

**Serie Técnica**  
**Manual Técnico No. 14**

INSTITUTO COSTARRICENSE  
DE INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS  
16 OCT 1995  
RECIBIDO  
CENTRO DE INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS

**MEJORAMIENTO FORESTAL Y  
CONSERVACION DE RECURSOS  
GENETICOS FORESTALES**

**Tomo I**

**Compilado y Editado por:**  
**Luis Fernando Jara N.**

**Danida Forest Seed Centre**  
**Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza - CATIE**  
**Programa Manejo Integrado de Recursos Naturales - MIREN**  
**Proyecto de Semillas Forestales - PROSEFOR**

**Turrialba, Costa Rica, 1995**

**CONTENIDO GENERAL**

|   | <b>PAGINA</b> |
|---|---------------|
| <b>1- Prefacio</b>  |               |
| <b>2- La variación natural como base para el mejoramiento genético forestal.</b>                                  | <b>1</b>      |
| <b>Nota de Clase No. A.3</b>  |               |
| <b>R.L. Willan, K.Olesen y H.Barner</b>   |               |
| <b>3- Introducción al mejoramiento genético forestal.</b>   | <b>19</b>     |
| <b>Nota de Clase No. D.1</b>  |               |
| <b>H.Barner, B.Ditlevsen y K.Olesen</b>   |               |
| <b>4- Introducción a la genética forestal.</b>  | <b>43</b>     |
| <b>Nota de Clase No. D.2</b>  |               |
| <b>H. Wellendorf y B. Ditlevsen</b>   |               |
| <b>5- Mejoramiento forestal a nivel de especies y procedencias.</b>   | <b>57</b>     |
| <b>Nota de Clase No. D.3</b>  |               |
| <b>A. P., Pedersen; K. Olesen y L. Graudal</b>  |               |
| <b>6- Mejoramiento forestal a nivel de familia y de individuo.</b>  | <b>75</b>     |
| <b>Nota de Clase No. D.4</b>  |               |
| <b>H. Roulund y K. Olesen</b>   |               |
| <b>7- Prácticas para experimentos de un programa de mejoramiento forestal.</b>                                    | <b>95</b>     |
| <b>Nota de Clase No. D.5</b>  |               |
| <b>H. Keiding</b>   |               |
| <b>8- Introducción a los principios de diseño y evaluación de experimentos de mejoramiento genético forestal.</b> | <b>117</b>    |
| <b>Nota de Clase No. D.6</b>  |               |
| <b>L. Graudal</b>   |               |

## **PREFACIO**

Este segundo documento relacionado con el mejoramiento genético y la conservación de recursos forestales, constituye una parte de las actividades del Proyecto Semillas Forestales (**PROSEFOR**) del **CATIE**, de su componente de divulgación y disseminación de información técnica. Está orientado principalmente a silvicultores y productores forestales de la región de Centro América y República Dominicana y versa sobre los conceptos y principios básicos y elementales del mejoramiento forestal y sobre algunas técnicas y prácticas de conservación de recursos genéticos forestales.

El libro presentado en dos volúmenes, es el resultado de la traducción y edición de trece notas de clase (Lecture Notes) y una nota técnica (Technical Note) del Centro de Semillas Forestales del Danida (**Danida Forest Seed Centre**), del Ministerio de Relaciones Exteriores del Gobierno de Dinamarca, la cual se realizó con la aprobación de la Dirección del mencionado Centro.

Las catorce notas de clase fueron agrupadas en dos temas principales: mejoramiento forestal y la conservación de recursos genéticos forestales, con base en temas similares de todo el material editado por el Centro de Semillas Forestales del Danida hasta octubre de 1994. Lo anterior, con el fin de que el lector tenga la oportunidad de revisar y consultar el tema en un sólo documento. Cada nota de clase se presenta en forma separada dando los créditos correspondientes a los autores y al Danida.

El 95% del material es fiel traducción de los documentos originales; la nota de clase A-2 y la nota técnica 36 se fusionaron en una sola, por ser temas muy similares y presentados por el mismo autor. En algunos capítulos y apartes se incluyeron ejemplos e información sobre especies del trópico americano. La traducción general fue realizada por el Ingeniero Forestal Eugenio Corea. La edición técnica estuvo a cargo del Ingeniero Luis Fernando Jara del PROSEFOR-CATIE, los dibujos y gráficos por Sulay Fumero y el levantamiento de textos y la edición final a cargo de Luis Fernando Jara, Julio López y Edith Garita del PROSEFOR - CATIE.

Se desea expresar especial agradecimiento al Centro de Semillas Forestales del Danida, por permitir la traducción y edición de este material, el cual será distribuido y divulgado preferencialmente a los países de la región de habla hispana.

**Luis Fernando Jara**  
**Editor Técnico**

**LA VARIACION NATURAL COMO BASE DEL MEJORAMIENTO  
GENETICO FORESTAL**

**(Natural variation as a basis for tree improvement)**

**NOTA DE CLASE No. A.3**

**Recopilado por  
R.L.Willan, K.Olesen y H.Barner**

**Humblebaek, Dinamarca. Abril 1993**

**CONTENIDO**

|  | <b>PAGINA</b> |
|--|---------------|
| <b>1. INTRODUCCION</b>                       | <b>3</b>      |
| <b>2. FUENTES DE VARIACION</b>               | <b>3</b>      |
| <b>3. EL MECANISMO DE LA HERENCIA</b>        | <b>5</b>      |
| 3.1 Mitosis                                  |               |
| 3.2 Meiosis                                  |               |
| 3.3 Fertilización y desarrollo de la semilla |               |
| 3.4 Exogamia y endogamia                     |               |
| <b>4. EVOLUCION</b>                          | <b>10</b>     |
| 4.1 Mutación                                 |               |
| 4.2 Migración                                |               |
| 4.3 Introgresión o hibridación               |               |
| 4.4 Selección natural                        |               |
| <b>5. MEJORAMIENTO GENETICO FORESTAL</b>     | <b>15</b>     |
| <b>6. LITERATURA SELECCIONADA</b>            | <b>17</b>     |

## 1. INTRODUCCION

La extraordinaria diversidad que existe de plantas y animales ha sido causa de asombro para la humanidad desde la antigüedad. Aunque existe una variedad casi infinita de formas, algunos grupos de plantas se parecen más entre sí que a otros grupos. El hombre ha tratado por mucho tiempo de agrupar a los seres vivos en especies similares, con el fin de entender mejor la complejidad de la naturaleza. Esta clasificación la realizan los taxónomos.

Un nivel de clasificación, reconocido desde los tiempos de Lineo, es la especie. Una especie es un grupo de plantas o animales que se pueden cruzar entre sí y producir una descendencia que se asemeja a los padres y que normalmente no se cruza con otras especies. Las especies se agrupan en categorías taxonómicas mayores (géneros, familias, órdenes) y se pueden subdividir en categorías más pequeñas (subespecies, variedades, razas).

Después de reconocer y clasificar la variación, el próximo paso es tratar de explicar las causas o fuentes de dicha variación.

## 2. FUENTES DE VARIACION

La variación entre seres vivos tiene tres causas principales:

1. Diferencias en el desarrollo (edad).
2. Diferencias ambientales.
3. Diferencias genéticas.

**Primera causa:** La mayoría de los seres vivos aumentan su tamaño con la edad. Esto es particularmente evidente en los árboles, los cuales se inician como semilla de pocos gramos y crecen hasta convertirse en una masa de muchas toneladas. Cuando se considera la variación causada por las otras dos fuentes, se deben comparar árboles de la misma edad. Las clasificaciones taxonómicas como género, especie, etc, se basan casi siempre en individuos adultos.

**Segunda causa:** La variación ambiental es también evidente en casos simples. Todos hemos visto árboles torcidos o deformados por el viento o que se mantienen como arbustos por el constante pastoreo de animales. Es evidente que un árbol en estas condiciones no representa al potencial de desarrollo que la especie puede dar en un ambiente favorable y con suficiente tiempo. En alguna medida, la variación ambiental se puede controlar a través de prácticas silvícolas, tales como la poda.

**Tercera causa:** En muchas especies los individuos se pueden reproducir sin cruzarse con otros de la misma especie (reproducción asexual). En este caso, el nuevo individuo se produce a partir de alguna parte del progenitor. Los individuos producidos a partir del mismo progenitor son genéticamente idénticos entre sí y tienen el mismo genotipo del progenitor. De esta manera, cualquier diferencia entre individuos se debe a diferencias ambientales o de edad.

Otras especies necesitan el cruce de dos individuos (macho y hembra) para poder reproducirse (reproducción sexual). En este caso los descendientes generalmente no son genéticamente idénticos entre sí y son diferentes a los padres. Estas diferencias son las que se conocen como variación genética.

La variación genética (dentro de la especie), es suficientemente pequeña como para poder reconocer los descendientes de la misma especie de los progenitores, y suficientemente grande como para poder distinguir entre individuos de la misma especie. Así, por variación genética se entiende la variación asociada dentro de determinadas especies (cerdos blancos o negros; pinos rectos o torcidos) y que se transmite de generación a generación. En este sentido, se habla de variación heredable.

Aunque es conveniente considerar las tres fuentes de variación en forma separada, en la naturaleza actúan simultáneamente, a menudo en interacciones extremadamente complicadas. Un estudio de la variación en rodales naturales o plantaciones en los cuales se desconoce el parentesco entre árboles no puede establecer conclusiones acerca del control genético de las características estudiadas. Todo lo que se puede ver y medir es el fenotipo de los árboles. No es posible evaluar cual proporción de las diferencias entre árboles, rodales o procedencias se debe a diferencias genéticas, ambientales o de desarrollo, sin establecer realmente experimentos genéticos (Zobel y Talbert, 1984). En ensayos comparativos los tratamientos (especies, procedencias o progenies) se plantan todos al mismo tiempo, para eliminar las diferencias en edad. De esta manera quedan como fuentes de variación el ambiente y el genotipo, los cuales conjuntamente determinan los atributos de los árboles que se comparan. La fórmula que expresa este fenómeno es:

$$F = G + A$$

$$\text{Fenotipo} = \text{Genotipo} + \text{Ambiente}$$

lo que vemos = composición genética + efectos del ambiente

Para mayores detalles vea los documentos sobre mejoramiento forestal de esta serie.

Aunque los experimentos bien diseñados (repeticiones, aleatorización, selección cuidadosa del sitio) pueden reducir el efecto del ambiente, no es posible eliminarlo completamente.

