

## RESUMEN

El documento describe la importancia de considerar elementos genéticos, como la identidad genética, diversidad genética y las regiones de procedencias, en los procesos de restauración ecológica de bosques degradados. Sintetiza información bibliográfica en esta materia, presenta un modelo simple de restauración y describe indicadores de éxito para este proceso.

Como conclusión específica que la incorporación de consideraciones genéticas en la restauración de bosques aumentará la probabilidad de éxito del sistema restaurado, mientras que ignorar estos elementos incidirá en que las unidades restauradas no sean sustentables debido a una limitada capacidad para adaptarse a los cambios ambientales.

Palabras clave: Restauración ecológica, diversidad genética, adaptación.

## SUMMARY

This paper describes the importance of genetic considerations, such as genetic identity, genetic diversity and provenance regions, on degraded forests ecological restoration. Bibliographic information on the matter is synthesized, a restoration simple model is presented and process success indicators are described.

Conclusion is that genetic considerations incorporation in forest restoration will increase restored system success probability. While ignore these considerations will turn unsustainable the restored units because of a low capacity to adapt facing environmental changes.

Keywords: Ecological restoration, genetic diversity, adaptation.

## INTRODUCCIÓN

De acuerdo con el Plan Estratégico 2011-2020 del Convenio para la Diversidad Biológica (CDB), la degradación no solo hay que detenerla sino que también revertirla, por lo mismo fija 20 ambiciosas, pero alcanzables metas (las Metas de Aichi<sup>6</sup>), para orientar medidas efectivas y urgentes que detengan la pérdida de diversidad biológica. Entre estas metas, la N° 15 establece que para el 2020 por lo menos el 15% de las tierras degradada deben ser restauradas.

Sin embargo, la restauración de bosques y terrenos degradados presenta una complejidad tal, que la ha llevado a constituir el mayor desafío ambiental del siglo XXI (Bozzano *et al.*, 2014). En efecto, la restauración ecológica de bosques, entendida como el proceso de ayudar el restablecimiento de un ecosistema que se ha degradado, dañado o destruido (SER, 2004), es un proceso complejo, de largo plazo y que abarca mucho más que solo plantar árboles. Al respecto, Thomas *et al.* (2014) señalan que se han iniciado diversas iniciativas de restauración a gran escala,

---

<sup>6</sup> Las metas de Aichi son 20 objetivos globales que se incluyen en el Plan Estratégico para la Diversidad Biológica 2011-2020. Fueron acordadas en la reunión de las partes del Convenio para la Biodiversidad de 2010.

en diferentes partes del mundo, pero lamentablemente muchas de ellas han fracasado totalmente y otras han tenido un éxito muy limitado (Wuethrich, 2007).

La importante cantidad de fracasos que han experimentado diversos procesos de recuperación o restauración de bosques nativos con enfoques ecológicos tradicionales, hace necesario tener en cuenta algunas consideraciones adicionales que aporten a una mejor aproximación a los desafíos de restauración. Al respecto, Bozzano *et al.* (2014) plantean que consideraciones de carácter genético y la internalización en el proceso de restauración de las implicancias derivadas de la tradicional ecuación, fenotipo = genotipo + ambiente + interacción, pueden contribuir de forma significativa a mejorar los resultados de restauración.

Una acabada síntesis respecto de la influencia genética en las prácticas de recuperación y restauración de ecosistemas usando especies nativas se encuentra en el reciente estudio temático desarrollado por FAO *Genetic Considerations in Ecosystem Restoration Using Native Tree Species* (Bozzano *et al.*, 2014). Una extensa revisión sobre esta materia ha sido aportada también por Thomas, *et al.* (2014), en el marco de la Red Latinoamericana de Recursos Genéticos Forestales (LAFORGEN).

El considerar el componente genético permite alcanzar procedimientos técnicos eficientes para reinstaurar vegetación en situaciones de bosques degradados o alterados en su estructura, constituyendo un elemento básico y relevante para contribuir a la restauración de los mismos, así como para la recuperación de funciones productivas madereras o de determinadas funciones ambientales y para asegurar que una vez restaurados, los bosques sean capaces de perpetuarse a través de la regeneración natural.

En los proyectos de restauración de ecosistemas forestales, de recuperación de bosques degradados, y en general en las iniciativas de forestación o reforestación con especies nativas, es necesario considerar la constitución genética de los organismos que son introducidos en un área o territorio. Esta consideración obedece a dos motivos fundamentales: En primer lugar, es necesario que los árboles que se establezcan presenten variabilidad genética para hacer frente a las condiciones del cambio climático. En segundo lugar, los organismos que habitan en una localidad o región presentan una constitución genética que les ha permitido sobrevivir por largos periodos a las condiciones de clima, suelo y convivencia con herbívoros o depredadores locales. Por lo tanto, para aumentar la probabilidad de éxito es necesario repoblar un área con organismos procedentes de la misma localidad cuando esto sea posible (Jones, 2003). Esto puede requerir esfuerzos para propagar individuos de poblaciones remanentes, en lugar de introducir individuos de procedencias distantes (Lara *et al.*, 2014).

Pocas veces se evalúa rigurosamente el éxito del establecimiento de árboles forestales en términos de introducir poblaciones que sean genéticamente diversas y apropiadas al sitio de plantación. Los escasos estudios que analizan la idoneidad del germoplasma no encuentran una adecuada coincidencia entre el material utilizado y las condiciones del sitio (Krishnan *et al.*, 2013), observándose frecuentemente problemas de “cuello de botella” genético, derivados del empobrecimiento de las poblaciones usadas como fuentes de semillas (Broadhurst, 2011), o de la incapacidad de capturar la diversidad genética cuando las fuentes son diversas y de gran tamaño (Krishnan *et al.*, 2013). En el contexto de las implicancias genéticas en la restauración, y con el ánimo de aportar a iniciativas de nivel mundial como los compromisos derivados de la Meta N° 15 de Aichi y la iniciativa 20 X 20<sup>7</sup>, el presente artículo busca través de un análisis de la información bibliográfica y de la experiencia del Grupo de Conservación y Mejoramiento Forestal del Instituto Forestal de Chile, traspasar principios básicos de genética forestal al arte de la restauración ecológica, para así constituir una base de Buenas Prácticas que contribuyan a asegurar el éxito en la restauración y recuperación de bosques nativos degradados. Consecuentemente, en el presente

---

<sup>7</sup> Iniciativa presentada durante la cumbre del cambio climático en Lima, por 8 países incluido Chile, que se propone restaurar 20 millones de hectáreas de tierras y bosques degradados en América latina y el Caribe para el año 2020.

artículo se adopta el concepto de “Acervos Genéticos para Restauración” desarrollado por Jones (2003), quien fue uno de los primeros investigadores en establecer consideraciones genéticas en los planes de restauración, las que reflejó en un diagrama de flujo para la toma de decisiones (Jones y Monaco, 2007).

Este diagrama se basa en principios de genética poblacional (MMA, 2007), que orientan la selección de asociaciones de especies más adecuadas. Al establecer estas especies se someten a una presión selección para aumentar la resiliencias de las poblaciones y así minimizar el impacto del cambio climático.

Sobre la base del diagrama de flujo de Jones y Monaco (2007), se establece un simple modelo de restauración con base genética o modelo de buenas prácticas, donde se considera las regiones de procedencia, la selección de madres, el proceso de viverización y plantación. Finalmente, se analizan algunos indicadores de éxito del proceso de restauración.

## RESTAURACION DEL ACERVO GENETICO

El concepto de acervo genético de restauración (AGR) fue establecido por Jones (2003), en el se asigna el germoplasma que se usará para restaurar a una de cuatro categorías de acervo genético (primario, secundario, terciario y cuaternario), que dependen principalmente de la similitud o identidad genética<sup>8</sup> respecto de la población objetivo a restaurar.

El acervo genético primario (1°) tiene una relación directa con las especies del lugar a restaurar y es genéticamente idéntico al material que originalmente existía en dicho lugar, en este contexto la identidad genética es igual a uno. En el acervo genético secundario (2°), la identidad genética es menor que uno y así en los acervos genéticos siguientes (3° y 4°) va declinando la correspondencia genética. Una definición detallada de cada uno de los acervos (1°, 2°, 3° y 4°) se incluye en el Anexo N°1.

En esta aproximación, cuando el ecosistema del sitio a restaurar ha sido irreversible o significativamente alterado en su estructura o funcionalidad, la selección y adaptación del material vegetal se desacopla de la identidad genética. Es decir, no siempre las especies con la mayor identidad genética serán exitosas en dicho sitio, por lo tanto muchas veces tendrán que ser sustituidas por acervo genéticos de orden superior. Lo importante de esto es que la decisión es individual para cada especie de la lista de especies que serán parte de la comunidad a restaurar.

El concepto AGR de Jones (2003) permite establecer Poblaciones de Referencias que poseen una composición florística determinada (abundancia y dominancia) y su desarrollo en áreas ecológicamente homogéneas, las denominadas Estaciones Forestales, y son obtenidas mediante la tipificación del bosque nativo basada en elementos Fito Ecológicos (Navarro, *et al.*, 2014) y/o listas de especies basadas en alianzas funcionales entre ellas (Brown, 2004). En este sentido, se debe reconocer que los cuatro tipos de acervo tienen objetivos distintos y por lo tanto tienen méritos particulares, y pueden implicar diferentes estructuras de costo y probabilidades de éxito.

El concepto de AGR también permite establecer el marco conceptual para plantar clones o algunas familias de especies nativas, especies introducidas no invasivas y nodrizas, cuando no es factible utilizar material nativo de acervos primarios y/o secundarios, pero este tema escapa al objetivo del presente artículo.

