones de esta especie es necesario considerar las condiciones de intensidad y tipo de competencia a que serán sometidos en las plantaciones operativas, para simular estas condiciones en los ensayos de evaluación.

Los resultados muestran que es posible aumentar la intensidad de competencia en los ensayos de evaluación para acelerar el proceso de selección, pero es importante considerar la edad máxima a la que pueden llegar estos ensayos, así como el tipo de parcela que se debe utilizar.

REFERENCIAS

- Adams, W. T., 1980.** Intergenotypic Competition in Forest Trees. In: B. P. Dancik and K.O. Higginbotham (eds.). 1980. Proceedings of the Sixth North American Forest Biology Workshop, August 11-13, 1980, University of Alberta, Edmonton, Alberta. pp: 1-14.
- Adams, W. T.; J. H. Roberds and B. J. Zobel, 1973.** Intergenotypic Interactions Among Families of Loblolly Pine (*Pinus taeda* L.). *Theor. Appl. Genet.* 43:319-322.
- Amateis, R. L.; M. Sharma and H. E. Burkhart, 2003.** Scaling Growth Relationships from Seedling Plots Using Similarity Analysis. *For. Sci.* 49(2):188-195.
- Balocchi, C. E. ; F. E. Bridgwater ; B. J. Zobel and S. Jahromi, 1993.** Age Trends in Genetic Parameters for Height in a Nonselected Population of Loblolly Pine. *For. Sci.* 39(2): 231-251.
- Bouvet, J. M. y P. Vigneron, 1995.** Age Trends in Variances and Heritabilities in Eucalyptus Factorial Mating Designs. *Silvae Genet.* 44(4):206-216.
- Bouvet, J. M. ; P. Vigneron ; R. Gouma and A. Saya, 2003.** Trends in Variances and Heritabilities with Age for Growth Traits in Eucalyptus Spacing Experiments. *Silvae Genet.* 52(3-4):121-133.
- Brouard, J. S and S. E. T. John, 2000.** Tree Spacing Affects Clonal Ranking in *Eucalyptus grandis* x *E. urophylla* Hybrids. *J. Sust. For.* 10(1-2):13-23.
- Dieters, M. J.; T. L. White; R. C. Littell and G. R. Hodge, 1995.** Application of Approximate Variances of Components and their Ratios in Genetic Tests. *Theor. Appl. Genet.* 91:15-24.

Donald, C. M., 1968. The Breeding of Crop Ideotypes. *Euphytica* 17: 385-403.

Falconer, D. S. and T. F. C. Mackay, 2001. Introducción a la Genética Cuantitativa. Editorial Acribia. Trad. A. Caballero R., C. López-Fanjul A., M. A. Toro I. y A. Blasco M. Zaragoza, España. 469 p.

Jansson, G.; B. Li and B. Hannrup, 2003. Time Trends in Genetic Parameters for Height and Optimal Age for Parental Selection in Scots Pine. *For. Sci.* 49(5):696-705.

Jonsson, A. ; G. Eriksson; Z. Ye and C. Yeh, 2000. A Retrospective Early Test of *Pinus sylvestris* Seedlings Grown at Wide and Dense Spacing. *Can. J. For. Res.* 30:1443-1452.

Lambeth, C. C., 1980. Juvenile-mature Correlations in Pinaceae and Implications for Early Selection. *For. Sci.* 26(4):571-580.

Sánchez-Vargas, N. M. ; J. J. Vargas-Hernández; L. M. Ruiz-Posadas y J. López-Upton, 2004. Repetibilidad de Parámetros Genéticos en un Ensayo Clonal de *Eucalyptus urophylla* S. T. Blake. *Agrociencia* 38:465-475.

Rice, J. A, 1988. Mathematical Statistics and Data Analysis. Wadsworth and Brooks/Cole Statistics/Probability Series. Pennsylvania, USA. 595 p.

St. Clair, J. B. and W. T. Adams, 1991. Relative Family Performance and Variance Structure of Popen-pollinated Douglas-fir Seedlings Grown in Three Competitive Environments. *Theor. Appl. Genet.* 37(4):987-997.



