

LA PROPAGACION VEGETATIVA EN EL MEJORAMIENTO GENETICO DE PLANTACIONES INDUSTRIALES*

Dr. Jarbas Y. Shimizu**

RESUMEN

Dado que en la mayoría de los casos los árboles forestales se plantan en su estado natural, un mejoramiento en cualquier de los factores relacionados con su crecimiento puede aumentar considerablemente su productividad.

La preparación del sitio, la aplicación de fertilizantes, el drenaje y el riego son algunos de los factores del medio ambiente a los cuales los árboles son también muy sensibles. Estos factores deben mantenerse a niveles satisfactorios para asegurar una alta productividad.

Entre los componentes genéticos uno debe reconocer la varianza genética aditiva y la varianza genética no aditiva. Dependiendo del monto de cada una en la variación genética total, uno puede determinar la estrategia más eficiente para maximizar la ganancia genética.

La decisión de invertir en una operación clonal debe tomarse después de que tanto los factores de riesgo como los posibles beneficios hayan sido evaluados. No debe basarse en los beneficios potenciales de un determinado clon, ya que los riesgos de pérdidas por factores ambientales pueden ser también muy altos.

ABSTRACT

Since forest trees are still planted in most cases in their wild stage, an upgrading of any of the factors involved in their growth will greatly increase productivity.

Site preparation, fertilizer application, drainage and irrigation are some of the environmental factors to which trees are also very sensitive. These factors must be kept at satisfactory levels to ensure high productivity.

Among the genetic components, one must recognise both the additive and non-additive genetic variances. Depending on the amount of each of these in the total genetic variation one can determine the most efficient strategy to maximize genetic gain.

The decision to invest in clonal operation must be taken after all risk factors as well as possible benefits are assessed. One must not take action based only on the potential benefit of a given clone since risk of losses to adverse environment may also be high.

* (Trabajo presentado en el Simposio "Manejo Silvícola del Género Eucalyptus", CORFO-INFOR, Viña del Mar, Junio 1988. Traducido por Ciencia e Investigación Forestal).

** Genetista Forestal. Director Técnico del Centro Nacional de Pesquisa de Florestas (CNPQ-EMBRAPA) Brasil.

Cuando se habla de mejoramiento genético, la primera idea que surge es que árboles superiores deben ser seleccionados y multiplicados, para generar descendientes altamente productivos que serán empleados en plantaciones industriales. Sin embargo, esto es una verdad parcial, ya que el comportamiento de los árboles o del bosque que queremos mejorar es el resultado de un efecto combinado de las condiciones genéticas de los árboles, de la calidad del medio ambiente y de la interacción entre estos componentes.

Al igual que en las cosechas agrícolas, los árboles forestales responden espectacularmente al mejoramiento del sitio, de tal modo que un aumento sustancial puede lograrse a través de la preparación de suelo, el drenaje, la irrigación y la aplicación de fertilizantes.

Esto puede aparecer de un alto costo para el establecimiento de un bosque, pero los retornos compensan largamente cuando se hace un trabajo serio empleando especies de rápido crecimiento, y más aún cuando se emplea material genético mejorado para la plantación.

El otro componente de esta ecuación se refiere al contenido genético de los árboles, el cual es una fuente importante de variaciones especialmente debido a que los árboles forestales, son empleados en la mayoría de los casos, en su estado natural.

El tercer componente "interacción" se refiere a la variación por la cual ciertos genotipos resultan mejor que otros dependiendo de los factores del sitio.

Con el fin de lograr un incremento en el rendimiento y en la calidad de los productos a través del mejoramiento genético, se pueden establecer estrategias basadas en una hipótesis de trabajo en la cual se pueden separar los componentes en forma más detallada, de modo que:

$$Y = G_a + G_{na} + E$$

- en donde:
- Y = el comportamiento de un árbol dado o de una familia.
 - G_a = varianza genética aditiva.
 - G_{na} = varianza no aditiva
 - E = varianza del medio ambiente

Con el fin de simplificar y si se asume que la interacción genotipo medio ambiente es mínima, la varianza genética que contribuye al comportamiento de los árboles puede ser fácilmente estimada en un sitio homogéneo, a través de algunas pruebas que incluyen un gran número de materiales genéticos. En consecuencia, si E = 0 entonces Y = G_a + G_{na}.

Se hace necesario entonces, una nueva distinción entre los tipos de varianza genética, de modo que puedan emplearse las estrategias más adecuadas en el mejoramiento y posterior propagación del material genéticamente mejorado, para así maximizar la ganancia que permite la manipulación genética.