---

<sup>8</sup> Identidad genética entre dos poblaciones, se mide en una escala de 0 a 1 (Nei, 1972). Si la identidad genética de la población X e Y es 1, luego ellos tienen alelos y frecuencias idénticas. Si la identidad genética es 0, ellos no tienen alelos comunes en algún locus, esto implica que la población X tiene uno o más alelos distintos en cada locus, todos son diferentes de los alelos en la población Y, en cada locus.

No obstante, cuando existe el convencimiento que la identidad genética es la principal consideración que se desea mantener en el plan de restauración, fundamentalmente por la mayor adecuación biológica de dicho germoplasma, es el acervo genético primario y/o secundario el que debe ser considerado como esencial para el éxito del proyecto.

Jones y Monaco (2007) establecieron un diagrama de flujo (Figura N° 1) para la toma de decisiones sobre como se prioriza los cuatro acervos genéticos. Para los objetivos de restauración con especies nativas con alta identidad genética se ha considerado básicamente los dos primeros acervos, el primario y el secundario, cada uno con varias opciones.

La herramienta se usa en forma de etapas sucesivas, el diagrama bosqueja una aproximación objetiva para responder a la pregunta subjetiva ¿Cual es el material que deberá utilizarse en una restauración ecológica?, y por lo tanto que tipo de acervo genético será utilizado.

El diagrama esta compuesto por cajas, que son puntos de decisión, donde existen varias sentencias que pueden ser verdaderas (V) o falsas (F), lo que va conduciendo a uno de los acervos genéticos o a sus opciones especiales.

En la caja 1 de la Figura N°1, hay cuatro sentencias, las dos primeras son para juzgar si los objetivos del proyecto son consistente con las metas de la restauración con germoplasma nativo. Las dos últimas son para verificar si las condiciones del sitio son lo bastante buena como para tener éxito en el establecimiento.

Si las cuatro sentencias son verdaderas, la caja 3 conduce a que el bosque se puede recuperar solo mediante manejo forestal y algunas intervenciones menores, tales como la escarificación del suelo para promover una buena cama de semillas.

Ahora, si no es posible la recuperación natural del bosque, la semilla debe ser obtenida por el proyecto de restauración. Esto lleva a la caja 4, donde la disponibilidad de semilla en el área a restaurar o su vecindad conduce a utilizar el AGR primario, opción A.

Si la cantidad de familias es insuficiente, los mapas de procedencias serán el apoyo insustituible (caja 5) para elegir metapoblaciones<sup>9</sup>, situaciones con una alta identidad genética pero de lugares mas alejados del área a restaurar (AGR primario, opción B).

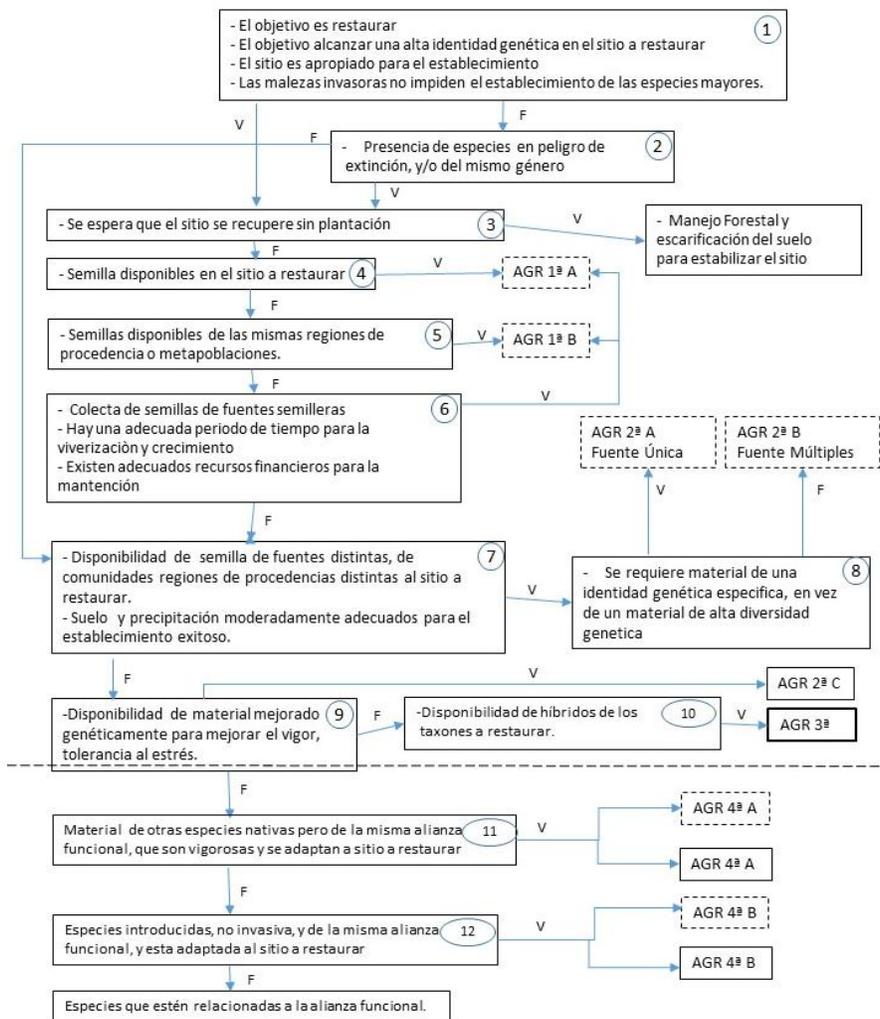
Esta es una de las situaciones más comunes para abordar el proceso de restauración con base genética. En forma alternativa, este punto se puede tercerizar o subcontratar (caja 6).

Si en la caja 1, alguna sentencia es falsa se puede ir directamente a la caja 7, saltándose la restauración del acervo genético primario.

Sin embargo, existe una excepción cuando se trata de especies en peligro de extinción (caja 2) donde debe darse especial atención a la restauración de acervo primario, a pesar que algunas de las sentencias de la caja 1 puedan ser falsas.

---

<sup>9</sup> Las metapoblaciones se definen como un grupo de poblaciones conectado por inmigrantes o emigrantes (Levins, 1966). Corresponden a subpoblaciones dentro de una procedencia, donde la conexión genética entre subpoblaciones se realiza a través del flujo genético (movimiento de polen y dispersión de semilla).



(Fuente: Modificado de Jones y Monaco, 2007)

Si la sentencia en una caja es verdadera, se elige V, y si es falsa se elige F. El AGR 1° o acervo genético primario puede tener una opción AGR 1ªA o una opción AGR 1ªB, de igual forma el acervo genético secundario (AGR 2°), con una opción AGR 2ªA, AGR 2ªB y AGR 2ªC. Los AGR 1ª, AGR 2ª, AGR 3ª y AGR 4ª, se explican en el texto y en detalle en el Anexo N° 1.

**Figura N° 1**  
**DIAGRAMA DE FLUJO PARA LA TOMA DE DECISIONES**  
**SOBRE COMO USAR EL CONCEPTO DE ACERVO GENETICO DE RESTAURACIÓN (AGR)**

Es importante considerar que el nivel de degradación del suelo y el estrés hídrico juegan un papel importante en el éxito del establecimiento, por lo tanto una respuesta falsa de la caja 7, conduce a una opción de germoplasma genético terciario.

Ahora, si la respuesta de la caja 7 es verdadera la restauración tiene que realizarse con un acervo genético secundario, aquí se puede optar en la caja 8, por privilegiar la identidad genética (AGR 2°A) o la diversidad genética (AGR 2°B), esta última implica fuentes semilleras múltiples.

En la caja 9, si existe material genético para mejorar el vigor o la tolerancia al estrés, la selección artificial (AGR 2°C) es necesaria para el éxito de la restauración.

El proceso y los escenarios pueden cambiar drásticamente, pero escapan al objetivo del presente artículo que es dar opciones de restauración con recursos nativos, intentando preservar o mantener la identidad genética del recurso nativo.

Además, este modelo permite diseñar mezclas de semillas a la carta, dada las restricciones que impone el cambio climático global.

## **CONCEPTOS DE GENÉTICA POBLACIONAL EN LA RESTAURACION DEL ACERVO GENETICO**

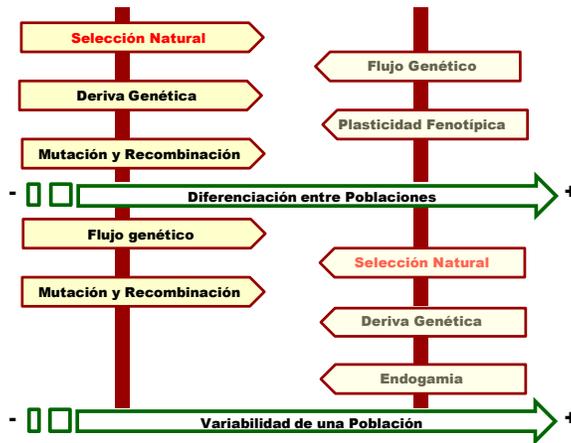
La degradación de los ecosistemas forestales es causa de acciones del hombre, tales como la habilitación de tierras destinadas al cultivo o la ganadería, malas prácticas forestales, incendios, y construcción de caminos, entre otras.

También hay eventos naturales, como la acción volcánica, incendios naturales, inundaciones y otras que constituyen muchas veces el origen de las alteraciones en los sistemas boscosos.

La degradación ha sido intensamente analizada y se ha definido de acuerdo a ITTO (2002), como la reducción de la capacidad de un bosque para producir bienes y servicios. Luego, no solo tiene efecto sobre el bosque, sino también los tiene sobre su capacidad reguladora del ambiente, permitiendo así el incremento de los daños por erosión, la ocurrencia de inundaciones, la reducción de la fertilidad del suelo y la pérdida de biodiversidad (FAO, 2004).