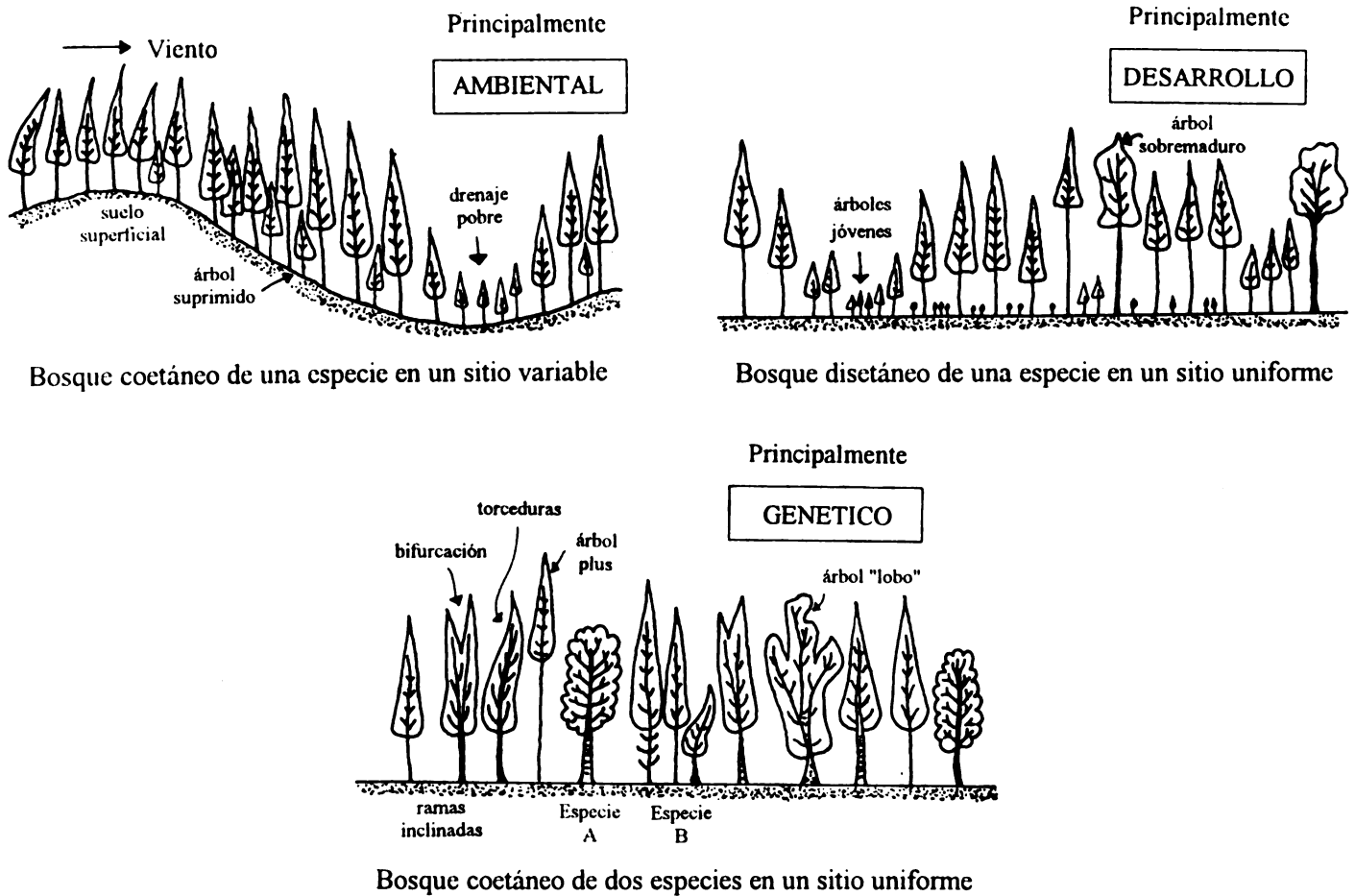


Figura 1. Fuentes de variación

### 3. EL MECANISMO DE LA HERENCIA

Los árboles están compuestos de células, algunas vivas otras muertas. Cada célula viva está compuesta por una pared celular externa, un fluido llamado citoplasma y un núcleo rodeado por el citoplasma. Entre otras cosas, el núcleo contiene los cromosomas, los cuales parecen estructuras similares a salchichas, durante la división celular (Figura 2).



Los cromosomas son los que transmiten casi toda la información genética de una generación de células a la siguiente. Los cromosomas están compuestos de ADN y proteínas. El ADN es el material genético activo y consiste de una molécula muy larga compuesta por dos cadenas helicoidales. La capacidad para duplicarse a sí mismo es una de las características del ADN que permite a los cromosomas transmitir información genética de una generación de células a la siguiente.

Desde el punto de vista funcional, un gen se puede definir como la parte de un cromosoma responsable del desarrollo de un carácter particular en un organismo. Usando esta definición simplificada, se puede hablar de genes que determinan la velocidad de crecimiento, resistencia a sequías, etc. De esta forma, se puede considerar al gen como la unidad básica que se transmite de una generación (de células, árboles, etc) a la siguiente (Wright 1976).



Figura 2. Aspecto de los 46 cromosomas de la especie humana durante la mitosis (x 2000)

### 3.1 Mitosis

Las células de la mayoría de las partes de un árbol contienen dos juegos homólogos de cromosomas. El tipo de división celular que ocurre en el cambium, las yemas de las raíces, los primordios foliares, etc., para producir madera, hojas, etc., es denominada "mitosis".

En la mitosis, los cromosomas se ordenan y se reúnen en el centro de la célula madre (Figura 3). Cada cromosoma se divide longitudinalmente para formar dos nuevos cromosomas idénticos. Un par de cromosomas migra hacia un extremo de la

célula y el otro par al extremo opuesto. Se forma una nueva pared celular en el centro y se completan las dos células hijas. Cada célula hija tiene un genotipo idéntico al de la célula madre, a menos que ocurran mutaciones durante el proceso de división celular. De esta manera, todas las células vegetativas de un árbol tienen genotipos similares. Para una especie dada, el número de cromosomas en las células vegetativas es constante. Por ejemplo, en la mosca de la fruta (*Drosophyla*) el número de cromosomas es 8 (4 pares), 24 cromosomas (12 pares) en *Pinus* y *Fagus* y 48 cromosomas (24 pares) en el hombre (*Homo sapiens*).

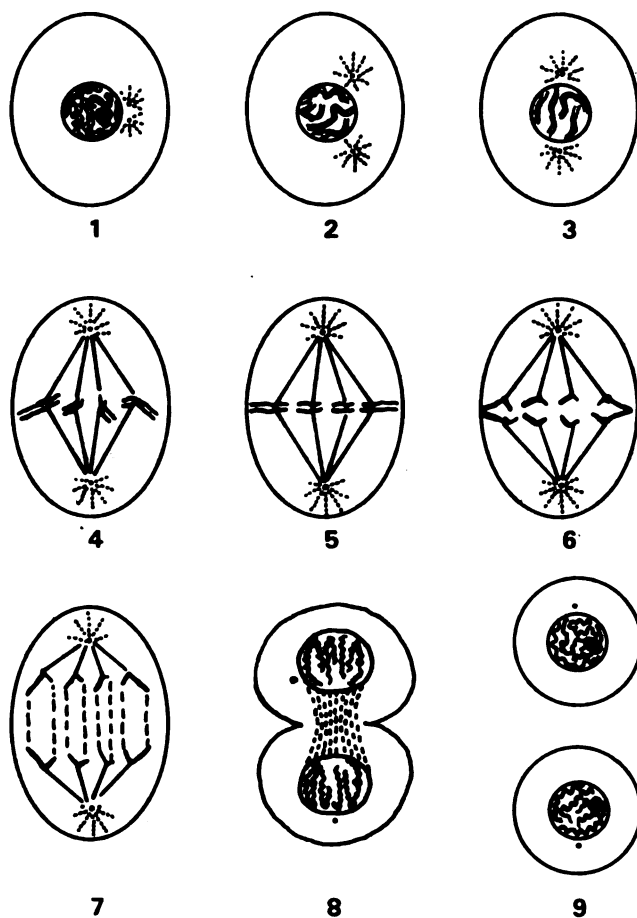


Figura 3. Representación esquemática de la mitosis.

Para efectos de claridad, sólo se muestran dos pares de cromosomas homólogos en las células. En los pasos 1-3 se muestra la fase inicial de la mitosis en la que los cromosomas se contraen. En los pasos 4-5, los cromosomas, ya casi completamente divididos longitudinalmente, se reúnen en el "ecuador" de la célula.

En los pasos 6-7, los cromosomas "hermanos" homólogos migran hacia los polos opuestos de la célula. Pasos 8-9, se completa la mitosis, incluyendo la división del citoplasma.

### 3.2 Meiosis

Durante la floración ocurre un tipo especial de división celular llamado "meiosis" (Figura 4). Esta es una división de reducción porque el número de cromosomas que se encuentra en los gametos (polen, óvulos) es exactamente la mitad del que existe en las células vegetativas. Cada gameto tiene un juego completo de cromosomas en comparación con los dos juegos que tienen las células vegetativas.

Convencionalmente se usa el símbolo "n" para designar el número de cromosomas que tiene un juego individual. En la mayoría de las especies los gametos tienen 1n cromosomas y las células vegetativas 2n. Así, por ejemplo, para *Pinus*  $n$  (o  $1n$ ) = 12,  $2n$  = 24.

Durante la meiosis los dos juegos de cromosomas homólogos se reúnen en el centro de la célula madre y los miembros de un juego se juntan en pares con sus homólogos del otro juego. Un cromosoma de cada par migra hacia uno de los extremos de la célula madre y su homólogo migra hacia el extremo opuesto. Se forma una nueva pared celular en el centro y se originan dos células hijas (gametos), donde cada una tiene sólo la mitad del número original de cromosomas.

La segunda división meiótica (Figura 4) es similar a la mitosis en donde los cromosomas se dividen y los dos juegos se separan para formar dos células nuevas sin que ocurran cambios en el genotipo.

Como en la Figura 3, en la Figura 4 sólo se muestran dos pares de cromosomas homólogos. Paso 1: dos pares de cromosomas representan el conjunto completo en una célula. Pasos 2-4: fase inicial de la meiosis donde se juntan en pares los cromosomas homólogos. Paso 5: primera división meiótica, durante la cual los pares homólogos se separan y migran, cada uno a su respectivo polo en la célula. Paso 6: se presentan los cromosomas de las dos células hijas creados en la primera división meiótica. Paso 7: la segunda división meiótica durante la cual los cromosomas se dividen en dos mitades y estas se separan. Paso 8: el resultado final del proceso meiótico: cuatro células cada una con la mitad del número de cromosomas de la célula original (1).

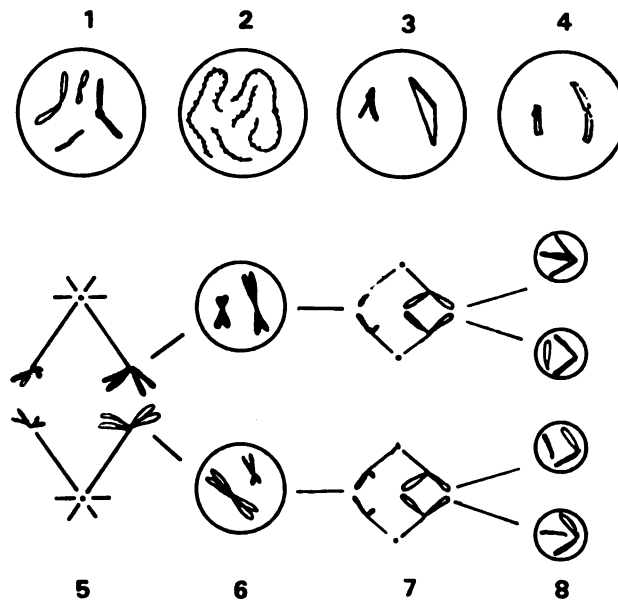


Figura 4. Representación esquemática de la meiosis.

Mientras los cromosomas homólogos se juntan en pares, se produce "entrecruzamiento". Esto ocurre como resultado de una ruptura simultánea en exactamente el mismo *locus* en ambos cromosomas, con un subsiguiente reencuentro, de tal forma que los cromosomas intercambian segmentos. (Asumiendo que la secuencia original para el par de cromosomas es ABCDEFGH/abcdeFGH y que el entrecruzamiento ocurre entre los locus D y E, la nueva secuencia de los dos cromosomas es ABCDEfgh/abcdeFGH).

Si se considera un pino con  $n = 12$  ( $2n = 24$ ) cromosomas y que los 24 cromosomas de una célula madre se derivaron de padres A y B, de manera que podría designárseles como A 1-12 y B 1-12. Después de juntarse en pares y de entrecruzarse, los cromosomas se segregan independientemente hacia los dos extremos de la célula madre. Los cromosomas A1 y B1 deben migrar hacia extremos opuestos, pero esto no determina la dirección en que migrarán los cromosomas A2 y B2, A3 y B3, etc. La célula hija que recibe A1 puede recibir A2 o B2, A3 o B3, etc. También se debe recordar que los entrecruzamientos ocurren en forma independiente entre cada par de cromosomas homólogos y que no hay dos cromosomas homólogos que vayan a tener los mismos genes. De esta forma, se puede observar que dos gametos producidos por el mismo árbol no tienen exactamente el mismo genotipo. Solamente los genes muy ligados se pueden segregar juntos.

### 3.3 Fertilización y desarrollo de la semilla

Un aspecto esencial de la fertilización es la concurrencia de un gameto masculino y un gameto femenino para producir huevos fertilizados (cigotos). Estos se dividen posteriormente por medio de mitosis para producir un embrión, el cual se desarrolla en una semilla que, a su vez, se desarrolla en un árbol. Durante la fertilización, los cromosomas del gameto masculino entran en el núcleo del gameto femenino (óvulo) y se mezclan con los cromosomas de este. Puesto que los citoplasmas de ambos gametos no se mezclan, el citoplasma del cigoto se deriva sólo de progenitor femenino.

La meiosis y la fertilización, en conjunto, son los mecanismos por los cuales la variabilidad genética de un árbol se puede segregar y recombinar para producir descendientes que son diferentes de sus progenitores.

### 3.4 Exogamia y endogamia

La cantidad de variación genética de un individuo es influenciada en la medida en que la especie sea naturalmente exógama o endógama. Las especies exógamas presentan barreras biológicas que actúan contra la autofertilización o la fertilización entre parientes cercanos. De esta manera, se favorece el apareamiento entre individuos no emparentados o que sólo tienen un parentesco lejano. Las especies endógamas no tienen dichas barreras. Algunos cultivos agrícolas, como el trigo, son naturalmente autógamas y, a través de muchas generaciones de selección, los agrónomos han desarrollado un cierto número de "líneas puras" en las cuales los descendientes se parecen a los progenitores casi tanto como si la reproducción fuera asexual. Muchos árboles forestales son marcadamente exógamos, lo que explica la riqueza de su variación. Sin embargo, algunos, como la *Leucaena*, son autocompatibles. Se presume que otras especies del bosque tropical (que presentan una distribución dispersa de los individuos) también lo sean, debido al aislamiento que presentan los árboles con respecto a otros de la misma especie. También es probable que se presente algún grado de endogamia entre especies fuertemente exógamas y viceversa.