La varianza genética aditiva se refiere a la porción de la varianza genética que es transmitida a los descendientes; mientras que la varianza genética no aditiva se refiere a la porción que no es transmitida a las generaciones siguientes.

La razón entre la varianza genética y la varianza fenotípica total da un coeficiente conocido como la heredabilidad. Este se emplea para estimar la ganancia genética cuando se aplica la selección, de modo que:

$$R = Sh_2$$

- en donde:
- R = es la respuesta a la selección
 - S = es la diferencial de selección
 - h₂ = G/(G + E + GE) = heredabilidad

Dependiendo de los componentes de la variación genética que están involucrados habrá dos tipos de heredabilidad:

- 1) Heredabilidad en sentido restringido (h_2)
- 2) Heredabilidad en sentido amplio (H_2)

en donde: $h_2 = Ga / (Ga + Gna + E + GE)$ y,
 $H_2 = (Ga + Gna) / (Ga + Gna + E + GE)$

Si la estrategia de mejoramiento estuviese basada en la selección masal, la semilla sería colectada directamente desde los árboles seleccionados y sus descendientes empleados para la plantación. En este caso la ganancia genética se refiere a cuánto mejor será el comportamiento de los descendientes, como resultado de la selección de los padres. Dado que la respuesta con esta estrategia depende de la varianza genética que es transmitida a los descendientes, el componente crítico es, en este caso, la varianza genética aditiva. Por lo tanto, si se sabe de antemano que la característica que se desea mejorar, tienen una varianza aditiva alta, la mejor estrategia será a través de la selección de los padres. En el caso opuesto, si se sabe que la varianza genética no aditiva es importante, entonces la mejor estrategia deberá considerar el uso directo de los genotipos seleccionados, a través de la propagación vegetativa.

Cuando existe varianza genética total, ésta generalmente está constituida por ambas varianzas aditiva y no aditiva, en proporciones variables. Por lo tanto, las estimaciones de heredabilidad mostrarán que H_2 es siempre igual o mayor que h_2 y dada las mismas diferenciales de selección, las estimaciones de ganancia genética lograda mediante la propagación vegetativa serán casi siempre superiores a aquellas logradas con el uso de su descendencia por medio de semillas.

LA PROPAGACION VEGETATIVA PARA ESTRATEGIAS DE MEJORAMIENTO

Para ilustrar la utilidad de la propagación vegetativa en el desarrollo de material genético mejorado, será suficiente una estrategia de mejoramiento simple, tal como la selección masal.

Cuando en el bosque se seleccionan árboles por su apariencia superior y sus semillas son colectadas para dar origen a un nuevo bosque, la ganancia genética será estimada como $R = Sh_2$. Sin embargo, si se hacen los arreglos que permitan que todos los árboles seleccionados sean polinizados sólo por padres igualmente seleccionados, la ganancia será el doble, esto es $R = 2 (Sh_2)$. Esto es un gran avance comparado con la selección masal simple y puede hacerse mediante la propagación vegetativa de los árboles seleccionados, los cuales se establecerán en un lugar aislado de modo que sólo se crucen entre ellos para producir semilla mejorada. Este paso, conocido como un huerto semillero clonal, puede ser aplicado en cualquier etapa del programa de mejoramiento, siempre que existan genotipos superiores disponibles.

Cuando se trata de producir semilla genéticamente mejorada, el huerto semillero clonal no siempre es ventajoso en relación al huerto semillero originado de semilla. Esto dependerá del tiempo requerido por las plantas para llegar a la madurez reproductiva o del tiempo requerido por los árboles para expresar las características de interés para la selección, y de facilidad para propagar vegetativamente la especie con que se está trabajando. Aún dentro de un mismo género como el Eucalyptus, la variación interespecífica de sus características es tan grande que cualquier generalización puede inducir a error.