La pérdida de biodiversidad se puede manifestar a través de la pérdida de especies y de la variación dentro de estas, las especies remanentes sufren una disminución de la variación genética, lo que finalmente se asocia a la pérdida de la adecuación biológica y de su capacidad de adaptarse a los cambios climáticos.

En la Figura N° 2 se indican las fuerzas que favorecen y limitan la evolución que deben ser consideradas en todo proceso de restauración con base genética.



(Fuente: MMA, 2007).

**Figura N° 2**  
**FACTORES QUE DETERMINAN LA DIFERENCIACIÓN ENTRE POBLACIONES.**

**Selección Natural:** Es el proceso mediante el cual ciertas características de un individuo hacen que sea más probable su supervivencia y reproducción. La selección natural actúa sobre fenotipos, pero es la base genética hereditaria que le confiere ventajas reproductivas a esos fenotipos, la que se va perpetuando y haciendo más frecuente en la población.

**Deriva Genética:** Es el cambio en la frecuencia alélica de las especies como efecto estocástico del muestreo aleatorio en la reproducción y la pérdida de alelos por azar. Los cambios por deriva genética no son consecuencia de la selección natural y pueden ser beneficiosos, neutrales o negativos para la reproducción y supervivencia. En resumen, la deriva genética se refiere a la fijación o pérdida de alelos debida a la variación aleatoria de las frecuencias alélicas que se produce cuando el número de progenitores o madres en una población es bajo.

**Mutaciones:** Son la principal fuente de variabilidad genética. Puede dar lugar a varios tipos de cambios en el ADN y tener efecto negativo, positivo o neutro. Las mutaciones pueden implicar grandes secciones de ADN que, mediante procesos de recombinación, se eliminen o dupliquen. Otra posibilidad son las mutaciones puntuales que insertan o eliminan nucleótidos sueltos o pequeñas secuencias.

**Flujo Genético:** Es la transferencia de alelos de genes de una población a otra. Usualmente ocurre entre individuos de una misma especie, pero también entre especies distintas, en este último caso da lugar a la formación de híbridos, normalmente estériles en *Nothofagus*. Al proceso de flujo genético entre especies se le denomina transferencia horizontal.

**Plasticidad Fenotípica:** Es la capacidad que muestran algunos genotipos de alterar en forma significativa su expresión en respuesta a determinados factores ambientales, produciendo una serie de fenotipos diferentes. Un genotipo es plástico cuando puede alterar su expresión en respuesta a determinados factores ambientales. Sin embargo, la plasticidad fenotípica es una propiedad específica de caracteres individuales en relación

a influencias ambientales determinadas, ella se manifiesta en rasgos concretos y en respuesta a estímulos ambientales específicos (Bradshaw, 1965).

En la Figura N° 2 se observa que la selección natural, la deriva genética, y la mutación y recombinación favorecen la diferenciación entre poblaciones. En cambio, el flujo genético y la plasticidad fenotípica tienden a hacer más parecida a las poblaciones o no incrementan su diferenciación. Por otro lado, el flujo genético, la mutación y recombinación tienden a aumentar la variabilidad de una población, pero la selección natural, deriva genética y endogamia tienden a operar en sentido contrario, es decir tienden a disminuir la variabilidad de una población.

Al reanalizar la restauración del sitio X mediante el acervo genético primario (AGR 1<sup>a</sup>), es fundamental entender el proceso de colecta de germoplasma, cuantos metros o kilómetros el colector se puede alejar del sitio X, manteniendo la identidad genética de una especie, y como se conforman las mezclas de semilla para aumentar las posibilidades de éxito de la restauración. Este análisis debe ser llevado para cada especie considerada en el plan o proyecto de restauración. La conectividad genética, es dada fundamentalmente por el flujo genético (semilla y/o transferencia de polen). El área de colecta es mayor, cuando hay más conexión. La conexión genética es mayor en especie de polinización anemófila y menor en especies de polinización entomófila. Si no existe conexión genética hay que analizar y visualizar la historia de la desconexión y ver los mapas de procedencia (Vergara *et al.*, 1998) para el caso de *Nothofagus* y para propósitos multifuncionales (Quiroz y Gutierrez, 2014), y en el mejor de los casos disponer de información molecular (Vergara, 2011).

Las desconexiones pueden ser provocadas por fragmentación de las poblaciones, en ese caso el tamaño poblacional es muy importante, ya que las poblaciones pequeñas pueden aumentar la tasa de endogamia, luego se compromete la variabilidad de las poblaciones. Dentro de una población, el grado de estructura genética está fuertemente condicionado por el sistema reproductor de la especie. Así, una dispersión reducida de la semilla a partir de la planta madre puede causar la existencia de grupos familiares y, por tanto, una mayor similitud genética entre individuos más próximos, esto último es común en los *Nothofagus*, pero en condiciones naturales de bosques no alterados o no degradados esta nueva cohorte está asociado a una alta competencia, luego los sobrevivientes presentan una mayor adecuación biológica.

MMA (2007) establece que los factores demográficos, y muy especialmente el tamaño efectivo poblacional (cantidad de individuos no emparentados), condicionan también la distribución de la diversidad genética dentro y entre poblaciones, principalmente mediante dos efectos: el nivel de endogamia y la deriva genética.

En especies arbóreas de zonas templadas, donde los niveles de autofecundación son generalmente bajos, la endogamia poblacional se produce principalmente por el apareamiento entre individuos emparentados. Este efecto puede verse potenciado en especies arbóreas y arbustivas, donde hay traslape de generaciones en edad reproductiva, lo que permite el apareamiento de individuos con sus descendientes.

La endogamia puede manifestarse como una depresión en el crecimiento y supervivencia debida a la acumulación de mutaciones deletéreas, y tiene especial importancia en poblaciones pequeñas y aisladas, donde los niveles de autofecundación son más elevados, incluso en poblaciones alogamas como los *Nothofagus*.

Chile posee una cantidad importante especies endémicas. El alto grado de aislamiento y las limitaciones a la migración en respuesta a cambios climáticos, hace que las poblaciones pequeñas y aisladas conformen un sistema delicado, donde la reducción del tamaño efectivo poblacional puede causar la pérdida del potencial adaptativo de las especies forestales que las habitan, muy particularmente en aquellas especies menores con baja capacidad de dispersión y elevada depresión por endogamia.

## ELEMENTOS GENÉTICOS PARA RECUPERACIÓN Y RESTAURACIÓN DE BOSQUES ALTERADOS

### Selección de Especies y Fuentes de Material de Propagación

En sitios con niveles de degradación bajos a intermedios, donde el suelo está casi intacto y existe una suficiente cantidad de plantas para formar la siguiente generación de bosque, es posible que la mejor opción sea utilizar un acervo genético de restauración primario tipo A (AGR 1ª A), en este caso la misma regeneración natural de la población objetivo (Chazdon, 2008). Esto previene algunos riesgos asociados con la introducción de germoplasma foráneo, promoviendo la identidad genética y la incorporación de plantas bien adaptadas. Sin embargo, en los sitios donde (i) las fuentes semilleras nativas estén ausente o sean insuficiente o (ii) las fuentes semilleras sufren de erosión genética, la mejor solución, al menos en el corto plazo, será realizar la plantación con material reproductivo originado fuera del sitio degradado (AGR 1ªB).

La primera generación de árboles juega un papel clave en la subsecuente regeneración natural en un sitio. En el caso que esta primera población fundadora se establezca con un germoplasma proveniente de un número pequeño de árboles o de árboles emparentados, la baja diversidad genética y la endogamia provocarán una disminución de la adecuación biológica en las generaciones futuras (McKay *et al.*, 2005).

La autopolinización puede ser un problema para la subsecuente generación, en particular cuando la plantación se realiza con material vegetativo de unos pocos árboles. Por lo mismo, asegurar un nivel mínimo de diversidad genética en las poblaciones fundadoras es particularmente importante en los proyectos de restauración y recuperación de bosques, teniendo en cuenta que independientemente del sistema de cruzamiento, la depresión por endogamia se expresa con mayor fuerza en ambientes más estresados (Fox y Reed, 2010).

En general, se tiende a abordar la restauración de ecosistemas y la recuperación de bosques nativos usando material de propagación local (Breed *et al.*, 2013), asumiendo, a veces erradamente, que el germoplasma forestal local ha experimentado la selección natural para convertirse en el mejor adaptado a las condiciones locales (Kettenring *et al.*, 2014). Sin embargo, se pasa por alto que la adaptación local puede verse obstaculizada por el flujo de genes, deriva genética, y/o la falta de variación genética, tal como se expresa en la Figura N° 2.

En experimentos de interacción genotipo ambiente, de trasplantes recíprocos y de ensayos de procedencias se ha observado superioridad de genotipos no locales en plantas menores (Bischoff *et al.*, 2010), así como también en algunas especies forestales, entre ellas *Cordia alliodora*. Un excesivo énfasis en germoplasma local puede ocultar el hecho de que la proximidad geográfica para los sitios de plantación no es necesariamente el mejor indicador de la calidad o la idoneidad del material de propagación, ello puede ocultar niveles apreciables de endogamia, producto de largos procesos de degradación del recurso forestal.