## 4. EVOLUCION

Durante siglos, muchos científicos han venido preguntándose acerca de las posibles causas de la variación y muchos han considerado algún tipo de evolución.

A mediados del siglo diecinueve, Charles Darwin y su colega Henry Wallace presentaron la teoría de que si las pequeñas diferencias entre los progenitores y sus descendientes ocurren en forma continua durante decenas de miles de generaciones y millones de años, podrían dar origen a la increíble variedad de plantas y animales que existe actualmente. Su libro, "El origen de la especies" se publicó por primera vez en 1859. Sus principales puntos se resumen a continuación:

1. Las plantas y los animales varían.

Darwin estaba consciente de la variación que presentan las especies domesticadas y su viaje en el "Beagle" lo convenció de que dicha variación ocurre con igual frecuencia en la naturaleza. El reconoció dos clases de variación: las mutaciones que originan variantes raras y muy diferentes, y la "variación fluctuante" que consiste en pequeñas variantes continuas alrededor de un promedio. El encontró que este último tipo de variación es universal y la consideró la forma más importante para la ocurrencia de evolución por selección.

2. Existen controles naturales al crecimiento de las poblaciones.

Considerando la fecundidad de los organismos, el número de individuos aumentaría en forma geométrica, a menos que existan controles naturales.

3. Sólo aquellos individuos que presentan alguna ventaja inherente contra los controles sobreviven.

Otros miembros de la población mueren.

4. Los individuos que sobreviven pueden transmitir su ventaja a alguna proporción de sus descendientes.

La ventaja no se transmite a toda la descendencia en el mismo grado debido a que existe variación.

5. La selección continúa durante miles de generaciones sucesivas ampliando la ventaja.

Hasta que, en un ambiente, se alcance un valor óptimo.

6. Cuando el ambiente es cambiante, nuevas características se vuelven ventajosas y las nuevas variantes reemplazan a las originales.

Si se considera un período largo se encontrará que los ambientes nunca son constantes.

El salto vital de pensamiento que dieron Darwin y Wallace fue reconocer la existencia de sobrevivencia diferencial y que esta debe tener un efecto selectivo. Posteriormente, Spencer enunció estos conceptos como "Sobrevivencia del más apto" y "Selección natural".

Se debe entender como funciona realmente la selección. Existen dos hechos de vital importancia para la comprensión de la selección en el sentido genético: (1) La expresión "sobrevivencia del más apto" se debe entender cuidadosa y correctamente. Esta fue usada en forma práctica por Darwin para referirse a "la capacidad diferencial para dejar descendencia". La aptitud se define como el valor de sobrevivencia y la capacidad reproductiva de un genotipo dado; (2) Las características adquiridas no se heredan. Una jirafa que agrega un centímetro a su cuello como consecuencia de estirarlo para obtener alimento de los árboles, no transmite la longitud extra a su descendencia, de la misma manera que una mujer morena, que continuamente se tiñe el pelo, no va a producir hijos rubios (Buijtenen *et al.*, 1971).

Los principales procesos evolucionarios que operan en los bosques son:

Mutación  
Migración  
Introgresión  
Selección natural

Los tres primeros tienen que ver con la creación de la variación. La mutación es la fuerza creativa básica y las otras dos sirven para distribuir y mezclar esta variación. Por otra parte, la selección natural es la fuerza que decide cuales variantes sobreviven y transfieren su variación a las generaciones siguientes.

#### 4.1 Mutación

Durante la meiosis, la segregación y el entrecruzamiento de los cromosomas resultan gametos con diferentes combinaciones de genes. Sin embargo, los genes individuales no son alterados en estos procesos.

Los cambios heredables que ocurren en los genes individuales se conocen como mutaciones genéticas. Estas pueden ocurrir en células vegetativas durante el desarrollo de la mitosis. En este caso, la mutación afecta sólo áreas locales donde se desarrollan grupos de células mutantes. Cuando ocurren en células reproductivas, las mutaciones se transmiten a la descendencia y, por tanto, a las generaciones siguientes.

La probabilidad de que un determinado gen mute se ha estimado entre 1:10.000 a 1:100.000 divisiones individuales de genes. Sin embargo, las

mutaciones ocurren con frecuencia, tanto en la fase reproductiva como de crecimiento vegetativo. Esto se debe a que existen muchos genes en una célula, muchas células en un árbol y se producen muchos gametos durante la floración. Los hechos más significativos de las mutaciones son:

1. La mayoría de las mutaciones son perjudiciales.
2. La mayoría de las mutaciones son recesivas. Mientras que los genes perjudiciales dominantes son eliminados rápidamente por selección natural, los recesivos persisten por generaciones.
3. Las mutaciones benéficas ocurren muy raramente. (Fischer estima que ocurre sólo una en 1000 generaciones). Sin embargo, durante millones de años, estas mutaciones han creado la enorme variación natural existente.
4. Las mutaciones son de especial importancia en ambientes en constante cambio. Por ejemplo, un gen mutante recesivo que incrementa la resistencia a sequías no tiene ningún valor en el bosque tropical lluvioso, pero confiere una mayor probabilidad de sobrevivir si el clima se vuelve más seco.

## 4.2 Migración

Migración es el movimiento de los genes por medio de polen, semillas o plantas de una población (emigración) a otra población (inmigración) de la misma especie.

Dos poblaciones de árboles pueden estar situadas en hábitats muy diferentes. A través de varias generaciones, la selección natural tiende a diferenciar la composición genética de ambas poblaciones, de tal manera que cada una está compuesta por los genotipos mejor adaptados a las condiciones de su ambiente particular. Sin embargo, si existe migración entre ambas poblaciones, las frecuencias génicas tenderán a uniformizarse, disminuyendo las diferencias entre poblaciones. De esta manera, la migración tiene un efecto opuesto a la selección natural.

Los medios más importantes para la migración genética en especies forestales son la dispersión de polen por viento o insectos y la diseminación de semillas por viento, agua o animales. El patrón y la velocidad de migración dependen de la distancia y dirección de la dispersión del polen y las semillas, lo que depende de la especie y de la población. Por ejemplo, los álamos y otras especies de latifoliadas que crecen cerca de ríos y quebradas tienden a migrar en una dirección en franjas estrechas a lo largo de los cauces. Esto se debe a que sus semillas flotan en el agua, lo que ocasiona un considerable flujo de genes corriente abajo. Este hecho tiene importantes consecuencias prácticas. Por ejemplo, en este caso es muy posible que las fuentes de semilla o procedencias se comporten mejor en sitios corriente arriba que en el sitio donde crecen en el presente. Esto se debe a que los genes,



"adaptados" para sitios río arriba, fluyen corriente abajo más rápido de lo que la selección natural los puede eliminar. Efectos similares ocurren cuando el polen es dispersado por el viento en una dirección constante durante la estación de producción de polen.

La migración, en el sentido antes señalado, se refiere al flujo de genes de una población a otra de la misma especie. En un sentido más general, los genes migran también cuando una especie reemplaza a otra, por ejemplo, cuando el bosque coloniza pastizales o las plantas trepadoras invaden áreas donde se ha talado el bosque.

### **4.3 Introgresión o Hibridación**

La introgresión es la incorporación de genes de una especie en otra especie a través de un proceso de hibridación continuo. En este sentido, la introgresión es similar a la migración, con la salvedad de que ocurre entre especies.

Normalmente, existen ciertas barreras que evitan el cruce entre especies forestales. Estas barreras pueden ser, por ejemplo, la incompatibilidad del polen de una especie con las flores femeninas de otra especie, la esterilidad de los híbridos o diferencias en la fecha de floración. En ocasiones, estas barreras reproductivas son parciales y ocasionalmente se producen híbridos. Si estos híbridos producen descendencia viable con una o ambas especies originales, entonces los genes de una especie pueden pasar a la otra. Este flujo genético puede ser en ambos sentidos o predominantemente en una sola dirección.

### **4.4 Selección natural**

La selección natural es una fuerza evolutiva muy importante que generalmente reduce la variabilidad (genética) de una población en un ambiente dado. Esta fuerza tiene un efecto direccional en la composición genética de los árboles de una población, debido a que determina cuáles árboles crecen y se reproducen y cuáles no. La selección natural favorece a los más adaptados, es decir, a aquellos árboles con los genotipos más adecuados para crecer y reproducirse en un ambiente determinado (Zobel y Talbert, 1984). Dentro de ese ambiente se tiende a preservar e incrementar la proporción de los genotipos más adaptados. Cuando una especie crece en una gran variedad de ambientes, la selección natural favorece el desarrollo de diferentes genotipos adaptados a los distintos ambientes. De esta manera, se tiende a reducir la variabilidad genética dentro de las poblaciones pero se incrementan las diferencias genéticas entre ellas, aumentando así la variación total dentro de la especie.

Frecuentemente resulta difícil evaluar el efecto de la selección debido a que muchos otros factores determinan cuales árboles son los más aptos para crecer y reproducirse. Cada característica relacionada con la aptitud del individuo tiene su propio valor selectivo y la adaptación creada por un factor puede afectar positiva o negativamente a los otros. Además, la migración reduce el efecto de la selección natural.

La selección natural es una fuerza que modela las poblaciones altamente variables. Los individuos más prolíficos contribuyen en mayor proporción a la siguiente generación, pero la adaptación al ambiente local determina cuales individuos de la nueva generación sobrevivirán para reproducirse. A menudo el éxito depende de la efectividad para competir por recursos, tales como luz, agua y nutrientes. Como resultado de la selección se desarrollan razas geográficas adaptadas a sus respectivos ambientes.

## **5. MEJORAMIENTO GENETICO FORESTAL**

El conocimiento de las causas naturales de la variación y la evolución es la base esencial para poder usar dicha variación en beneficio del ser humano. Las leyes de Mendel (Wellendorf y Ditlevsen, 1992) aplican de igual forma cuando la naturaleza selecciona para sobrevivencia o cuando el mejorador selecciona para obtener árboles con fustes más rectos o follaje más nutritivo para usarlo como alimento o forraje.

El mejoramiento forestal comprende todas aquellas actividades dirigidas a producir árboles genéticamente más deseables, incluyendo el cruce controlado de individuos con características superiores. Por medio de la selección se busca utilizar los mejores genotipos que se han desarrollado en la naturaleza. Mediante el cruce controlado de progenitores seleccionados se trata de producir genotipos nuevos, que combinen además propiedades favorables.

La expresión "mejoramiento forestal" y más aún el término "genético" generalmente hacen pensar en actividades sofisticadas y altamente especializadas. Sin embargo, en la práctica, mejoramiento forestal sólo significa algún grado de ajuste del manejo forestal y de las prácticas silviculturales, teniendo en cuenta algunos principios genéticos básicos. Con base en la comprensión de tales principios, se pueden utilizar y manipular conscientemente los materiales que la naturaleza ha desarrollado durante miles de años y que están a nuestra disposición. Al mismo tiempo, la inclusión de la conservación de la variación genética de las especies como parte integral de las estrategias de mejoramiento, garantiza la existencia de opciones abiertas para el futuro (PalMBERG, 1987).

Las especies forestales difieren en muchos aspectos de los cultivos agrícolas. Por ejemplo, hablando en términos genéticos, los bosques naturales continúan presentando, en gran medida, una interferencia humana más bien limitada, a pesar de su degradación y de la creciente deforestación. Esto significa que, al contrario de los cultivos agrícolas, que han sido seleccionados y producidos durante miles de años, los bosques naturales son una enorme fuente de variación genética que debe ser utilizada y conservada.

En mejoramiento forestal se debe seleccionar y usar lo que ya existe y está disponible en la naturaleza, antes de invertir recursos en métodos genéticos más avanzados, como los que se aplican en agricultura.

Las etapas del mejoramiento forestal son:

1. Selección entre especies.
2. Selección entre poblaciones dentro de especies (subespecies, variedades, razas, procedencias, fuentes semilleras, etc).
3. Selección entre individuos dentro de poblaciones superiores.
4. Cruzamiento controlado, incluyendo recombinación e hibridación entre especies, poblaciones, progenitores y descendientes seleccionados.