Como una ayuda para determinar una mejor estrategia para la producción de semilla genéticamente mejorada, sería útil agrupar las especies en categorías tales como:

- A) Fáciles de propagar por estacas: *Eucalyptus grandis*, *E. pilularis*, *E. saligna*, *E. brassiana*, *E. microcorys*, *E. tereticornis*, *E. urophylla*, *E. resinifera*, *E. robusta*, *E. alba*, *E. torelliana*, *E. acmenioides*, *E. deglupta* y muchos híbridos (CAMPINHOS JR. e IKEMORI, 1986).
- B) Difíciles de propagar por estacas: *Eucalyptus citriodora*, *E. maculata*, *E. propinqua*, *E. cloeziana* (CAMPINHOS JR. e IKEMORI, 1986).
- C) Alcanzan la madurez reproductiva a temprana edad: *E. pellita*, *E. grandis*, *E. tereticornis*.
- D) Alcanzan la madurez reproductiva después de muchos años: *Eucalyptus nitens* (en Brasil), *E. smithii*, *E. dunnii*.
- E) Aún después de la madurez reproductiva el rendimiento en semillas es naturalmente bajo: *Eucalyptus dunnii*.

Las especies del grupo A serían las más convenientes ya que ofrecen la oportunidad de emplear plantas clonalmente propagadas tanto para el mejoramiento genético como para la plantación en gran escala: con las especies del grupo B se debería considerar la alternativa de huertos semilleros originados por semillas para producir la semilla mejorada. Lo ideal para este caso sería si ellos también calzan en el grupo C, formando un grupo BC. Sin embargo, si calzan en el grupo BD, sería interesante tratar otros métodos de propagación vegetativa de árboles superiores fisiológicamente maduros, ya sea a través de injertación, acodos o técnicas de micropropagación. En cada uno de estos métodos, sería necesario buscar y reproducir aquellos individuos que tengan la habilidad de ser propagados vegetativamente.

Las especies del grupo C tendrían la ventaja de alcanzar una edad reproductiva en pocos años, lo cual es excelente para desarrollar una estrategia de mejoramiento acelerado. En este caso la alternativa apropiada de mejoramiento es el huerto semillero originado por semilla, el cual es generalmente menos costoso que el huerto semillero clonal. Más aún, esta alternativa del huerto semillero originado de semillas está siempre una generación adelante en relación al huerto semillero clonal, y la ganancia combinada dada por la selección entre y dentro de las familias en la segunda generación, será mayor que la obtenida de una selección sólo entre familias dentro de la única generación que permite la alternativa del huerto semillero clonal.

Para las especies del grupo D se deberá emplear la propagación vegetativa de los árboles fisiológicamente maduros para poder lograr un mejoramiento genético, aun cuando se deban emplear métodos de alto costo. Una vez que se han obtenido cruzamientos altamente productivos éstos pueden ser reproducidos masivamente en huertos semilleros clonales.

El bajo rendimiento en semillas de las especies del grupo E podría poner algunos problemas dado que los individuos seleccionados pueden producir semilla en un monto insuficiente para el mejoramiento y prueba de sus características. Habría una gran limitación para el desarrollo del material genético mejorado si la propagación vegetativa en gran escala fuese también difícil.

Normalmente las especies de importancia económica caen en más de una de estas categorías, por lo tanto la elección de las estrategias para su mejoramiento genético y posterior propagación se complica aún más. Por ejemplo *Eucalyptus dunnii* calza en la combinación de los grupos B, D y E, por lo cual resulta muy difícil de manejar. Por otro lado *Eucalyptus grandis* y muchas otras especies caen en el grupo AC, con grandes ventajas sobre las otras categorías debido a la posibilidad de ser mejoradas en un esquema acelerado y de ser propagadas vegetativamente para capturar la variación genética total y así obtener la máxima ganancia genética a una escala operacional.

Los ensayos clonales son esenciales para seleccionar los genotipos de características superiores en plantaciones basadas en propagación vegetativa. Sin embargo, dependiendo de cómo se realicen los ensayos clonales y de cómo se propague el material genético seleccionado, otras fuentes de variación pueden interferir con la ganancia genética lograda. Uno es el efecto "C" (LIBBY y JUND, 1962) el cual conduce a diferentes comportamientos dentro de un mismo clon dependiendo de las características fisiológicas y morfológicas de la fuente de propágulos en el momento de realizar la reproducción clonal. La otra es la varianza competicional (SAKAI and MUKAIDE, 1967) según la cual los clones no sólo se comportarán de acuerdo a su genotipo y medio ambiente físico, sino que también de acuerdo a los genotipos con que ellos competirán por agua, nutrientes, luz y espacio. El arreglo ideal, con propósitos industriales, sería aquél que conduce a un mayor rendimiento de la suma total de todos los clones mezclados en un rodal que al de la suma de los rendimientos de cada uno de estos clones creciendo en rodales independientes. Este sería un caso de sobrecompensación, según lo descrito por SCHUTZ y BRIM (1967).