Cuando en las áreas a recuperar o restaurar existen bosques residuales altamente fragmentados, los árboles aislados pueden ser consanguíneos y/o parientes, con una importante reducción de su adecuación biológica. Estos árboles no constituyen una apropiada fuente semillera (Vranckx *et al.*, 2012; Breed *et al.*, 2012). Por ejemplo, la alta intensidad de corta de algunos métodos de cosecha forestal puede modificar los patrones de cruzamiento de los árboles residuales, dando como resultado semilla más consanguínea, ya que se origina de la autofecundación o cruzamiento entre individuos estrechamente relacionados (Murawski *et al.*, 1994; Ng *et al.*, 2009), situación que invalida a dicha población como una fuente semillera apropiada. En tales casos, el abastecimiento de germoplasma forestal de sitios más lejanos, pero de condiciones ecológicas similares, puede ser una mejor opción que recurrir a bosques cercanos fragmentados, intensamente explotados o árboles aislados (Breed *et al.*, 2011; Sgro *et al.*, 2011), en este sentido los mapas de procedencias cumplen un papel muy relevante.

Se debe tener en cuenta también que cualquier introducción de germoplasma no local, incluso de especies nativas, tiene sus riesgos. Si el germoplasma forestal no local corresponde a la misma especie, o está estrechamente relacionado con las especies remanentes en el sitio a recuperar, pero de fuentes genéticamente distintas, existe el riesgo de contaminación genética de las poblaciones locales (Millar *et al.*, 2012). Al respecto, el flujo de genes entre las poblaciones nativas y plantas introducidas no locales podría conducir a una depresión por exogamia, la que ocurre cuando los cruces entre las fuentes locales y no locales producen una progenie híbrida que tiene menor adecuación biológica que la progenie local (Lowe *et al.*, 2005).

### **Incidencia del Cambio Climático en la Selección de Germoplasma**

El cambio climático tendrá un fuerte impacto en muchos sitios (Hobbs *et al.*, 2009), sin embargo estas predicciones no parecen tomarse en cuenta (Sgro *et al.*, 2011; Bozzano *et al.*, 2014). Cuando el clima se torna más severo, los individuos plantados o de regeneración natural experimentan una fuerte presión de selección. Las especies forestales tienen generalmente una alta variación genética en los rasgos de adaptación, lo que constituye el potencial de adaptación latente que se expresa solo cuando las condiciones cambian (Thompson *et al.*, 2010; Mata *et al.*, 2012). Al respecto, las pruebas de procedencias y progenies pueden ayudar a identificar el origen de las plantas que se adaptan a un sitio en particular y el rango dentro del cual el germoplasma de una especie se puede mover sin pérdida significativa de adaptación (límites de tolerancia ecológicos). Para este efecto, la supervivencia y el crecimiento son las medidas básicas de adaptación (Mátyás, 1994).

En algunos casos, las condiciones del hábitat serán alteradas por los factores del cambio climático y la interacción de factores como el cambio de uso del suelo, por lo que puede ser necesario mover deliberadamente el germoplasma forestal a lo largo de gradientes ambientales (Aitken *et al.*, 2008; Sgro *et al.*, 2011), lo que se conoce como una migración asistida.

### **Oferta y Disponibilidad de Material de Propagación**

El material de propagación más popular en los proyectos de recuperación de bosques es la planta de vivero, pues mejora significativamente el éxito del establecimiento (Godefroid *et al.*, 2011). Como consecuencia de esto existe la posibilidad de utilizar combinaciones de especies óptimas, de germoplasma que esté adaptado a las condiciones del lugar y que posea diversidad genética.

Sin embargo, los colectores de semilla y viveristas forestales (privados o públicos) normalmente están motivados, como es lógico, por consideraciones económicas y producen solo lo que esperan vender. Por diversos motivos los viveros suelen minimizar el número de especies que cultivan, entre ellos limitaciones en la accesibilidad y disponibilidad de fuentes de semilleras, estrategias para simplificar el manejo del vivero, reducir al mínimo el riesgo de producción no vendida o falta de protocolos adecuados de viverización de plantas (Lillesø *et al.*, 2011).

Para evitar estar sujetos a los vaivenes de la oferta y el mercado, idealmente se debe establecer un vivero *ad-hoc* para producir las plantas demandadas por los proyectos de recuperación de bosques. Los profesionales que planean obtener plantas forestales para los proyectos de restauración en los viveros existentes deben comunicarlo desde el inicio a los viverista, para darles tiempo suficiente para permitir que a través de la colecta de semilla se pueda encontrar la adecuada identidad y diversidad genética y para una adecuada viverización de las especies deseadas. En Chile, quizás se deba promover una mejor gestión de los viveros destinados a la restauración de especies nativas.

La alta diversidad genética del material reproductivo producido en viveros puede ayudar a asegurar la supervivencia de un número suficiente de árboles que son plantados en un ecosistema degradado al permitir la selección natural en el sitio. Al mismo tiempo, es importante eliminar

fenotipos inferiores y producir plantas que ya están adaptadas a las condiciones del lugar de plantación, de modo de aumentar su probabilidad de supervivencia en los sitios específicos (FORRU, 2006).

Si se diseñan en forma adecuada, las iniciativas individuales de restauración, recuperación o simple forestación con especies nativas (AGR 1ª, 2ª, 3ª y 4ª), deberían contribuir a la conservación de especies de árboles nativos y su variación genética, y pueden además proporcionar germoplasma forestal para los futuros esfuerzos en esas mismas materias (Sgro *et al.*, 2011).

Al momento de la planificación se debe tener en cuenta el potencial de los bosques restaurados o recuperados (AGR 1ª) para convertirse en fuentes de semillas para actividades futuras del mismo tipo, especialmente para las especies raras, endémicas o en peligro de extinción, ya que la disponibilidad de germoplasma adecuado para esta última es a menudo muy limitada.

Se deben hacer esfuerzos para evitar el uso repetitivo de colecciones de semillas de rodales plantados con baja diversidad genética (Pakkad *et al.*, 2008), ya que esto puede amplificar los efectos negativos de una estrecha base genética en las poblaciones futuras.

### **Aumento de la Resiliencia Mediante el Fomento de la Selección Natural, la Conectividad Ecológica y Asociaciones de Especies**

Las poblaciones de árboles forestales se enfrentan a tres posibles destinos bajo las cambiantes condiciones ambientales: (i) pueden persistir si los cambios se mantienen dentro del rango de su plasticidad o pueden moverse muy lentamente hacia nichos ecológicos apropiados a través de la migración, (ii) pueden subsistir a través de la adaptación a las nuevas condiciones ambientales, o (iii) pueden ser lisa y llanamente eliminados (Aitken *et al.*, 2008). Estos mismos destinos se aplican a los bosques alterados.

Dada la incertidumbre de las condiciones climáticas futuras y la falta de conocimiento de la naturaleza y distribución de los rasgos adaptativos de las especies forestales, se han sugerido diversas medidas para aumentar la resiliencia al cambio climático en las iniciativas de recuperación y restauración forestal. Tales medidas incluyen el aumento de tamaño de las poblaciones, la mejora de las especies, y la identidad y diversidad genética, lo que garantiza el mantenimiento de la cubierta forestal en el paisaje para la conectividad genética y geográfica entre las poblaciones, y la identificación y la protección de refugios evolutivos (Bhagwat *et al.*, 2012).

El proceso de selección natural necesario para la adaptación depende del tamaño de la población, la cantidad de variación entre los individuos, la presión de selección y el flujo de genes desde poblaciones vecinas (Figura N°2). Las poblaciones grandes reducen la pérdida de diversidad genética a través de la deriva y el efecto amortiguador contra el riesgo de pérdida de población debido a eventos bióticos como plagas o enfermedades forestales o eventos estocásticos de naturaleza abiótica como las sequías, tormentas o incendios. Algo equivalente se puede provocar con altas densidades de plantación y usando fuentes semilleras altamente diversas (mezclas AGR 1ª + AGR 2ª), de modo de anticiparse a tasas relativamente altas de mortalidad que se pueden esperar por el estrés climático crónico o agudo (Miyawaki, 2004).

Los bosques recuperados deben formar parte de un mosaico, conectado al resto del paisaje. Con frecuencias las áreas recuperadas son demasiado pequeñas como para sostener poblaciones viables. Por lo mismo, es importante diseñar los proyectos de recuperación para conectar de manera efectiva a las poblaciones existentes en el paisaje o con otras áreas recuperadas (Cruz Neto *et al.*, 2014).

La conectividad y el flujo de genes son importantes para fomentar el cruzamiento de especies autocompatibles y proveer una disponibilidad suficiente de polen para las especies autoincompatibles (Breed *et al.*, 2012). Para garantizar una efectiva conexión genética se requiere

que se considere este aspecto desde la fase de planificación de los proyectos. Para lograr esto, hay que poner especial atención en promover la supervivencia y la movilidad de los polinizadores y dispersores de semillas (Markl *et al.*, 2012).

## MODELO SIMPLE DE RESTAURACIÓN CON BASE GENÉTICA

Existen diversas consideraciones genéticas a tener en cuenta en la restauración de bosques y quizás la primera de ellas sea mantener la identidad genética (Jones y Monaco, 2007).

En este contexto las campañas de colecta de semillas deben efectivamente capturar una muestra representativa de la diversidad genética de las especies que se establezcan en un proyecto de restauración.

Para este efecto, existen directrices generales que buscan garantizar un nivel mínimo de diversidad genética (Vallee *et al.*, 2004; Rogers y Montalvo, 2004; Kindt *et al.*, 2006; ENSCONET, 2012), pero son en gran parte desconocidas por los responsables de la colecta de semillas, o por quienes suministran el germoplasma (Bozzano *et al.*, 2014; Godefroid *et al.*, 2011), y esto implica que es necesaria una gran actividad de capacitación para llevar a cabo estos proyectos de restauración y en especial a nivel nacional.