El mejoramiento (selección y cruzamiento) a nivel individual incluye la identificación de árboles con un fenotipo superior, la evaluación de su descendencia en ensayos de progenie para determinar su valor genético, el establecimiento de los genotipos superiores en huertos para la producción de semilla, donde ambos progenitores (femeninos y masculinos) aportan sus genes superiores.

El mejoramiento necesita del desarrollo de técnicas eficaces de propagación masiva, vía sexual o vegetativa, para que los genotipos superiores puedan ser usados en plantaciones a gran escala.

El reto de las estrategias de mejoramiento genético forestal está en la formulación de planes a largo plazo que incluyan muchas generaciones y que, al mismo tiempo, sean lo suficientemente sólidos y flexibles como para incorporar los cambios en los métodos silviculturales y las innovaciones en las técnicas genéticas y de propagación (Wellendorf y Kaosa-ard, 1988).

El tema del mejoramiento genético se trata en mayor profundidad en otros documentos de esta serie.

## 6.- LITERATURA SELECCIONADA

- Buijtenen, J.P. van; G.A. Donovan; Long E.M.; Robinson J.F.; Woessner R.A.** 1971. Introduction to practical forest tree improvement. Circular 207. Forest Genetics Laboratory, Texas Forest Service.
- Darwin, Ch.** 1872. The origin of species. 6th edition. John Murray. London.
- Ditlevsen, B.; Shrestha, N.B.; Robbins, A.M.J.** 1988. Tree improvement. An outline and plan of action for Nepal. HMG/EEC/ODA National Tree Seed Project.
- Dyson, W.G.** 1973. Variation and Selection. *In* Report on the FAO/DANIDA Training Course on Tree Improvement. Limuru, Kenya. FAO Rome.
- Fischer, R.A.** 1930. The genetical theory of natural selection. University Press.
- Palmberg, C.** 1987. Creation of new forest resources. Paper presented for: Planning National Programmes for Wood Based Energy. Italy 26 Oct - 5 Nov 1987. GCP/INT/433/ITA.
- Wellendorf, H.; Ditlevsen, B.** 1992. Introduction to forest genetics. Danida Forest Seed Centre. Humlebaek, Denmark. . Lecture note. D-2, 13p.
- Wellendorf, H.; Kaosa-ard, A.** 1988. Teak improvement strategy in Thailand. Forest Tree Improvement, No.21. Arboretet, Horsholm. 43p.
- Willan, R.L.** 1988a. Benefits from tree improvement. Danida Forest Seed Centre. Humlebaek, Denmark. Lecture Note A-2. 21p.
- Willan, R.L.** 1988b. Economics returns from tree improvement in tropical and sub-tropical conditions. Danida Forest Seed Centre. Humlebaek, Denamrk. Technical Note No.36. 38p.
- Wright, J. W.** 1976. Introduction to forest genetics. Academic Press, New York. 463p.
- Zobel, B.; Talbert, J.** 1984. Applied forest tree improvement. John Wiley and Sons, New York. 505p.

# **INTRODUCCION AL MEJORAMIENTO GENETICO FORESTAL**

**(Introduction to tree improvement)**

**NOTA DE CLASE No. D.1**

**H.Barner, B.Ditlevsen y K.Olesen**

**Humlebaek, Dinamarca. Octubre 1992**

**CONTENIDO**

|  | <b>PAGINA</b> |
|--|---------------|
| <b>1. INTRODUCCION</b>   | <b>21</b>     |
| <b>2. FUENTES DE VARIACION</b>   | <b>22</b>     |
| <b>3. SELECCION, PRUEBA, EVALUACION Y NUEVA SELECCION</b>  | <b>23</b>     |
| 3.1 Selección  |               |
| 3.2 Prueba y evaluación  |               |
| 3.3 Nueva selección  |               |
| <b>4. GANANCIAS Y RIESGOS POSIBLES</b>   | <b>25</b>     |
| 4.1 Ganancias  |               |
| 4.2 Riesgos  |               |
| <b>5. ESQUEMA DE UN PROGRAMA DE MEJORAMIENTO FORESTAL</b>  | <b>27</b>     |
| <b>6. OPCIONES</b>   | <b>30</b>     |
| 6.1 Consideraciones generales  |               |
| 6.2 Mejoramiento genético a nivel de especies y procedencias, sin evaluación de la descendencia  |               |
| 6.3 Mejoramiento genético a nivel de especie, combinado con la prueba, selección y establecimiento de fuentes semilleras mejoradas     |               |
| 6.4 Mejoramiento genético a nivel de procedencia, combinado con la prueba, selección y establecimiento de fuentes semilleras mejoradas |               |
| 6.5 Mejoramiento forestal a nivel de árbol individual, combinado con prueba y cruzamiento  |               |
| <b>7. ESTRATEGIAS</b>  | <b>39</b>     |
| <b>8. LITERATURA SELECCIONADA</b>  | <b>40</b>     |
| <b>ANEXO 1: Un programa integrado de semillas forestales</b>   | <b>42</b>     |

## 1. INTRODUCCION

Un programa de mejoramiento forestal está formado por todas las acciones diseñadas para producir árboles genéticamente deseables.

La meta del mejoramiento forestal es: (1) maximizar la adaptabilidad de las especies a los sitios potenciales de plantación (y por tanto la sobrevivencia), (2) la tasa de crecimiento, (3) la resistencia a enfermedades y (4) la calidad del producto final de los árboles (madera, leña, forraje, estabilización del suelo, etc.).

Los objetivos del cualquier programa de mejoramiento deben definirse de acuerdo con las necesidades inmediatas, a corto plazo y a largo plazo de los programas nacionales y regionales de reforestación.

Los objetivos se deben definir cuidadosamente para tener la seguridad de que aspectos biológicos, técnicos o financieros no vayan a impedir el desarrollo del programa de mejoramiento.

Se debe hacer énfasis en especies con importancia económica o ecológica actual o potencial, que se espera sean plantadas en áreas de tamaño significativo. De otra manera, es probable que las ganancias esperadas no justifiquen los costos.

Los programas de mejoramiento genético deben estar en estrecha relación con otros campos de la investigación forestal y de los servicios forestales, debido a que los resultados del mejoramiento interactúan con otros resultados de investigación y con aspectos silviculturales.

Todas las especies tienen el potencial de ser mejoradas, pero la justificación de cualquier programa de mejora y la cantidad de recursos asignados a él, están en gran medida determinados por la política forestal y se deben revisar periódicamente para seguir los cambios que ocurran en dicha política.

Se deben considerar las posibilidades de producción masiva de material mejorado para que los resultados del programa se pueden transmitir de forma significativa a la silvicultura práctica.

Se debe tener en cuenta además, la conservación de la población original para su uso en el programa de mejora.

Este documento presenta una introducción a varios aspectos del mejoramiento forestal, los cuales son tratados en mayor detalle en otros documentos de esta misma serie.

## 2. FUENTES DE VARIACION

Existen tres fuentes principales de variación (figura 1):

1. Desarrollo (con la edad).
2. Ambiente.
3. Genotipo.

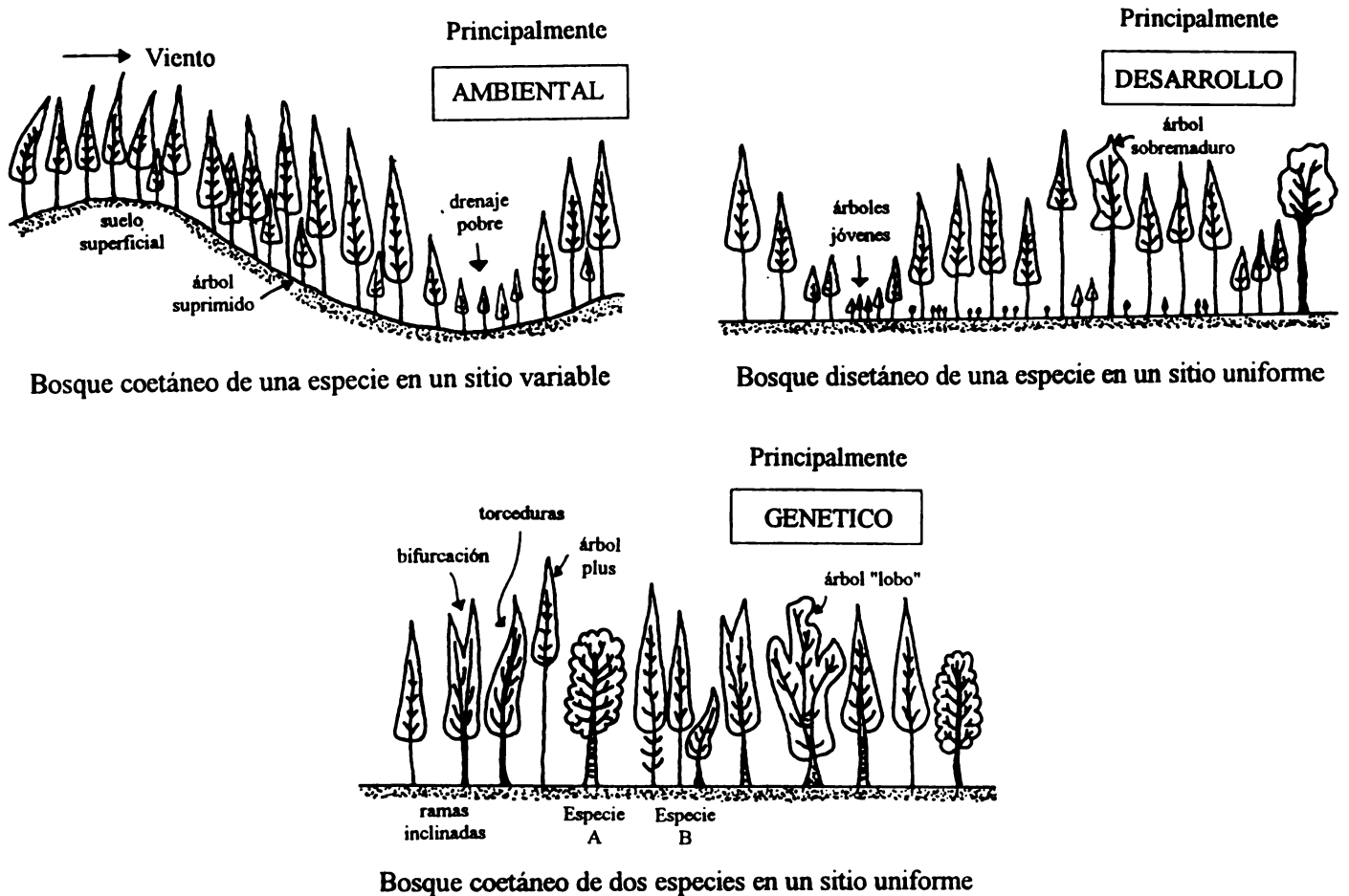


Figura 1. Fuentes de Variación

Una descripción más detallada se encuentra en el documento "La variación natural como base para el mejoramiento genético forestal" (Willan, Olesen y Barner, 1989).



La variación genética es la base del mejoramiento forestal y debe ser separada de la variación causada por diferencias en edad y por las condiciones ambientales. Cuando se estudian los árboles, lo que se observa es el producto de la interacción entre los genes del árbol con el ambiente. El fenotipo de un árbol es lo que se ve y se mide y con lo que se trabaja. El genotipo es el potencial genético del árbol y no siempre se puede observar directamente. El genotipo se debe estudiar a través de pruebas bien diseñadas.

El método clásico para identificar la variación genética y separarla de la variación ambiental y de edad contiene los siguientes pasos:

## SELECCION - PRUEBA - EVALUACION - NUEVA SELECCION

### 3. SELECCION, PRUEBA, EVALUACION Y NUEVA SELECCION

#### 3.1 Selección

Las especies presentan una gran variación en muchas características. Para tomar un caso extremo, ningún árbol de teca (*Tectona grandis*) puede sobrevivir en campo en el norte de Europa y ningún abeto de Noruega (*Picea abies*) puede vivir cerca del Ecuador. Aún cuando las condiciones de clima y suelo sean ideales, el potencial genético para crecer puede presentar una gran variación, aún en especies de un mismo género. Por ejemplo, *Eucalyptus regnans* tiene un fuste cilíndrico y recto que puede exceder los 90 m de altura, mientras que *Eucalyptus pyriformis* presenta tallos múltiples y casi nunca supera los 6 m de altura. Es evidente que la selección de la especie es de vital importancia para el éxito de los programas de reforestación.

También se encuentra bien establecido el hecho de que la selección de la fuente de semilla dentro de una especie es de gran importancia. La falta de éxito se puede deber al hecho de que la semilla proviene de una área con clima y condiciones de crecimiento diferentes a las del sitio de plantación y que la adaptación a su ambiente original la haga inadecuada para el nuevo sitio. El sitio geográfico de la fuente de semilla se denomina procedencia.