LA PROPAGACION VEGETATIVA PARA PLANTACIONES INDUSTRIALES

La plantación industrial con especies forestales propagadas vegetativamente ha sido una práctica común con especies fáciles de arraigar tales como *Populus spp.*, *Platanus spp.*, *Salix spp.*, *Cryptomeria japonica* y *Pinus radiata*. Más recientemente varias especies de Eucalyptus se han unido a este grupo, después de que se han depurado algunas técnicas para producir, en escala masiva, plantas a partir de estacas.

Para países que plantan Eucalyptus en gran escala, este procedimiento abre oportunidades para capturar la variación genética total y, al menos en teoría, para maximizar la ganancia genética mediante la multiplicación, en bosques muy homogéneos, de genotipos altamente productivos. Ejemplos de operaciones exitosas en esta línea de trabajo se encuentran en Brasil. En rodales de 6 a 7 años la producción en volumen aumentó, en promedio, de 33 m³/ha/año a 70 m³/ha/año con el empleo de propagación vegetativa (ZOBEL et al., 1987). Los mismos autores sostienen que un rendimiento promedio de 100 m³/ha/año puede ser una realidad dentro de poco, dado que algunos clones ya han alcanzado este nivel de productividad.

Este notable logro, sin embargo, no está falto de riesgos. Un bosque monoclonal es lo que típicamente representa un monocultivo, con todas sus ventajas y desventajas. Un rodal altamente productivo se puede obtener propagando vegetativamente el clon de mayor rendimiento debido a la falta de otra variación genética que afecta esta característica. Sin embargo, por la misma razón, éste será altamente vulnerable a pérdidas masivas debido a insectos, enfermedades u otros cambios adversos en el medio ambiente. Las pérdidas potenciales son mayores en las especies forestales debido al largo período de rotación.

Al tener una diversidad genética mayor (rodal multiclonal o producido por plantas de semilla) la población estará mejor protegida en contra de los cambios adversos del medio ambiente, pero el valor medio en sus características de importancia económica será menor. Por lo tanto, las decisiones de invertir en bosques clonales debe ser tomada después de un cuidadoso análisis de los beneficios potenciales y de los riesgos involucrados.

Además, desde el punto de vista económico se debe considerar que no solamente las especies varían en su capacidad para arraigar a partir de estacas, sino que también existen grandes diferencias clonales dentro de una misma especie. Muchas veces los individuos de mayor rendimiento no pueden ser propagados en forma eficiente (beneficio menor que el máximo). El costo de las plantas producidas de estaca también varía ampliamente y en todo caso es mucho mayor que el costo de la planta de semilla. Información tomada de una operación a gran escala para la

producción de pulpa en el Estado de Sao Paulo (Junio, 1988), indicó que la planta normal producida en tubos, costaba Cz\$ 1,02 por unidad y aquella producida en bolsa plástica costaba Cz\$ 2,38, en comparación con Cz\$ 10,00 por planta producida en estaca (BALLONI, Comunicación Personal). Obviamente, si las condiciones del medio ambiente son favorables para la propagación vegetativa como lo es en la costa Este de Brasil, el costo de las plantas de estacas disminuirá y llegará a ser más competitivo con las plantas normales.

Desde una perspectiva técnica, para evaluar las ventajas de una operación clonal en la creación de un bosque, deben ser ponderado una serie de factores. Las estaquillas arraigadas normalmente producen sistemas radiculares superficiales, desbalanceados y sin raíz pivotante. Esto no será un problema si las propiedades físicas del suelo son favorables y si el área no es afectada por fuertes vientos. Sin embargo, en sitios con suelos arenosos expuestos a fuertes vientos, los árboles de Eucalyptus multiplicados por estacas, son más vulnerables a la caída por viento. Las diferencias entre clones respecto a esto también son notables. Ensayos clonales con estacas arraigadas muestran que algunas parcelas tienen un alto porcentaje de árboles botados por el viento, mientras que otras parecen resistir bien. Si el clon de mayor rendimiento resulta ser susceptible al viento y ha sido plantado en un área amplia y como una población monoclonal, las pérdidas debido a este factor podrían ser desastrosas.

El sistema radicular poco profundo de los eucaliptos producidos por estacas, también impone otros problemas serios en regiones con precipitaciones estacionales, como en el Centro, el Noreste y el Sureste de Brasil. Donde exista un largo período seco, los árboles con un sistema radicular muy poco profundo, son altamente susceptibles a la sequía, especialmente en suelos arenosos, donde la capacidad de retención de agua es muy baja.