Se han desarrollado y aceptado normas relativas a la cantidad mínima de muestras que se debe coleccionar para garantizar la captura de al menos el 95% de la variación genética (medida como alelos), considerando factores como el sistema de cruzamiento o polinización, la floración y las características de las semillas (Dvorak *et al.*, 1999; Brown y Hardner, 2000).

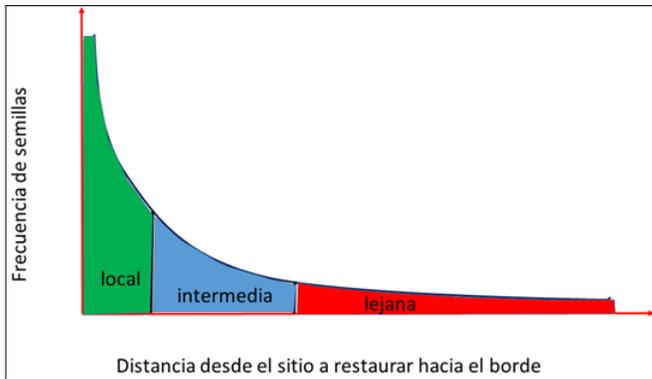
En general, una cantidad pequeña de semillas de muchas madres es una mejor muestra de la diversidad genética dentro de una población que muchas semillas de solo algunos árboles (Brown y Hardner, 2000).

En una especie completamente alogama o exogámica, como los *Nothofagus*, se requiere muestrear por lo menos 30 a 60 madres seleccionadas al azar (Rogers y Montalvo, 2004). Si la exogamia no es perfecta y existen antecedentes de autopolinización, entonces se recomienda una muestra mínima de 60 árboles (Brown y Hardner, 2000).

Algunos estudios recomiendan el uso de semillas de fuentes mixtas (AGR 1<sup>a</sup>B) para anticipar el impacto potencial del cambio climático (Breed *et al.*, 2013). Si para una especie de interés se esperan cambios menores en el clima y en la interacción genotipo ambiente (GxA), una mezcla de germoplasma forestal obtenido de poblaciones locales, pero genéticamente diversas, puede ser suficiente.

En el caso que no se conozca el impacto del cambio en el clima, ni en la interacción GxA, entonces una mezcla de procedencias puede ser la estrategia más adecuada para aumentar el potencial de adaptación del germoplasma forestal (Broadhurst *et al.*, 2008; Sgró *et al.*, 2011; Breed *et al.*, 2013).

Esta mezcla debería estar compuesta de: (i) una alta proporción de semillas de origen local de madres no emparentada (AGR 1<sup>a</sup>A), (ii) una proporción procedente de distancias intermedias que corresponde a la misma zona ecológica (AGR 1<sup>a</sup>B) y (iii) una baja proporción de germoplasma forestal de poblaciones distantes y que sean ecológicamente diversas (AGR 2<sup>a</sup>B) (Figura N° 3).



(Fuente: Lowe, 2010)

**Figura N° 3**  
**COMPOSICIÓN DE UN LOTE MIXTO DE SEMILLAS DE PROCEDENCIAS MEZCLADAS**  
**EN FUNCIÓN DE SU DISTANCIA RESPECTO AL SITIO DE RESTAURACIÓN**  
**(AGR 1ªA + AGR 1ªB + AGR 2ªB)**

### Regiones de Procedencias

La delimitación de las regiones o zonas de procedencia juega un papel clave para identificar la localización de las madres a las que se cosechara semilla (AGR 1ªB). Como primera aproximación se puede utilizar el método divisivo, el mismo que fue empleado por Vergara *et al.* (1998) al definir las regiones de procedencia para roble, raulí, y posteriormente para coigüe y laurel.

En términos más generales se puede utilizar este mismo método para una definición multiespecífica de zonas de procedencias en base a variables ambientales, tal como fue efectuado por Quiroz y Gutiérrez (2014) en la propuesta de reglamento para semillas y plantas forestales, donde se define un mapa de regiones de procedencia para especies forestales nativas. Un mapa de esta naturaleza, incorporado en un GIS permite visualizar la conectividad y/o fragmentación del tipo forestal en términos espaciales, lo cual está relacionado al flujo de genes de las especies del tipo forestal a restaurar.

Lo importante para la colecta de semilla es conocer a qué zona o región de procedencia corresponde o correspondería el lugar donde se establecerán las plantaciones, ya que el lugar a plantar normalmente ha perdido el material genético apropiado, esta situación es típica donde han ocurrido devastadores incendios forestales (AGR 1ªB, AGR 2ª A, AGR 2ª B).

### Colecta de Semilla de Madres

Para cada especie a restaurar se debe recopilar antecedentes de su biología reproductiva, fenología floral y vectores de dispersión de polen y/o semilla. El flujo de genes de las especies anemófilas es mucho mayor que las especies entomófilas. El procedimiento a considerar ha sido en parte extraído de Jones (2003), Jones y Monaco (2007) y Lowe (2010).

Si se define el lugar a plantar como punto X, el colector de semilla debe moverse en dirección hacia un punto similar a las condiciones ambientales del lugar elegido a plantar, pero en un bosque sin problemas de pérdidas de la estructura, de acuerdo a algún indicador de degradación utilizado. Una vez localizado dicho punto se georeferencia como punto cero y a partir

de este se establecerá unas líneas con una orientación determinada, para esto último se recomienda usar GIS. En cada línea, cada 30 a 50 m, dependiendo de la especie, se escogerá al azar una madre de las especies objetivo y se le colectará semilla. La distancia de 30 a 50 m es un intervalo de referencia para minimizar el parentesco entre las madres semilleras, lo que dependerá de la biología reproductiva de las especies.

Se recomienda colectar semillas de 25 a 30 madres de cada especie objetivo. De acuerdo a Lowe (2010) se debe colectar una proporción mayor de semilla y/o madres en las denominadas poblaciones locales (60%), y luego las poblaciones intermedias (30%) y las lejanas (10%). Estas poblaciones o procedencias mezcladas maximizan la variabilidad genética cuando se plantan en el punto X (sitio a recuperar), asegurando así la identidad genética, la sustentabilidad del recurso recuperado y permitiendo que en el futuro la regeneración natural pueda perpetuar el bosque. Si no se siguen estas recomendaciones es probable que la restauración sea un fracaso, tal como ha sido establecido por Bozzano *et al.* (2014).

La colecta propiamente tal se puede realizar mediante escalamiento o mediante pértigas y mallas. Una vez colectadas, las semillas se identificarán, rotularán y enviarán a laboratorio para los análisis físicos y de germinación.

Es altamente probable que la colecta de semilla se prolongue por más de un año en especies que presentan añerismo o vecería, que producen escasa cantidad de semillas o con baja viabilidad. El objetivo es generar una representación adecuada de la identidad y variabilidad genética de las especies definidas, contemplando un número mínimo de madres cuyos hijos no estén emparentados.

En algunos casos puede ocurrir que no todos los individuos seleccionados como progenitores produzcan semilla en la misma temporada o bien la cantidad de semilla sea insuficiente para producir las plantas requeridas.

En el contexto de la restauración requerida para la recuperación de bosques nativos sometidos a explotaciones y/o incendios forestales cobran una inusitada relevancia los Bancos de Germoplasma o Bancos de Semillas, los cuales son absolutamente insuficientes en Chile para los proyectos de restauración.

## **Viverización**

A las semillas recolectadas se les debe determinar sus parámetros físicos tradicionales (pureza, nº de semillas por kg, viabilidad y germinación), para posteriormente conformar las mezclas respectivas (poblaciones o procedencias mezcladas). Luego se deberá proceder a la viverización o producción de las plantas requeridas. Durante este proceso es fundamental mantener, desde la siembra y durante el proceso de producción, una identificación individual de cada especie y población mezclada de semillas, identificando su composición en términos de familias y proporción en la mezcla.

Los tratamientos germinativos y el proceso de viverización son antecedentes que deberán recopilarse con anterioridad al inicio de la producción de plantas, de modo de garantizar la obtención de material de plantación que cumpla los estándares de calidad morfológica y fisiológica que promuevan su adecuado desempeño en terreno.

## **Plantación**

El objetivo básico que debe primar durante la plantación es procurar competencia y permitir que el bosque se regenere posteriormente mediante regeneración natural. Con el objeto de expandir los bosquetes tratando de restituir las condiciones de bosque se pueden implementar programas de plantación, como una forma de enriquecer, sellar claros y unir fragmentos de bosquetes (Hernández y Vita, 2004). Para estos efectos resulta adecuada la técnica de

enriquecimiento, que corresponde al conjunto de operaciones silviculturales destinadas a mejorar la composición de un bosque, mediante la siembra o plantación de especies de valor.

El método más usual para establecer los nuevos ejemplares en el área a recuperar o restaurar es a través de la plantación de ejemplares producidos en vivero, lo que se conoce como una restauración activa. Considerando que estos nuevos ejemplares deberán interactuar con la vegetación original, se requiere del uso de plantas bien desarrolladas, cuyas características corresponden a un buen nivel de lignificación, altura mínima de 25 cm y diámetro del cuello superior a 0,5 cm, con una relación máxima entre ambos parámetros de 50:1, idealmente 40:1 a 30:1. Dependiendo del nivel de degradación la vegetación original puede actuar como nodriza, en especial cuando esta altamente degradada y si es leve las nodrizas pueden comportarse como madres, aportando semillas para el proceso de restauración.