Resulta evidente también que algunos individuos sobresalen del resto de los árboles de su vecindad de forma positiva o negativa debido a sus buenas o malas propiedades.

**En los programas de mejoramiento genético forestal se usa la variación entre especies, procedencias e individuos.**

La selección natural favorece a aquellos que están mejor adaptados al ambiente local.

Para el mejoramiento forestal, la selección artificial favorece a aquellos que poseen características deseables, adecuadas para los propósitos específicos de plantación.

Antes de efectuar la selección artificial, es necesario definir el objetivo de plantación (madera, combustible, forraje, control de erosión, etc.).

Los siguientes criterios de selección son generalmente válidos, ya sea que se apliquen para objetivos de silvicultura clásica o para especies de uso ó propósito múltiple:

1. Adaptación a las condiciones climáticas, edáficas y de manejo.
2. Resistencia a plagas y enfermedades.
3. Productividad.
4. Calidad.

Los criterios de selección más específicos se deben limitar a unas pocas características de alto valor para los objetivos de los programas de plantación.

Debido al efecto de la adaptación, la selección se debe realizar en la misma zona de plantación o en ambientes similares. En el documento "Correspondencia entre la fuente de semilla y el sitio de plantación" de Willan y Barner (1989), se brindan mayores detalles sobre este tema.

| Producción de madera   | Uso múltiple   |
|--|--|
| Uniformidad del producto<br>Producción de volumen<br>Rectitud del fuste<br>Densidad de la madera | Producción de biomasa en la forma de leña o forraje<br>Rendimiento de cultivos asociados<br>Protección ambiental |

**Cuadro 2. Ejemplos de criterios de selección (solo como ilustración, no cubre todos los casos).**

La capacidad para florecer y producir semillas también se debe tomar en cuenta como criterios (variables) de selección, debido a que la utilización del material mejorado es difícil sin una producción adecuada de semillas, a menos que la propagación vegetativa a gran escala sea una alternativa real.

### **3.2 Prueba y evaluación**

Para determinar en que grado las diferencias entre árboles se deben a variación genética, el material experimental (las especies seleccionadas, las procedencias o los individuos bajo evaluación) deben crecer juntos en ensayos con repeticiones, bien diseñados, establecidos en varios ambientes, preferiblemente correspondientes a los sitios potenciales de plantación. Cada sitio debe ser lo más uniforme posible para minimizar la variación ambiental.

Las técnicas y procedimientos para la prueba y evaluación genética son descritos por Keiding (1992) y Graudal (1993).

### **3.3 Nueva selección**

Los resultados de la prueba y evaluación del material experimental (genotipos) son la base para las nuevas selecciones. Debido a que los experimentos de campo hacen posible distinguir la variación genética de otras fuentes de variación, entonces es posible seleccionar el mejor material genético para su futuro uso.

Los ensayos y evaluaciones sucesivas forman la base para las selecciones posteriores.

## **4. GANANCIAS Y RIESGOS POSIBLES**

### **4.1 Ganancias**

La variación genética es la base para los programas de mejoramiento. Algunas especies contienen una gran variación mientras que otras son más uniformes. Entre mayor sea la variación genética mayor es la ganancia genética que se puede obtener. Por otra parte, no tiene mucho valor incluir especies muy uniformes en programas de mejora.

Algunas características, como la forma de las hojas, la rectitud del fuste o la densidad de la madera, tienen más probabilidad de transmitirse de una generación a

la siguiente. Otras características, como la ramificación y la tasa de crecimiento, son en mayor medida influenciadas por el ambiente.

Varios documentos se han publicado en el pasado sobre el retorno económico esperado del mejoramiento forestal. La mayoría se refiere a experiencias en zonas templadas, pero las ganancias en las zonas tropicales no deben ser en promedio inferiores a las obtenidas en las zonas templadas.

La mayor parte de la información se refiere a mejoramiento a través de la selección entre diferentes fuentes de semilla (procedencias) dentro de una especie y a la selección de individuos dentro de poblaciones superiores. En las primeras etapas de mejoramiento las ganancias se deben estimar conservadoramente. En el Cuadro 2 se presentan las estimaciones hechas por Willan (1988):

**Cuadro 2. Ganancias genéticas esperadas en las primeras etapas de mejoramiento forestal.**

| Grado de variación entre procedencias | Ganancia esperada de la selección de procedencias (%) | Grado de variación dentro de procedencias | Ganancia esperada de la selección individual * | Ganancia total esperada (%) |
|---------------------------------------|---|---|--|-----------------------------|
| Alto                                  | 10-20   | Alto<br>moderado<br>bajo                  | 15-30  | 25-50                       |
|                                       | 10-20   |   | 5-15   | 15-35                       |
|                                       | 10-20   |   | 1-5  | 11-25                       |
| Moderado                              | 5-10  | Alto<br>moderado<br>bajo                  | 15-30  | 20-40                       |
|                                       | 5-10  |   | 5-15   | 10-25                       |
|                                       | 5-10  |   | 1-5  | 6-15                        |
| Bajo                                  | 1-5   | Alto<br>moderado<br>bajo                  | 15-30  | 16-35                       |
|                                       | 1-5   |   | 5-15   | 6-20                        |
|                                       | 1-5   |   | 1-5  | 2-10                        |

\* Huerto semillero no raleado

Las etapas posteriores de los programas de mejoramiento pueden producir ganancias de un orden similar. Por otra parte las ganancias obtenidas en diferentes etapas o en generaciones sucesivas son acumulativas.

## 4.2 Riesgos

La selección equivocada de la fuente de semilla puede resultar en pérdidas serias o en el completo fracaso.

Cuando se consideren los criterios generales (punto 3.1), se debe recordar que una mala selección para productividad dará resultados desfavorables, mientras que una mala selección para adaptabilidad y resistencia puede resultar en grandes pérdidas o en un completo desastre.

Esto también significa que es más importante la selección de especies que la selección de procedencias y esta a su vez que la selección de individuos.

Cuando se usan genotipos seleccionados en grandes áreas, se debe considerar también, que la limitación en el número de genotipos dentro de especies, procedencias e individuos implica un riesgo. Una enfermedad o un evento climático extremo, puede afectar un genotipo ampliamente usado en toda el área en que se encuentra plantado, mientras que si se tiene una mezcla de genotipos, estos reaccionan de manera diferente, por lo que el impacto puede ser menos generalizado.

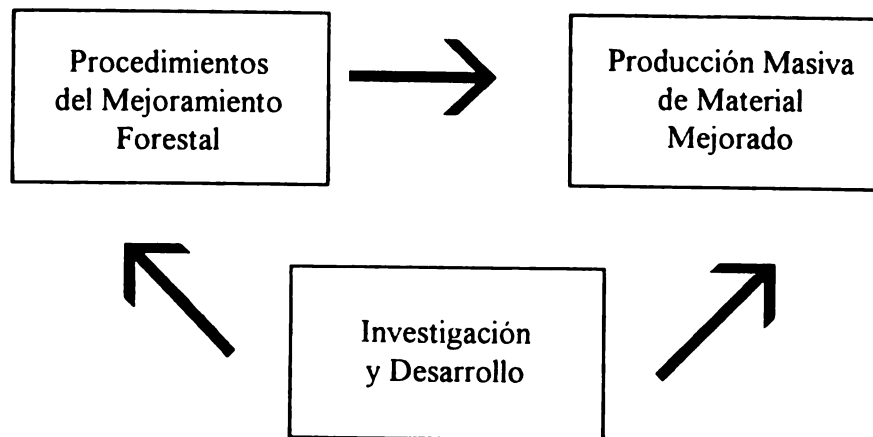
## 5. ESQUEMA DE UN PROGRAMA DE MEJORAMIENTO FORESTAL

Como el objetivo de un programa de mejoramiento es asegurar el abastecimiento sostenido de semillas o de otro material reproductivo de alta calidad genética, es importante considerar no sólo la necesidad y posibilidad de mejoramiento sino también la posibilidad de producción masiva del material mejorado en suficiente cantidad y dentro de un período de tiempo razonable.

Si el material mejorado no se puede producir en las cantidades requeridas, los programas de mejoramiento forestal tienen entonces una importancia práctica limitada. Todo material que sea superior al que se usa corrientemente se debe utilizar tan pronto como sea posible y la producción masiva del mismo no se debe posponer hasta obtener la "máxima calidad" posible.

La investigación de apoyo y el desarrollo son herramientas esenciales tanto para el mejoramiento forestal como para la producción racional masiva. Es importante recordar que el desarrollo sin investigación se vuelve desactualizado u obsoleto y que la investigación sin desarrollo es académica.

Se puede concluir entonces que deben haber conexiones bien balanceadas como lo muestra la siguiente figura:



En principio, el mejoramiento forestal empieza con la selección. Sin embargo, puede ser necesario comenzar con exploración incluyendo estudios botánicos y de otro tipo, para determinar donde se puede encontrar material adecuado para la selección.

Cuando se tienen los resultados de los primeros ensayos, el trabajo se puede concentrar en la(s) mejor(es) fuentes de semillas evaluadas, tanto para la producción directa de semilla como para el mejoramiento posterior. Los siguientes pasos en el trabajo de mejoramiento se pueden realizar así sobre una base más segura que la de la fase inicial.

Es de vital importancia incluir un componente de conservación en los programas de mejoramiento. De esta forma, las fuentes de semilla incluidas en la evaluación inicial y que tuvieron un buen comportamiento, se encontrarán disponibles con una composición genética sin cambios importantes para usarlas en el futuro.

El Cuadro 3 muestra un esquema lógico y simple de un programa de mejoramiento genético forestal donde la selección se efectúa en bosques naturales o en plantaciones.

En la Sección 6 (OPCIONES) se encuentran descripciones más detalladas.

| <b>Investigación de apoyo y desarrollo</b>  | <b>Métodos de mejoramiento forestal</b>   | <b>Producción masiva de material mejorado</b>                                       |
|---|---|---|
| Información botánica<br>Estructura genética   | 1. Exploración<br>Estudios de campo   |   |
| Criterios de selección definidos según objetivos  | 2. Identificación<br><br>De material básico que cumpla con los criterios mínimos establecidos para fuentes de semilla   | Recolección de semilla de fuentes identificadas para uso directo                    |
| Criterios de selección.<br>Caracteres a combinar<br>Número de árboles a seleccionar. Biología de la semilla. Técnicas de propagación. | 3. Selección y conservación<br><br>Selección de material que parece estar bien adaptado y ser superior. Conservación de fuentes semilleras promisorias o en peligro                                       | Recolección de semilla de fuentes seleccionadas, aún no evaluadas, para uso directo |
| Parámetros genéticos<br>Caracteres a evaluar<br>Diseño experimental<br>Análisis y evaluación  | 4. Prueba y evaluación<br><br>Material seleccionado para ser evaluado en ensayos comparativos en sitios potenciales de plantación. Recomendaciones para la selección de fuentes semilleras                | Recolección de semilla de fuentes evaluadas superiores, para uso directo            |
| Criterios de selección<br>Biología de la semilla<br>Técnicas de propagación<br>Parámetros genéticos<br>Diseño experimental, etc.      | 5. Selección y evaluación continua<br><br>De material superior en los sitios experimentales. Selección recurrente en las siguientes generaciones. Recomendaciones para la selección de fuentes semilleras | Recolección de semilla de fuentes evaluadas superiores, para uso directo            |
| Biología de la semilla<br>Técnicas de propagación<br>Diseño, Establecimiento y manejo   | 6. Establecimiento de fuentes mejoradas<br><br>Para mejoramiento posterior y conservación   | Establecimiento de rodales semilleros, huertos semilleros, bancos clonales, etc.    |

Cuadro 3. Esquema de un programa de mejoramiento genético forestal

## **6. OPCIONES**

### **6.1 Consideraciones generales**

En esta sección se presenta un conjunto de opciones junto con esquemas lógicos para desarrollar programas de mejoramiento forestal, abarcando desde métodos simples y baratos hasta sistemas más intensivos y costosos.

La prueba y selección de especies, procedencias o individuos toma tiempo y requiere capacidad técnica y recursos. Por este motivo, mientras los programas estén en desarrollo, se debe considerar qué tanto se puede mejorar la fuente de semilla corrientemente en uso, hasta que se cuente con los resultados de los ensayos genéticos.

Las opciones ha considerar dependen de las posibilidades de mejoramiento genético y producción masiva del material mejorado en las condiciones existentes. Un programa de mejoramiento no necesita ser caro o demandar equipo sofisticado.