Por lo tanto, en este estado de desarrollo del conocimiento la presencia de períodos secos, de vientos fuertes y la presencia de suelos arenosos en el área que va a ser plantada, son factores de riesgo importantes, que deben ser tomados en consideración antes de aventurarse en la creación de bosques clonales. Otros factores que no deben ser ignorados son la susceptibilidad a patógenos existentes, a insectos y otras limitaciones físicas o químicas que pueda tener el suelo.

ESTRATEGIAS DE MEJORAMIENTO PARA LA PROPAGACION VEGETATIVA

La ganancia genética obtenida al capturar la variación genética total en operaciones clonales es la mayor posible para un clon dado, debido a que no existe otra variación genética que pueda ser explorada. Este es el equivalente a decir que la operación clonal es el final del proceso de mejoramiento genético. Sin embargo, la búsqueda de materia prima de mejor calidad y de mayor rendimiento debe continuar, ya que los sistemas de producción deben evolucionar y ajustarse a los cambios, tanto en el medio ambiente en que los árboles serán plantados como en las características de la materia prima que los futuros mercados puedan requerir.

Aún después de un par de generaciones de mejoramiento genético en Eucalipto, aún existe una gran variación genética para ser explorada en las mismas poblaciones sometidas a mejoramiento. Con el fin de abastecer al sector industrial con un material progresivamente mejorado, es fundamental tener un programa de mejoramiento que vaya en dos direcciones: una destinada a mantener la base genética de la población lo suficientemente amplia para que los ciclos de cruzamiento puedan continuar por muchas generaciones dentro de un nivel aceptable de consanguinidad; la otra, debe estar dirigida hacia la exploración de la máxima ganancia genética, sin importar cuánto aumente el nivel de consanguinidad.

El método usual aplicado al mejoramiento genético forestal es la selección de individuos superiores de los que se espera que sus descendientes tendrán mejores rendimientos que aquellos obtenidos de semilla normal sin selección. En este caso, la característica por la cual se seleccione

el árbol debe estar controlada por un monto substancial de varianza genética aditiva y solamente los árboles madres con gran habilidad combinatoria deberán ser considerados como fuente de semilla.

Mientras exista varianza genética aditiva los cruzamientos entre padres superiores tienden a producir una descendencia superior. Esto también es verdad cuando se busca un rendimiento superior al producir híbridos interespecíficos. Las ganancias genéticas serán mayores si los árboles a cruzar son individuos genéticamente superiores, dentro de sus respectivas especies.

Sin embargo, esta ganancia esperada no siempre se logra dentro de los Eucaliptos y tal vez con la mayoría de las especies forestales, debido a que un monto importante de varianza no aditiva está presente. Existen casos en que árboles padres de mala calidad producen una descendencia sobresaliente y viceversa (VAN WYK, 1985).

Por lo tanto, la selección y estrategia tradicional, acompañados de evaluaciones de los cruzamientos individuales, deben realizarse continuamente para generar recombinaciones superiores para la propagación vegetativa. También las técnicas de selección temprana deben ser perfeccionadas, con el fin de acortar el intervalo entre generaciones. Parte de la eficiencia puede perderse cuando las selecciones se hacen muy tempranamente, pero aun si pueden obtenerse ganancias genéticas modestas en cada generación, la ganancia genética final por unidad de tiempo será de importancia.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

1. CAMPHINHOS, Jr. E. & IKEMORY, Y.K. Cloning *Eucalyptus* spp.. s.n.t. 5 pp.
2. LIBBY, W.J. & JUND, E. Variance associated with cloning. *Heredity*, 17(4): 533-40, 1962.
3. SAKAI, K. & MUKAIDE, H. Estimation of Genetic, Environmental and Competitive Variances in Standing Forests. *Silvae Genetica*, 16 (5-6): 149-192, 1967.
4. SCHUTZ, W.M. & BRIM, C.A. Intergenotypic Competition in Soybeans. I Evaluation of Effects and Proposes Field Plot Design. *Crop sci.*, 7: 371-6, 1967.
5. VAN WYK, G. Tree Breeding in Support of Vegetative Propagation of *Eucalyptus grandis* (Hill) Maiden. (Paper presented at the tenth regular meeting of the SARCCUS Standing Committee for Forestry. Sabie River Bungalows, 21-24 May, 1985).
6. ZOBEL, B.J.; VAN WYK, G. & STAHL, P. Growing Exotic Forests. New York, John Wiley & Sons. 508 p. 1987.