Donoso y Soto (2010) presentan una síntesis con resultados de más de 30 años de investigación en plantaciones con especies nativas en el centro-sur de Chile, iniciadas bajo distintos esquemas de establecimiento y sometidas a diferentes condiciones ambientales y de manejo cultural. Junto con destacar la potencialidad de algunas especies como coigüe y raulí para plantaciones a campo desnudo, mencionan también situaciones de plantación bajo dosel en bosques degradados, que es la situación atingente en este caso. Los autores afirman que el establecimiento de plantaciones bajo la cobertura de un bosque degradado constituye una importante oportunidad para bosques localizados a más de 500 msnm en condiciones climáticas adversas y donde el establecimiento a campo desnudo es impracticable.

Las plantaciones bajo protección o en claros de dosel parecieran presentarse como una gran oportunidad en todos los ecosistemas forestales del centro-sur de Chile y en altitudes superiores a 500 msnm en la Cordillera de Los Andes, suman una mayor importancia, ya que es justo aquí donde se localizan en mayor cantidad, por ello es necesario profundizar en estudios tales como el efecto de la productividad bajo condiciones climáticas severas, las condiciones micro climáticas de piso forestal, las interacciones con la vegetación, e intensidad lumínica en el desarrollo de plantaciones, lo cual va a ser unos de los principales resultados para rehabilitar las millones de hectáreas degradadas en Chile.

Sin embargo, los mencionados autores enfatizan que tales plantaciones necesitan un fuerte control de vegetación invasora y homogenización de la estructura del bosque residual. Al respecto, señalan una experiencia de restauración en bosque degradado, donde se obtuvo un 100% de supervivencia de plantas y un promisorio crecimiento inicial mediante el establecimiento de coigüe en claros del bosque, y de ulmo y raulí bajo dosel de bosque adulto degradado. A nivel de especies, afirman que coihue necesita de claros mayores (área libre de copas), y que raulí después de dos años desde el establecimiento es indiferente al tamaño de estos claros.

## **INDICADORES DE ÉXITO EN LA RESTAURACIÓN DE ECOSISTEMAS FORESTALES**

Los esfuerzos de recuperación y restauración normalmente se centran en el componente arbóreo de los ecosistemas forestales, tal vez porque los árboles forman la matriz básica del hábitat, lo que facilita la aparición y la evolución de otros organismos menos prominentes (Lamit *et al.*, 2011), incluso en lugares altamente degradados es necesario plantar primero especies nodrizas, normalmente coníferas exóticas (AGR 4ª), y luego bajo su protección las especies nativas.

Por cierto, durante su crecimiento y desarrollo los árboles interactúan y dependen de muchas otras especies, existiendo una creciente evidencia de que la variación genética en una especie afecta también a otras, situación que implica complejos procesos co-evolutivos dentro de ecosistemas enteros, y que se denomina genética de la comunidad (Whitham *et al.*, 2003). En algunos casos, la interacción de especies y genotipo puede tener un significativo impacto en el éxito del establecimiento de una población (Nandakwang *et al.*, 2008).

En general, las especies superiores y la diversidad genética mejoran la estabilidad de los ecosistemas, la resiliencia, la productividad y la recuperación ante los fenómenos climáticos extremos. Este último aspecto es de importancia creciente en virtud de los cambios ambientales (Kettenring *et al.*, 2014).

A pesar de la acumulación de experiencias de restauración de ecosistemas en las últimas décadas, todavía es común medir su éxito en términos de la cantidad de plantas plantadas o su supervivencia en el corto plazo (Le *et al.*, 2012). Existen muy pocos ejemplos de estudios que incluyan indicadores genéticos al evaluar el éxito en el establecimiento de especies nativas con fines de recuperación o restauración (Cruz Neto *et al.*, 2014). En cualquier caso, la cantidad de variación genética es un indicador de la funcionalidad y resiliencia del ecosistema y por lo tanto del éxito a largo plazo de la recuperación (Thompson *et al.*, 2010). Las extensas listas de indicadores de éxito de naturaleza no genéticos (Le *et al.*, 2012) son ilustrativas de la falta general de conciencia de la importancia de la genética forestal en los proyectos de recuperación y restauración de bosques o ecosistemas forestales.

El éxito de la restauración de ecosistemas funcionales solo se puede evaluar en el largo plazo, abarcando sus etapas principales, las que incluyen el establecimiento de los bosques, el crecimiento y su maduración (Le *et al.*, 2012). El seguir el concepto del acervo genético para la restauración tiende a minimizar los fracasos y evita incurrir en evaluaciones moleculares de alto costo.

No obstante un plan de seguimiento o monitoreo de los avances obtenidos, utilizando indicadores objetivos y medibles, debe ser parte integral de cualquier esfuerzo en esta materia (Godefroid *et al.*, 2011). Lo ideal es establecer una línea base, para luego realizar un monitoreo genético que incluya la estructura genética de: (i) los árboles remanentes de las poblaciones degradadas, (ii) los árboles jóvenes de regeneración natural, (iii) las poblaciones originales desde donde proviene el germoplasma. (iv) las plantas que se establecerán, y (v) los patrones de cruzamiento en las poblaciones no alteradas y alteradas.

Dicha información permitiría la evaluación y una mejor comprensión de los cambios en la diversidad genética y en la estructura de las poblaciones intervenidas. También permite cotejar la viabilidad genética de la progenie y el éxito de la operación en una escala amplia de tiempo.

Para el monitoreo de los ecosistemas forestales, una combinación de indicadores ecológicos y genéticos proporcionaría también buenos resultados (Aravanopoulos, 2011). Esto implica que inicialmente no es tan necesario hacer un gran esfuerzo en aplicar estudios moleculares para evaluar los niveles de identidad y diversidad genética.

Existen dos tipos de indicadores para evaluar la composición genética de las poblaciones de árboles recuperadas o restauradas; uno para las situaciones en las que los estudios moleculares son factibles y se puede disponer de información detallada, y otro para situaciones en las que este tipo de estudios no son factibles y la información deber obtenerse indirectamente (Dawson *et al.*, 2008).

En este último caso, una forma de obtener la información es mediante el monitoreo del crecimiento y el éxito reproductivo de las poblaciones de árboles establecidas.

También es conveniente desarrollar indicadores indirectos, los que pueden incluir la existencia de los datos genéticos de línea de base y su sensibilidad a los cambios ambientales, como por ejemplo en base a sus rasgos de historia de vida (Vranckx *et al.*, 2012).

Una aproximación simple para conocer el impacto del componente genético es descomponer la ecuación Fenotipo = Genotipo + Ambiente + Genotipo\*Ambiente, despejando el componente del Genotipo.

## CONCLUSIONES

La incorporación de consideraciones genéticas en el arte de la restauración de bosques aumentará la probabilidad de éxito del sistema restaurado.

Para una restauración exitosa se debe tener en cuenta los conceptos de identidad, diversidad genética y de adaptación de las procedencias al sitio de establecimiento.

En la práctica esto significa prestar especial atención al abastecimiento del material de reproducción que se usará para restaurar.

Ignorar estos elementos incidirá en que las unidades restauradas no sean sustentables en el largo plazo debido a una limitada capacidad para adaptarse a los cambios ambientales.

## REFERENCIAS

- Aitken, S. N.; Yeaman, S.; Holliday, J. A.; Wang, T. and Curtis-McLane, S., 2008.** Adaptation, migration or extirpation: climate change outcomes for tree populations. *Evol. Appl.* 1 (1), 95–111.
- Aravanopoulos, F. A., 2011.** Genetic monitoring in natural perennial plant populations. *Botany* 89, 75–81.
- Bhagwat, S. A.; Nogué, S. and Willis, K. J., 2012.** Resilience of an ancient tropical forest landscape to 7500 years of environmental change. *Biol. Conserv.* 153, 108–117.
- Bischoff, A.; Steinger, T. and Müller-Schärer, H., 2010.** The importance of plant provenance and genotypic diversity of seed material used for ecological restoration. *Restor. Ecol.* 18, 338–348.
- Bozzano, M.; Jalonen, R.; Thomas, E.; Boshier, D.; Gallo, L.; Cavers, S.; Bordács, S.; Smith, P. and Loo, J., (Eds.), 2014.** Genetic considerations in ecosystem restoration using native tree species. State of the World's Forest Genetic Resources –Thematic Study. Rome, FAO and Bioversity International. 281 p
- Bradshaw, A., 1965.** Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics*, 13, 115–155.
- Breed, M. F.; Ottewell, K. M.; Gardner, M. G. and Lowe, A. J., 2011.** Clarifying climate change adaptation responses for scattered trees in modified landscapes. *J. Appl. Ecol.* 48, 637–641.
- Breed, M. F.; Gardner, M. G.; Ottewell, K. M.; Navarro, C. M. and Lowe, A.J., 2012.** Shifts in reproductive assurance strategies and inbreeding costs associated with habitat fragmentation in Central American mahogany. *Ecol. Lett.* 15, 444–452.
- Breed, M. F.; Stead, M. G.; Ottewell, K. M.; Gardner, M. G. and Lowe, A.J., 2013.** Which provenance and where? Seed sourcing strategies for revegetation in a changing environment. *Conserv. Genet.* 14, 1–10.
- Broadhurst, L. M., 2011.** Genetic diversity and population genetic structure in fragmented *Allocasuarina verticillata* (*Allocasuarinaceae*) – implications for restoration. *Aust. J. Bot.* 59, 770–780.
- Broadhurst, L. M.; Lowe, A.; Coates, D.J.; Cunningham, S. A.; Mc Donald, M.; Vesk, P.A. and Yates, C., 2008.** Seed supply for large-scale restoration: maximizing evolutionary potential. *Evol. Appl.* 1, 587–597.
- Brown, A. H. D. and Hardner, C. M., 2000.** Sampling the gene pools of forest trees for *ex situ* conservation. In: Young, A., Boshier, D., Boyle, T. (Eds.), *Forest Conservation Genetics: Principles and Practice*. CABI Publishing, Wallingford, UK, pp. 185–196.
- Brown, 2004.** Are functional guilds more realistic management units than individual species for restoration?. *Weed Technology* 18:1556-1571.
- Chazdon, R. L., 2008.** Beyond deforestation: restoring forests and ecosystem services on degraded lands.