El método de mejoramiento depende parcialmente de la especie. En la mayoría de los casos se inicia a nivel de selección de procedencias. Raramente se pueden lograr ganancias genéticas mediante la selección individual de árboles sin antes iniciar la selección de procedencias. Antes de iniciar el mejoramiento genético de una determinada especie, es importante investigar las características genéticas de la misma. Si algunas características determinadas pueden impedir el mejoramiento de la especie, se debe considerar entonces si otra especie satisface mejor los requisitos deseados. La selección de la especie correcta es la decisión vital de todo programa de mejoramiento.

En esta sección se distingue entre el mejoramiento genético basado en la selección de especies, procedencias y árboles individuales. Se debe mencionar que los tres niveles se pueden combinar, lo cual ocurre frecuentemente en la práctica. Además, se debe recordar que la meta del programa es proporcionar al consumidor semillas o plántulas bien adaptadas a los sitios específicos y que van a satisfacer los objetivos de plantación. El objetivo de cualquier programa de plantación se debe definir con anticipación.

Los programas específicos de mejoramiento genético forestal generalmente sólo incluyen algunos componentes del total de opciones disponibles.



## **6.2 Mejoramiento genético a nivel de especies y procedencias sin evaluación de la descendencia.**

### **A.1 Nivel de especies**

Es importante distinguir entre poblaciones naturales e introducidas. Las poblaciones naturales generalmente están bien adaptadas al sitio, después de muchas generaciones de selección natural. Una población introducida normalmente está menos adaptada. Sin embargo, después de varias generaciones, las poblaciones introducidas se pueden adaptar completamente al sitio y pueden convertirse en una fuente muy valiosa de semilla (razas locales).

El procedimiento se puede resumir como sigue (para mayor claridad se presenta sólo un caso de un bosque natural nativo):

Recopile información sobre las especies de interés para el ambiente dado. Basado en la experiencia local y general, seleccione un número limitado de especies que cumple con los requisitos para las características del sitio y los objetivos de plantación. Inicialmente recolecte y use semilla local. Recuerde que si no existe información experimental la fuente local es la más segura, aunque no necesariamente la mejor para los objetivos de plantación.

Defina zonas ecológicas y una guía general sobre cuáles fuentes usar, tanto dentro como fuera de cada zona. Los documentos "Clasificación y selección de fuentes semilleras" (Barner, Olesen y Wellendorf, 1988) y "Relación entre la fuente de semilla y el sitio de plantación" (Willan, Olesen y Barner, 1989) brindan mayor información sobre estos temas.

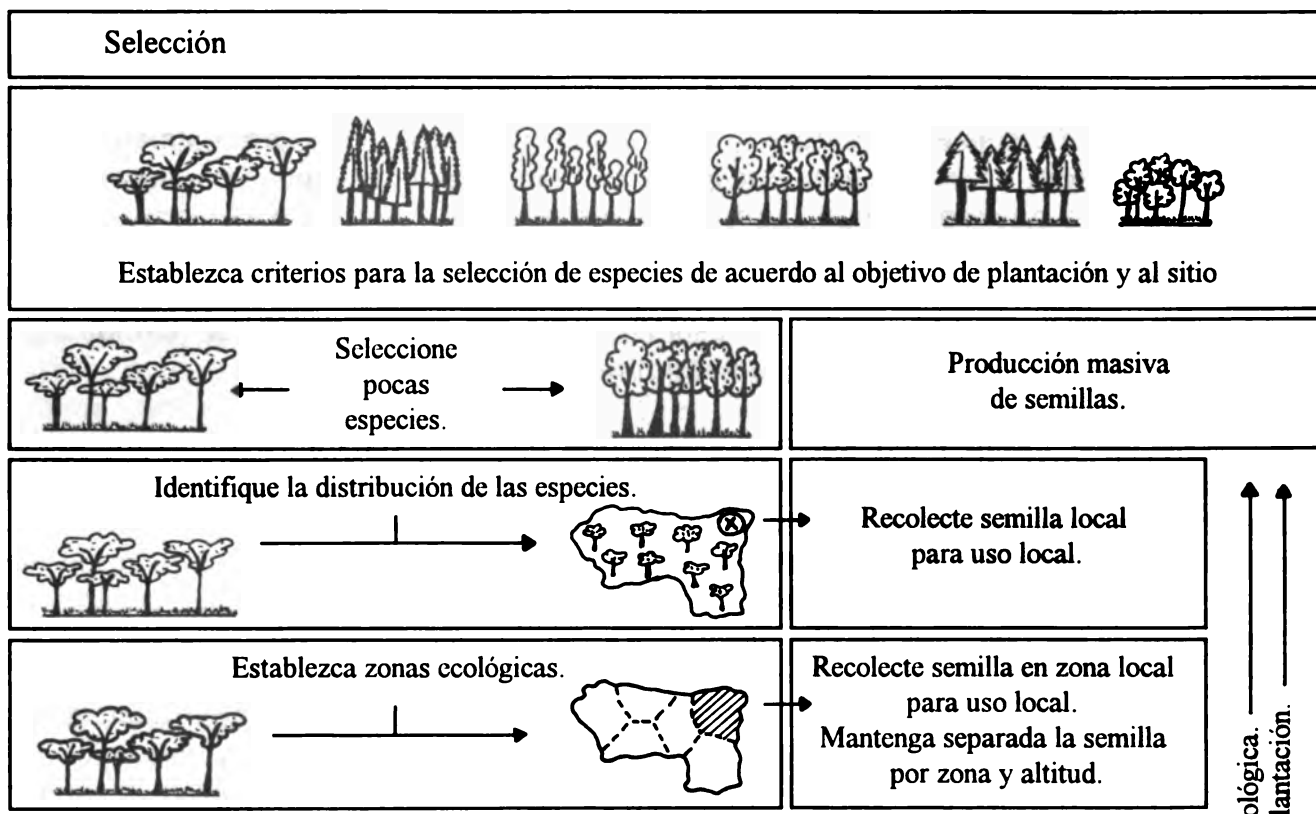
### **A.2 Nivel de procedencias en bosque naturales y plantaciones**

Las zonas ecológicas son unidades grandes y las recolecciones dentro de una zona, se realizan anualmente en diferentes sitios ó distribuidos mas o menos de una manera aleatoria. Para asegurar que las recolecciones individuales están localizadas exactamente, se recomienda definir y usar pequeñas unidades de recolección identificadas, aunque estas pueden ser sólo de una calidad promedio. Para obtener una mejor calidad, seleccione fuentes con una apariencia superior al promedio (fuentes seleccionadas) y concentre las recolecciones en ellas. Para lograr una mayor producción de semilla, se deben convertir en áreas de producción de semillas (llamadas también rodales semilleros en América Central) las fuentes jóvenes y promisorias, mediante una reducción en el número de árboles, eliminando los que presentan las peores características.

Figura 2. Mejoramiento genético A.

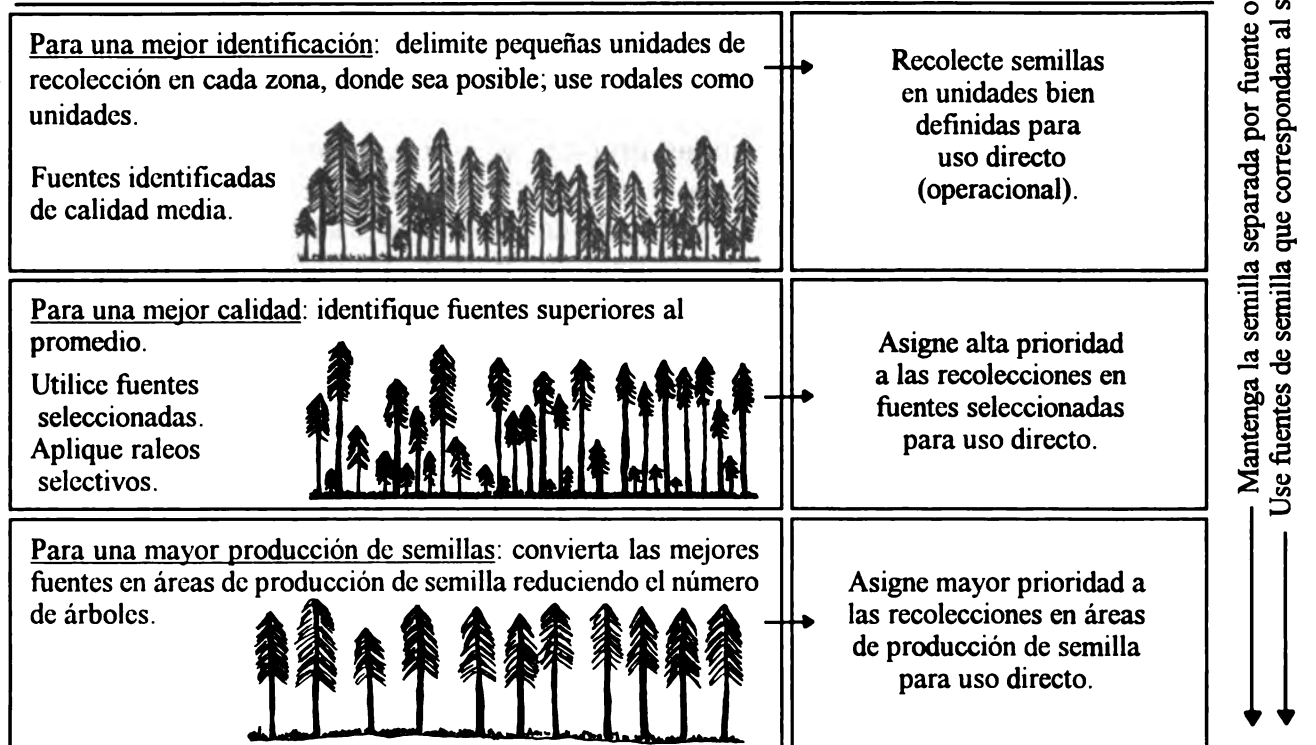
Usando lo que esté disponible, sin pruebas de descendencia

A1. Nivel de especies, poblaciones naturales



Mantenga la semilla separada por fuente o zona ecológica. Use fuentes de semilla que correspondan al sitio de plantación.

A2. Nivel de procedencias, bosque natural y plantaciones.



### **6.3 Mejoramiento genético a nivel de especie, combinado con la prueba, selección y establecimiento de fuentes semilleras mejoradas**

La selección de las especies se puede basar en la experiencia o en resultados de ensayos de eliminación de especies, en los que se prueban algunas pocas fuentes de varias especies al mismo tiempo.

En los ensayos de especies es importante elegir un número limitado pero suficiente de fuentes de semilla de cada especie que sea en lo posible representativo de la variación genética de las especies en adaptabilidad y otras características.

El documento "Prácticas de ensayos de campo de un programa de mejoramiento forestal" (Keiding, 1992) brinda mayor información sobre la realización de ensayos de especies. Por otra parte, el documento "Introducción a los principios del diseño y evaluación de experimentos en mejoramiento genético forestal" de Graudal (1993) complementa la información sobre la realización de ensayos y su evaluación.

Después de la realización de los ensayos, algunas especies se pueden considerar indeseables y se eliminan. Otras especies se consideran deseables y se pueden usar directamente en nuevas plantaciones, para el abastecimiento futuro de semillas y para mejoramiento genético.

Los mejores rodales de las especies probadas se pueden usar para el abastecimiento de semilla. En este caso se recomienda la eliminación de los árboles indeseables.

Cuando se han realizado ensayos de procedencias de las especies seleccionadas, se siguen otras recomendaciones (ver sección 6.5).

Pedersen, Olesen y Graudal (1992) brindan mayores detalles sobre mejoramiento forestal a nivel de especies y procedencias.

La Figura 3 (MEJORAMIENTO GENETICO B1) muestra un esquema general para esta opción.

Figura 3. Mejoramiento genético B1.

Use el mejoramiento genético A (Figura 2) combinado con prueba, selección recurrente y establezca fuentes semilleras mejoradas

Nivel de especies.



#### **6.4 Mejoramiento genético a nivel de procedencias, combinado con la prueba, selección y establecimiento de fuentes semilleras mejoradas.**

En los ensayos de procedencias se prueban muchas fuentes de semilla de las especies más promisorias.

Los ensayos de procedencias son una herramienta esencial para evaluar la magnitud de la variación dentro de una especie. Al mismo tiempo se pueden identificar fuentes promisorias para el abastecimiento inmediato de programas operativos y suministra información sobre fuentes (poblaciones) superiores en las cuales efectuar posteriores selecciones. Los ensayos de procedencias son de gran importancia para el progreso en las primeras etapas del mejoramiento forestal.

Keiding (1992) suministra amplia información sobre la metodología de campo de los ensayos de procedencias y Graudal (1993) brinda información sobre el diseño y la evaluación de los mismos.