**Cruz Neto, O.; Aguiar, A. V.; Twyford, A. D.; Neaves, L. E., Pennington, R. T. y Lope, A. 2014.** Genetic and ecological outcomes of *Inga vera* Subsp. *affinis* (Leguminosae) tree plantations in a fragmented tropical landscape. *PLoS ONE* 9(6), e99903.

**Dawson, I. K.; Lengkeek, A.; Weber, J. C. and Jamnadass, R., 2008.** Managing genetic variation in tropical trees: linking knowledge with action in agroforestry ecosystems for improved conservation and enhanced livelihoods. *Biodivers. Conserv.* 18 (4), 969–986. <http://dx.doi.org/10.1007/s10531-008>.

**Donoso, P. y Soto, D., 2010.** Plantaciones con especies nativas en el centro-sur de Chile: experiencias, desafíos y oportunidades. *Bosque Nativo* 47: 10 – 17.

**Dvorak, W. S.; Hamrick, J. L. and Hodge, G. R., 1999.** Assessing the sampling efficiency of *ex situ* gene conservation efforts in natural pine populations in Central America. *For. Genet.* 6, 21–28.

**ENSCONET, 2012.** ENSCONET Seed collecting manual for wild species. *Studi Trent. Sci. Nat.* 90, 221-248.

**FAO, 2014.** The State of the World's Forest Genetic Resources. United Nations Food and Agriculture Organization, Rome, Italy.

**FORRU, 2006.** How to Plant a Forest: The Principles and Practice of Restoring Tropical Forest. Forest Restoration Research Unit, University of Chiang Mai, Thailand <<http://www.forru.org/en/content.php?mid=87>>

**Fox, C. W. and Reed, D. H., 2010.** Inbreeding depression increases with environmental stress: an experimental study and meta-analysis. *Evolution* 65, 246–258.

**Godefroid, S.; Piazza, C.; Rossi, G.; Buord, S.; Stevens, A. D.; Agurauja, R.; Cowell, C.; Weekley, C. W.; Vogg, G.; Iriondo, J.; Johnson, I.; Dixon, B.; Gordon, D.; Magnanon, S.; Valentin, B.; Bjureke, K.; Koopman, R.; Vicens, M.; Virevaire, M. and Vanderborght, T., 2011.** How successful are plant species reintroductions? *Biol. Conserv.* 144 (2), 672–682.

**Hernández, I. y Vita, A. 2004.** Reforestación para la expansión de los bosques de olivillo. En: Squeo, F.; Gutiérrez, J. y Hernández, I. (editores). 2004. Historia natural del Parque Nacional Fray Jorge. pp: 307-319.

**Hobbs, R. J.; Higgs, E. and Harris, J. A., 2009.** Novel ecosystems: implications for conservation and restoration. *Trends Ecol. Evol.* 24 (11), 599–605.

**ITTO, 2002.** ITTO guidelines for the restoration, management and rehabilitation of degraded and secondary tropical forest. ITTO Policy Development Series No. 13. 84 p.

**Jones, T. 2003.** The Restoration Gene Pool Concept: Beyond the Native Versus Non-Native Debate. *Restoration Ecology* Vol. 11 N° 3, pp. 281-290.

**Jones, T. y Monaco, T. A. 2007.** Restoration Practitioner's Guide to the Restoration Gene Pool Concept. *Ecological Restoration* 25:1. March 2007 pp. 12-19.

**Kettenring, K. M.; Mercer, K. L.; Reinhardt Adams, C. and Hines, J., 2014.** Application of genetic diversity-ecosystem function research to ecological restoration. *J. Appl. Ecol.* 51 (2), 339–348.

**Kindt, R.; Lillesø, J.B.L.; Mborara, A.; Muriuki, J.; Wambugu, C.; Frost, W.; Beniast, J.; Aithal, A.; Awimbo, J.; Rao, S. and Holding-Anyonge, C., 2006.** Tree Seeds for Farmers: A Toolkit and Reference Source. World Agroforestry Centre, Nairobi, Kenya

**Krishnan, S.; Ranker, T. A.; Davis, A. P. and Rakotomalala, Jacques., 2013.** The study of genetic diversity patterns of *Coffea commersoniana*, an endangered coffee species from Madagascar: a model for conservation of other littoral forest species. *Tree Genet. Genomes* 9, 179–187.

**Lamit, L. J.; Wojtowicz, T.; Kovacs, Z.; Wooley, S. C.; Zinkgraf, M.; Whitham, T. G.; Lindroth, R. L. and Gehring, C. A., 2011.** Hybridization among foundation tree species influences the structure of associated understory plant communities. *Botany* 89, 165–174.

**Lara, A.; Little, C.; Cortés, M.; Cruz, E.; González, M.; Echeverría, C.; Suárez, J.; Bahamondez, A. y Coopman, R., 2014.** Restauración de ecosistemas forestales. En: Donoso, C.; González, M. y Lara, A. (Eds).

2014. *Ecología Forestal: Bases para el manejo sustentable y conservación de los bosques nativos de Chile*. Ediciones UACH. pp: 605-672.
- Le, H. D.; Smith, C.; Herbohn, J. and Harrison, S., 2012.** More than just trees: assessing reforestation success in tropical developing countries. *J. Rural Stud.* 28, 5–19.
- Levins, R. 1966.** Strategy of model building in population biology. *American Scientist* 54:421-431
- Lillesø, J.B.L.; Graudal, L.; Moestrup, S.; Kjær, E. D.; Kindt, R.; Mbor, A.; Dawson, I.; Muriuki, J.; Ræbild, A. and Jamnadass, R., 2011.** Innovation in input supply systems in smallholder agroforestry: seed sources, supply chains and support systems. *Agrofor. Syst.* 83, 347–359.
- Lowe, A J., 2010.** Composite provenancing of seed for restoration: progressing the 'local is best' paradigm for seed sourcing. *The State of Australia's Birds 2009: restoring woodland habitats for birds*. Compiled by David Paton and James O'Conner. Supplement to *Wingspan* 20(1) March.
- Lowe, A. J.; Boshier, D.; Ward, M.; Bacles, C. F. E. and Navarro, C., 2005.** Genetic resource impacts of habitat loss and degradation; reconciling empirical evidence and predicted theory for neotropical trees. *Heredity* 95, 255–273.
- Markl, J. S.; Schleuning, M.; Forget, P. M.; Jordano, P.; Lambert, J. E.; Traveset, A.; Wright, S. J. and Böhning-Gaese, K., 2012.** Meta-analysis of the effects of human disturbance on seed dispersal by animals. *Conserv. Biol.* 26, 1072–1081.
- Mata, R.; Voltas, J. and Zas, R., 2012.** Phenotypic plasticity and climatic adaptation in an Atlantic Maritime Pine breeding population. *Annals of Forest Science* 69, 477– 487.
- Mátyás, C., 1994.** Modeling climate change effects with provenance test data. *Tree Physiol.* 14, 797–804.
- McKay, J. K.; Christian, C. E.; Harrison, S. and Rice, K. J., 2005.** "How Local Is Local?" – A review of practical and conceptual issues in the genetics of restoration. *Restor. Ecol.* 13, 432–440.
- Millar, M. A.; Byrne, M.; Nuberg, I. K. and Sedgley, M., 2012.** High levels of genetic contamination in remnant populations of *Acacia saligna* from a genetically divergent planted stand. *Restor. Ecol.* 20, 260–267.
- Miyawaki, A., 2004.** Restoration of living environment based on vegetation ecology: Theory and practice. *Ecol. Res.* 19, 83–90.
- MMA, 2007.** Documento técnico para la elaboración de la estrategia española para la conservación y el uso sostenible de los recursos genéticos forestales. Comité Nacional de Mejora y Conservación de Recursos Genéticos Forestales. Ministerio de Medio Ambiente. 138 p.
- Murawski, D. A.; Nimal Gunatilleke, I. A. U. and Bawa, K.S., 1994.** The effects of selective logging on inbreeding in *Shorea megistophylla* (*Dipterocarpaceae*) from Sri Lanka. *Conserv. Biol.* 8, 997–1002.
- Nandakwang, P.; Elliott, S.; Youpensuk, S.; Dell, B.; Teaumroon, N. and Lumyong, S., 2008.** Arbuscular mycorrhizal status of indigenous tree species used to restore seasonally dry tropical forest in northern Thailand. *Res. J. Microbiol.* 3 (2), 51–61.
- Navarro, C. , Huaunstein, E., Pinares, J., Esse, C. y Cabello, J. 2014.** Guía de reconocimiento de Estaciones Forestales de la Región de la Araucanía. Proyecto Innova 11BPC-10164. Implementación de una metodología de tipificación de bosque nativo para la aplicación de la ley 20.283 sobre recuperación del bosque nativo y fomento forestal. CORFO, Universidad Católica de Temuco, CONAF. 89 p.
- Nei, M. 1972.** Genetic distance between populations. *American Naturalist* 106:283-292.
- Ng, K. K. S.; Lee, S. L. and Ueno, S., 2009.** Impact of selective logging on genetic diversity of two tropical tree species with contrasting breeding systems using direct comparison and simulation methods. *For. Ecol. Manage.* 257, 107–116.
- Pakkad, G.; Mazrooei, S. A.; Blakesley, D.; James, C.; Elliott, S.; Luoma-Aho, T. and Koskela, J., 2008.** Genetic variation and gene flow among *Prunus cerasoides* D. Don populations in northern Thailand: analysis of a rehabilitated site and adjacent intact forest. *New Forest.* 35, 33–43.

**Quiroz, I. y Gutiérrez, B., 2014.** Propuesta de reglamento para semillas y plantas forestales. INFOR-SAG-INNOVA CORFO. Concepción. 74 p.

**Rogers, D. L. and Montalvo, A. M., 2004.** Genetically Appropriate Choices for Plant Materials to Maintain Biological Diversity, Report to the USDA Forest Service. University of California, Rocky Mountain Region, Lakewood.

**SER, 2004.** Principios de SER International sobre la restauración ecológica. Society for Ecological Restoration International. Grupo de trabajo sobre ciencia y políticas. En: <http://www.ser.org> (consulta octubre, 2014).

**Sgrò, C. M.; Lowe, A. J. and Hoffmann, A. A., 2011.** Building evolutionary resilience for conserving biodiversity under climate change. *Evol. Appl.* 4, 326–337.

**Thomas, E.; Jalonen, R.; Loo, J.; Boshier, D.; Gallo, L.; Cavers, S.; Bordács, S.; Smith, P. and Bozzano, M. 2014.** Genetic considerations in ecosystem restoration using native tree species. *Forest Ecology and Management* 333 (2014): 66–75.

**Thompson, I.; Mackey, B.; McNulty, S. and Mosseler, A., 2010.** A synthesis on the biodiversity-resilience relationships in forest ecosystems. In: Koizumi T, Okabe K, Thompson, I., Sugimura, K., Toma, T., Fujita, K. (Eds.), *The Role of Forest Biodiversity in the Sustainable Use of Ecosystem Goods and Services in Agro-Forestry, Fisheries, and Forestry.* Forestry and Forest Products Research Institute, Ibaraki, Japan, pp. 9–19.

**Vallee, L.; Hogbin, T.; Monks, L.; Makinson, B.; Matthes, M. and Rossetto, M., 2004.** Guidelines for the Translocation of Threatened Plants in Australia -, Second ed. Australian Network for Plant Conservation, Canberra, Australia.

**Vergara, R.; Ipinza, R.; Donoso, C. y Grosse, H., 1998.** Definición de zonas de procedencias de roble y raulí. Estado de Avance. En: Primer Congreso Latinoamericano IUFRO "El Manejo Sustentable de los Recursos Forestales: Desafío del Siglo XXI". Valdivia, 22 al 28 de noviembre de 1998.

**Vergara, R. 2011.** Neutral and Adaptive Genetic Structure of South America Species of *Nothofagus* subgenus *Lophozonia*. Natural History, Conservation, and Tree Improvement Implication. A Dissertation Presented to the Graduated School of the University of Florida in Partial Fulfillment of the Requirement for the Degree of Doctor of Philosophy. University of Florida.

**Vranckx, G.; Jacquemyn, H.; Muys, B. and Honnay, O., 2012.** Meta-analysis of susceptibility of woody plants to loss of genetic diversity through habitat fragmentation. *Conserv. Biol.* 26, 228–237.

**Whitham, T. G.; Young, W. P.; Martinsen, G. D.; Gehring, C. A.; Schweitzer, J. A.; Shuster, S. M.; Wimp, G. M.; Fischer, D.G.; Bailey, J. K.; Lindroth, R. L.; Woolbright, S. and Kuske, C. R., 2003.** Community and ecosystem genetics: A consequence of the extended phenotype. *Ecology* 84, 559–573.

**Wuethrich, B., 2007.** Biodiversity. Reconstructing Brazil's Atlantic Rainforest. *Science* 315, 1070–1072.

## ANEXO 1 ACERVOS GENÉTICOS PARA RESTAURACIÓN

### ACERVOS PRIMARIOS, SECUNDARIOS, TERCIARIOS Y CUATERNARIOS

El concepto de “pool genético de restauración” hace referencia al acervo genético del material que se usa para restaurar un sitio alterado y conducirlo nuevamente a la situación prístina original que hubiese tenido si no hubieran actuado sobre él los factores que lo han degradado o alterado. Para este efecto Jones (2003) y Jones & Mónaco (2007) definen y proponen cuatro tipos de acervos genéticos de restauración dependiendo de su proximidad o identidad genética con la población objetivo; desde el más parecido o material local, al que denominan primario, hasta el más distante que denominan cuaternario. Al respecto enfatizan que el material vegetal con la mayor identidad genética (acervo primario de restauración) podría no ser finalmente el exitoso, y que puede ser necesario sustituirlo por materiales de acervos secundario o de orden mayor. En este mismo sentido indica que: “maximizar la identidad genética entre la población objetivo y el material de restauración no necesariamente maximizará la adaptación genética”. En efecto, se ha observado que material no relacionado con la población objetivo (incluso de hemisferios diferentes) puede presentar genes superiores para adaptarse al sitio alterado. A este material se le objeta que no es nativo o local, pero eso es un tema de identidad genética más que de adaptación genética.

Aunque en teoría se puede preferir material de restauración de alta identidad genética con la población objetivo, en la práctica el uso de este material puede ser problemático. El concepto de AGR, que involucra la adaptación ecológica y la variación genética, proporciona un marco de trabajo para encontrar el material vegetal más apropiado para abordar exitosamente un proyecto de restauración. Una mezcla de acervos de restauración de distinto orden a menudo ha demostrado ser la opción más práctica. Por lo mismo, en este anexo se especifica cuáles son y en qué consisten los 4 acervos genéticos definidos por Jones (2003)

#### Acervo Genético de Restauración Primario

La identidad del acervo genético de restauración (AGR) primario es alta con respecto a la población objetivo. Su estructura genética posee los niveles originales de heterocigocidad y heterogeneidad. Retiene también todos los biotipos o subpoblaciones genéticamente controladas con diferente forma o función que pueden haber estado presentes en la población original. Incluye solo material de la población objetivo y de aquellas más próximas que estén conectadas mediante flujo de genes con esta. En síntesis el AGR primario consiste de la misma población objetivo. Es el material que se prefiere para hacer restauración cuando se puede disponer de él y cuando la función ecológica de la población objetivo no ha sido tan radicalmente alterada como para que tal material ya no esté adaptado a ella.

#### Acervo Genético de Restauración Secundario

A menudo no es posible usar material con un acervo primario, debido básicamente a la ausencia de este material (no hay semillas) o a que posee una muy pobre adaptación al ambiente alterado. En estos casos se considera el uso del AGR secundario. La identidad genética del AGR secundario es menor que la del primario debido a que proviene de materiales colectados en diversos sitios que no están conectados por medio de flujo génico con la población objetivo. A pesar de su baja identidad genética, el AGR secundario puede de todas formas estar tan bien o mejor adaptado a las condiciones del sitio objetivo. Por otra parte, puede ocurrir depresión exogámica como resultado de los cruces entre material local con otro no local.

El uso del AGR secundario es particularmente apropiado cuando las especies de la población objetivo presentan variación espacial continua (clinal) y resulta menos adecuado cuando

la variación es ecotípica.

El uso del AGR secundario es más adecuado que el AGR primario cuando los disturbios en el sitio a restaurar han sido de una intensidad tal, que el material local ya ha dejado de estar adaptado a ese sitio.

### **Acervo Genético de Restauración Terciario**

Debido a que el AGR terciario consiste en taxones que, si bien están estrechamente relacionados con los de la población objetivo, están separados de ella por barreras genéticas o mecanismos de aislamiento efectivos que impiden el flujo génico. Por lo mismo, su identidad genética es considerablemente menor que los AGR's primarios o secundarios.

Cuando la eficacia de los *taxa* propios del sitio objetivo es incierta, es apropiado usar el AGR terciario, el cual corresponde a especies o grupos taxonómicos relacionados con los del sitio objetivo, o híbridos entre aquellos y estos. Esto es recomendado cuando el sitio ha sufrido disturbios tan intensos, que hasta su función ecosistémica se ha alterado.

### **Acervo Genético de Restauración Cuaternario**

Este acervo posee la menor similitud o identidad genética con la población objetivo, pero como contrapartida posee la mayor posibilidad de adaptación. Su atractivo radica en la capacidad para tolerar o reparar un ecosistema cuya estructura y funcionamiento se han alterado drásticamente.

EL AGR cuaternario juega su rol cuando no es posible disponer de los acervos de orden menor. Considera especies o grupos taxonómicos que puedan cumplir papeles similares en la estructura y función ecosistémica que aquellos desempeñados por las especies de la población objetivo. En este aspecto puede incluso ser más robusto, lo que significa que es más capaz de tolerar los estreses ambientales derivado de las alteraciones que afectan a la población objetivo.

La idea subyacente en el AGR cuaternario no es que se favorezca la adaptación por sobre la identidad genética, sino que cuando por alguna razón no se dispone de material con identidad genética para enfrentar desafíos de restauración, entonces se privilegia el uso de material con mayor potencial de adaptación.

**Cuadro N° 1**  
**IDENTIDAD, ADAPTACIÓN Y VARIABILIDAD GENÉTICA DE LOS DISTINTOS ACERVOS GENÉTICOS DE RESTAURACIÓN**

<b>Acervos Genéticos de Restauración (AGR)</b>	<b>Identidad o Similitud Genética con Población Objetivo</b>	<b>Posibilidad o Potencial de Adaptabilidad Ecológica</b>	<b>Variabilidad Genética</b>
Primario	Alta - Muy Alta	Alta	Baja - Moderada
Secundario	Baja - Moderada	Moderada	Variable
Terciario	Muy Baja	Baja	Variable
Cuaternario	Nula	Muy Alta	Variable