Después de identificar fuentes superiores a través de ensayos de procedencias, se procede al establecimiento de rodales de dichas fuentes para el abastecimiento de semilla y como base para futuras selecciones. Estos rodales pueden tener uno o varios de los siguientes objetivos:

1. Proveer suficiente semilla de una buena fuente.
2. Asegurar un aislamiento suficiente para evitar la contaminación con polen de fuentes inferiores.
3. Asegurar la protección y conservación de fuentes originales que se encuentran en peligro de deterioro o de extinción.

Barner y Keiding (1990) tratan ampliamente el tema de la identificación, establecimiento y manejo de fuentes semilleras. Como complemento, Pedersen, Olesen y Graudal (1992) brindan mayores detalles sobre mejoramiento forestal a nivel de especies y procedencias.

La Figura 4 (MEJORAMIENTO GENETICO B2) muestra un esquema general para esta opción.

Figura 4. Mejoramiento genético B2.

Use el mejoramiento genético A y B1 (Figuras 2 y 3) combinado con selección, evaluación y utilización de las mejores procedencias de las especies más promisorias.

Nivel de procedencias



## **6.5 Mejoramiento forestal a nivel de árbol individual, combinado con prueba y cruzamiento.**

Frecuentemente, la variación entre árboles dentro de una población es exagerada y puede ser de mucha utilidad concentrar la recolección en sólo los árboles más sobresalientes (árboles plus). Este procedimiento generalmente es más caro y requiere una mayor área de recolección que las colectas tradicionales para lograr una determinada cantidad de semilla.

Los árboles plus se pueden seleccionar dentro de zonas ecológicas importantes o en fuentes que han probado ser superiores al promedio. La selección de árboles plus en fuentes semilleras probadas ha demostrado ser de gran importancia en el mejoramiento genético forestal.

En el caso de especies exóticas, la selección de árboles se debe hacer en plantaciones locales y no en el lugar de origen, donde el ambiente es diferente.

En especies en las que la diversidad genética entre árboles dentro de una fuente es más significativa que entre fuentes, el mejoramiento basado en la selección de árboles individuales puede iniciarse desde las primeras etapas.

Keiding (1992) y Graudal (1993) brindan amplia información sobre el manejo, establecimiento, diseño y evaluación de pruebas de progenie.

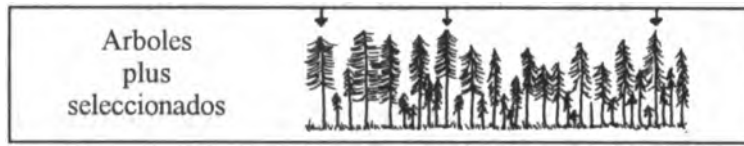
La meta de la selección de especies, procedencias y árboles es usar los mejores genotipos disponibles en la naturaleza. Las técnicas de cruzamiento específico buscan crear genotipos nuevos a través de la cruce controlada entre padres, combinando así propiedades deseables de especies, procedencias o individuos. Ambas fases son parte del mejoramiento genético forestal.

El documento "Mejoramiento genético a nivel individual y de familia" de Roulund y Olesen (1992) brinda mayor información sobre este tema.


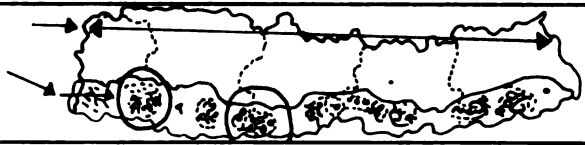
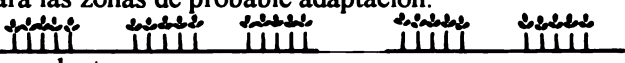

La Figura 5 (MEJORAMIENTO GENETICO C) muestra un esquema general para esta opción.

Figura 5. Mejoramiento genético C.

Use el mejoramiento genético A y B (Figuras 2, 3, 4) combinado con la selección de árboles plus para uso directo o combinado con prueba y cruza.



**C1. Selección de árboles plus en las especies seleccionadas.**

|  |   |   |  |
|--|---|---|--|
|   | <p>Seleccione árboles plus en todo el rango o solo en áreas importantes.</p>  | <p>Arboles plus seleccionados</p>   |  |
| <p><b>Especies seleccionadas para mejoramiento.</b></p> <p><u>Selección de árboles plus:</u> establezca criterios para la selección de árboles plus a lo largo de caminos y veredas o sistemáticamente.<br/>         Marque los árboles plus.</p>  |   | <p>Producción masiva de semillas.</p>   |  |
| <p><u>Abastecimiento de semillas y plantas:</u> fije normas para la recolección, separación de lotes y clasificación. Recolecte semilla adicional para el intercambio, investigación, almacenaje y para uso directo.<br/>         Si se considera adecuado, establezca huertos semilleros por zona y altitud.<br/>         Utilice los huertos que llenen los requisitos de recomendaciones para las zonas de probable adaptación.</p>  <p>Reduzca plantas.</p>    |   | <p>Recolecte semilla de los mejores árboles plus para uso directo.</p> <p>Recolecte semilla de huertos probados para uso directo.</p>     | <p>↑ Mantenga la semilla separada por fuente o zona ecológica.<br/>         ↓ Use fuentes que correspondan al sitio de plantación.</p> |
| <p><u>Establezca y evalúe ensayos de progenie:</u> si es factible, use los árboles plus que demuestre superioridad genética en los ensayos para establecer:</p> <ul style="list-style-type: none"> <li>- bancos clonales, de semilla y de polen</li> <li>- huertos semilleros zonales.</li> </ul> <p>Remueva los clones inferiores de los huertos de primera generación, de acuerdo a los resultados.</p>  |   | <p>Recolecte semillas de los huertos semilleros para uso directo.</p> <p>Recolecte semilla de los huertos mejorados para uso directo.</p> |  |
| <p><b>C2. Selección de árboles plus en procedencias promisorias o probadas.</b></p>  |   |   |  |
| <p>1. Seleccione árboles plus en las mejores procedencias.</p>  <p>Establezca huertos semilleros con árboles plus de procedencias superiores o que crecen en zonas ecológicas similares. Apruébelos como se mencionó anteriormente.</p> <p>2. Seleccione árboles plus en procedencias i) amenazadas, ii) muy pequeñas para cubrir la demanda o iii) superiores en alguna característica específica.<br/>         Si es posible establezca huertos semilleros.</p> |   | <p>Recolecte semilla de los mejores árboles plus para uso directo.</p> <p>Recolecte semillas de huertos aprobados para uso directo.</p>   |  |
| <p><b>C3. Cruzamiento controlado.</b></p>  |   |   |  |
| <p>Selección recurrente y prueba a nivel de familia.<br/>         Mejoramiento para características especiales.<br/>         Hibridación, intercruza después de autocruza, etc.</p>  |   |   |  |



## **7. ESTRATEGIAS**

Las estrategias de mejoramiento genético forestal conllevan el reto de combinar los métodos presentados en este documento con los recursos humanos y financieros disponibles. Con base en las técnicas de mejoramiento se deben formular planes a corto y largo plazo bien balanceados, para las especies y zonas involucradas.

Los elementos importantes a considerar son:

1. Zonificación del país.
2. Definición de las principales especies de plantación para cada zona
3. Evaluación de las posibilidades de mejoramiento genético y definición de los objetivos del mismo.
4. Establecimiento de prioridades para zonas/especies.
5. Definición por especie de las poblaciones para cada función: conservación genética, mejoramiento y producción masiva.
6. Definición de los planes de trabajo para las actividades de mejoramiento a corto y largo plazo.
7. Si fuera necesario, desarrollo o modificación del esquema organizativo.
8. Identificación de las principales limitaciones y recomendaciones para superarlas, incluyendo investigación y desarrollo.

Las estrategias de mejoramiento contienen planes a largo plazo que incluyen muchas generaciones, los cuales sin embargo, son lo suficientemente flexibles y/o rigurosos para adaptarse a cambios en los métodos silviculturales así como a las innovaciones en genética y en los métodos de propagación.

Un aspecto crucial es la buena coordinación entre las secciones para el abastecimiento de semillas, el mejoramiento y la conservación de los recursos genéticos forestales, independientemente de la afiliación institucional de las unidades u organizaciones encargadas de cada una de estas secciones (Anexo 1, Punto 5).

Se debe recalcar que un programa de mejoramiento no necesariamente debe ser caro o necesitar equipo sofisticado. La primera fase se puede concentrar en unas pocas especies y hacer uso de lo que está disponible en la naturaleza.

Para mayores detalles refiérase a los documentos "Estrategias de mejoramiento genético forestal" de Wellendorf (1991) y "Planificación y estrategias de un programa de mejoramiento genético forestal" de Palmberg *et al.* (1985).

## LITERATURA SELECCIONADA

- Barner, H.; Wellendor, H.; Olesen, K.** 1988. Classification and selection of seed sources. Danida Forest Seed Centre. Humlebaek, Denmark. Lecture Note No. B-1, 33p.
- Barner, H.; Keiding, H.** 1990. Identification, establishment and management of seed sources. Danida Forest Seed Centre. Humlebaek, Denmark. Lecture Note No. B-2, 36p.
- Ditlevsen, B., Shrestha, N.B.; Robbins A.M.J.** 1988. Tree improvement. An Outline and Plan of action for Nepal. - HMG/EEC/ODA National Tree Seed Programme, Kathmandu, Nepal.
- Glover, N.** 1990. Improvement objectives for MPT's. *In* Tree Improvement of Multipurpose Species. Multipurpose Tree Species Network. Techn. Series, Vol.2. Winrock Intern. Inst. for Agric. Development.
- Graudal, L.** 1993. Introduction to principles in design and evaluation of tree improvement experiments. Danida Forest Seed Centre. Humlebaek, Denmark. Lecture Note No. D-6, 51p.
- Keiding, H.** 1992. Field testing practices of a tree improvement programme. Danida Forest Seed Centre. Humlebaek, Denmark. Lecture Note No. D-5, 17p.
- Palmer, C.; D.K. Paul; Willan, R.L.** 1985. Planning and strategies of a tree improvement programme. *In* Forest Tree Improvement. FAO Forestry Paper 20. FAO Rome.
- Pedersen, A.P.; Olesen, K.; Graudal, L.** 1992. Tree improvement species and provenance level. Danida Forest Seed Centre. Humlebaek, Denmark. Lecture Note No. D-3, 12p.
- Roulund, H.; Olesen, K.** 1992. Tree improvement at family and individual level. Danida Forest Seed Centre. Humlebaek, Denmark. Lecture Note No. D-4, 14p.
- Wellendorf, H.** 1991. Tree improvement strategies. Danida Forest Seed Centre. Humlebaek, Denmark. Lecture Note No. D-10, 10p.
- Willan, R.L.** 1988. Economic returns from tree improvement in tropical and sub-tropical conditions. Danida Forest Seed Centre, Technical Note No. 36. 38p.

- Willan, R.L.** 1985. Tree improvement in relation to national forest policy and forest management. *In* Forest Tree Improvement. FAO Forestry Paper 20. FAO Rome.
- Willan, R.L.; Barner, H.** 1989. Matching seed source to planting site. Danida Forest Seed Centre. Humlebaek, Denmark. Lecture Note No. B-3, 26p.
- Willan, R.L.; Olesen, K.; Barner, H.** 1989. Natural variation as a basis for tree improvement. Danida Forest Seed Centre. Humlebaek, Denmark. Lecture Note No. A-3, 13 p.
- Wright, J.W.** 1976. Introduction to forest genetics. - Academic Press, New York. 463 p.
- Zobel, B.; Talbert, J.T.** 1984. Applied forest tree improvement. - John Wiley & Sons, New York. 505 p.

## ANEXO 1

### UN PROGRAMA INTEGRADO DE SEMILLAS FORESTALES

| Actividades  | DFO | USE | UMG | UCG |
|--|-----|-----|-----|-----|
| <b>1. Estimación de especies prioritarias para los futuros programas de plantación</b>                 |     |     |     |     |
| Para madera industrial y de aserrío  | x   |     |     |     |
| Para combustible y madera de pequeñas dimensiones  | x   |     |     |     |
| Para agroforestería, protección y silvicultura social  | x   |     |     |     |
| <b>2. Estimación de la demanda de semilla de las especies principales</b>                              |     |     |     |     |
| Demanda presente y futura de plantas   | x   | o   |     |     |
| Demanda presente y futura convertida en demanda de semillas  | o   | x   |     |     |
| <b>3. Estimación de las áreas de producción de semilla requeridas para las especies principales</b>    |     |     |     |     |
| Producción de semilla por ha por año por especie   |     |     | x   |     |
| Area necesaria (demanda anual/producción/ha/año)   |     |     | x   |     |
| <b>4. Abastecimiento potencial nacional de semillas</b>  |     |     |     |     |
| Estudio de la distribución natural de las especies principales   | o   | x   | o   | o   |
| Establecimiento de zonas semilleras  | o   | x   | o   | o   |
| Estudio sobre las fuentes de semilla y material mejorado registrados                                   |     | o   | x   | o   |
| Exploración del potencial de fuentes de semillas y material mejorado                                   | o   | o   | x   | o   |
| <b>5. Estrategias a corto y largo plazo para el abastecimiento de semillas y mejoramiento genético</b> |     |     |     |     |
| Necesidades, posibilidades y justificación por especie   | o   | x   | o   | o   |
| Definición de un programa de abastecimiento de semillas por especie                                    | o   | x   | o   |     |
| Definición de un programa de mejoramiento genético por especie   | o   | o   | x   | o   |
| Selección de especies de primera prioridad para producción de semillas                                 | x   | o   |     |     |
| Plan de trabajo para producción de semillas de especies primera prioridad                              |     | x   |     |     |
| Selección de especies de primera prioridad para mejoramiento genético                                  | x   |     | o   | o   |
| Plan de trabajo para mejoramiento genético de especies primera prioridad                               |     |     | x   |     |
| <b>6. Selección, establecimiento, manejo y conservación de fuentes semilleras</b>                      |     |     |     |     |
| Registro de fuentes semilleras y material mejorado existentes  |     | o   | x   |     |
| Identificación de fuentes semilleras potenciales y material mejorado                                   |     | o   | x   | o   |
| Selección y establecimiento de nuevas fuentes de material superior                                     |     | o   | x   |     |
| Selección y establecimiento de poblaciones base para mejoramiento                                      |     |     | x   |     |
| Conservación de especies y fuentes de semilla amenazadas   | o   |     | o   | x   |
| Evaluación y selección de especies, poblaciones y material mejorado                                    |     | o   | x   | o   |
| Establecimiento de áreas usando fuentes superiores y material mejorado                                 |     | o   | x   |     |
| Manejo y documentación: fuentes de semilla no mejoradas  |     | x   |     |     |
| Manejo y documentación: fuentes de semilla superiores y material mejorado                              |     |     | x   |     |
| Manejo y documentación: unidades de conservación genética  |     |     |     | x   |
| <b>7. Obtención y suministro de semillas</b>   |     |     |     |     |
| Evaluación de las cosechas (producción) de semillas  |     | x   |     |     |
| Recolección y almacenaje temporal  |     | x   | o   | o   |
| Tratamiento y procesamiento de semillas  |     | x   | o   | o   |
| Importación  | o   | x   | o   | o   |
| Evaluación y almacenaje  |     | x   | o   | o   |
| Pedidos de semilla y abastecimiento, incluyendo exportación  | o   | x   | o   | o   |
| Documentación de las semillas  |     | x   | o   | o   |

x: Unidad responsable  
o: Unidad colaboradora

DFO: Departamento Forestal, etc  
USE: Unidad de semillas  
UMG: Unidad de mejoramiento genético  
UCG: Unidad de conservación genética

# **INTRODUCCION A LA GENETICA FORESTAL**

**(Introduction to Forest Genetics)**

**NOTA DE CLASE No. D.2**

**H.Wellendorf y B.Ditlevsen**

**Humlebaek, Dinamarca. Agosto 1992**

**CONTENIDO**

|  | <b>PAGINA</b> |
|--|---------------|
| <b>1. INTRODUCCION</b>   | <b>45</b>     |
| <b>2. LOS PRINCIPIOS BASICOS DE LA GENETICA MENDELIANA</b>       | <b>45</b>     |
| <b>3. GENETICA DE POBLACIONES</b>                                | <b>46</b>     |
| 3.1 El equilibrio de Hardy-Weinberg                              |               |
| 3.2 Desviaciones del equilibrio de Hardy-Weinberg                |               |
| 3.3 Selección  |               |
| 3.4 Apareamiento no aleatorio, poblaciones pequeñas y endogamia. |               |
| 3.5 Migración  |               |
| <b>4. GENETICA CUANTITATIVA</b>                                  | <b>51</b>     |
| 4.1 Caracteres cuantitativos (métricos)                          |               |
| 4.2 Fenotipo, genotipo, valor de cruce y heredabilidad           |               |
| <b>5. APLICACIONES PRACTICAS</b>                                 | <b>54</b>     |
| <b>6. LITERATURA SELECCIONADA</b>                                | <b>56</b>     |

## 1. INTRODUCCION

La genética forestal trata de la aplicación de los principios genéticos generales en el manejo de los recursos forestales.

Entre las aplicaciones específicas de la genética forestal están, por ejemplo, la regeneración natural y artificial, la producción de semilla, la transferencia de semilla, la conservación de genes y el mejoramiento forestal.

Dentro de las múltiples disciplinas de la genética moderna, la genética de poblaciones y la genética cuantitativa se consideran las más importantes en el campo forestal.

La genética de poblaciones es importante porque trata sobre los principios genéticos que se aplican a poblaciones enteras y no a árboles individuales y porque ha desarrollado modelos genéticos para poblaciones naturales o poblaciones de especies que no están completamente domesticadas.

La genética cuantitativa es importante porque la mayoría de los caracteres que se estudian de los árboles son cuantitativos, controlados por muchos genes y por el ambiente. Por ejemplo, la producción de madera, frutos o cualquier otro producto que se coseche de los árboles.

Tanto la genética cuantitativa como la genética de poblaciones se apoyan firmemente en la genética mendeliana básica. Los mecanismos citológicos de la herencia son descritos en el documento "La variación natural como base para el mejoramiento genético forestal" de Willan, Olesen y Barner (1989).

## 2. LOS PRINCIPIOS BASICOS DE LA GENETICA MENDELIANA

De acuerdo a la genética mendeliana, los individuos diploides normales tienen dos juegos de genes, uno que recibe de la madre y otro que recibe del padre. Estos genes (alelos) se encuentran físicamente en filamentos (cromosomas) en el núcleo de cada célula. Durante el crecimiento (somático) normal, la división mitótica de la célula separa cada cromosoma, con su respectivo complemento de alelos, en dos partes idénticas, cada una de las cuáles va a las dos células nuevas. Por lo tanto, cada célula nueva contiene el mismo doble juego cromosomas y alelos ( $2n$ , diploide) que la célula original.

Con anterioridad a la reproducción sexual normal, se forman óvulos y espermatozoides mediante una serie de divisiones celulares especiales (meiosis), en

las cuales los cromosomas y los complementos de alelos se reducen de dos juegos a solamente uno. Las células con un solo juego de cromosomas se denominan haploides ( $n$ ). En este caso, cada gene y cromosoma está representado sólo una vez. Debido a la complicada división meiótica, particularmente al mecanismo de entrecruzamiento, los alelos de la célula sexual son una mezcla de los recibidos de la madre y del padre del individuo que las produce. En especies silvestres de reproducción cruzada no existen dos células sexuales idénticas.

Durante la fertilización, dos células haploides, llamadas gametos, se unen para formar una nueva célula diploide (cigoto) con composición genética única. A través de divisiones mitóticas posteriores, esta nueva célula se desarrolla en un embrión y posteriormente en un individuo.

En muchas especies de árboles forestales, se produce un gran excedente de polen y semillas, lo que significa que sólo una pequeña fracción de las células producidas se desarrolla en individuos reproductivos.

### 3. GENETICA DE POBLACIONES

La presente sección se basa principalmente en Falconer (1981).

Tomemos aleatoriamente un locus de un gen ( $A$ ) (locus: la posición donde un determinado gene o alelo se ubica en un cromosoma), en el cual se presentan dos alelos llamados  $A_1$  y  $A_2$ . En organismos diploides existen sólo tres genotipos posibles: dos genotipos homocigotos ( $A_1A_1$  y  $A_2A_2$ ) que contienen los alelos  $A_1$  o  $A_2$  en ambos cromosomas y un genotipo heterocigoto ( $A_1A_2$ ) que contiene  $A_1$  en un cromosoma y  $A_2$  en el otro cromosoma.

| Genotipo | Denominación     |
|----------|------------------|
| $A_1A_1$ | Homocigoto $A_1$ |
| $A_1A_2$ | Heterocigoto     |
| $A_2A_2$ | Homocigoto $A_2$ |

La frecuencia (proporción) en que se presentan los alelos y genotipos en poblaciones reales se puede registrar. Estas se conocen como frecuencias alélicas (o génicas) y frecuencias genotípicas.



Una población se define como un grupo reproductivo, en el cual ocurren apareamientos que dan origen a una nueva generación. Este documento tratará sobre la transmisión de los genes de una generación a la siguiente.

### 3.1 El equilibrio de Hardy-Weinberg

Esta ley describe lo que pasa con los alelos de un gen "A" durante el paso de una generación a la siguiente en una población, bajo condiciones simples bien definidas.

La ley de equilibrio de Hardy-Weinberg dice que en una población grande con apareamiento aleatorio, las frecuencias alélicas y genotípicas se mantienen constantes de generación en generación, en ausencia de los procesos de selección, mutación o migración. Las frecuencias genotípicas están determinadas por las frecuencias alélicas.

En la población parental, tanto la población de machos como la población de hembras contienen alelos  $A_1$  y  $A_2$ . La frecuencia de  $A_1$  se denomina "p" y la de  $A_2$  se denomina "q".

|                    |                |             |                   |                   |                        |
|--------------------|----------------|-------------|-------------------|-------------------|------------------------|
| Población parental | Machos         |             |                   |                   |                        |
|                    | Genes (Alelos) | $A_1$       | $A_2$             |                   |                        |
| Hembras            |                | Frecuencias | p                 | q                 | $p + q = 1$            |
|                    | $A_1$          | p           | $A_1A_1$<br>$p^2$ | $A_1A_2$<br>pq    | Población descendiente |
|                    | $A_2$          | q           | $A_1A_2$<br>pq    | $A_1A_2$<br>$q^2$ |                        |
|                    |                | $p + q = 1$ |                   |                   |                        |

#### Resumen de la población descendiente

|                |   |
|----------------|---|
| Genotipos      | $A_1A_1$ ocurre con una frecuencia $p^2$                  |
|                | $A_1A_2$ ocurre con una frecuencia $2pq$                  |
|                | $A_2A_2$ ocurre con una frecuencia $q^2$                  |
| Genes (Alelos) | $A_1$ ocurre con una frecuencia $p^2 + pq = p(p + q) = p$ |
|                | $A_2$ ocurre con una frecuencia $q^2 + pq = q(q + p) = q$ |

Lo anterior muestra que en la población descendiente, las frecuencias alélicas son las mismas que en la generación parental. Además, se muestran las frecuencias esperadas de los genotipos en cualquier generación.

### **3.2 Desviaciones del equilibrio de Hardy-Weinberg**

El área de mayor interés en genética forestal es el estudio de las fuerzas o procesos que causan desviaciones con respecto al estado de equilibrio de Hardy-Weinberg. Esto se debe a que tales procesos pueden causar cambios importantes en las frecuencias alélicas y genotípicas.

Los cambios en las frecuencias genotípicas pueden modificar el comportamiento de la población de árboles de una manera favorable o desfavorable. A través del conocimiento de la genética de poblaciones, es posible predecir e inducir tales cambios en beneficio de la plantación y subsecuente utilización de especies forestales.

### **3.3 Selección**

La selección es un proceso que obviamente causa desviaciones de las condiciones de equilibrio antes citadas. De hecho, el mejoramiento genético forestal se basa en el supuesto de que, a través de la selección y cruzamiento de sólo los mejores individuos, se pueden cambiar las frecuencias alélicas y genotípicas de los genes que determinan una característica particular, por ejemplo la tasa de crecimiento. Las ganancias que se obtienen en la descendencia de los árboles seleccionados con respecto de la población base, sólo se pueden explicar por cambios en las frecuencias alélicas y genotípicas.

### **3.4 Apareamiento no aleatorio, poblaciones pequeñas y endogamia.**

Como se mencionó antes, el equilibrio de Hardy-Weinberg tiene como condiciones que la población sea grande y el apareamiento de los individuos sea al azar.

En rodales forestales ocurren desviaciones de estas condiciones de equilibrio y son causadas por los siguientes procesos:

1. Sólo un número restringido de árboles produce flores, frutos o semillas (reduciendo el tamaño efectivo de la población reproductora).

2. Después de varios ciclos de regeneración natural los árboles vecinos tienden a estar emparentados (formando vecindades endogámicas) debido a que los frutos y semillas caen y se establecen en la vecindad del árbol madre. Además, el polen puede ser escaso y dispersarse a corta distancia. Como resultado, la población puede estar compuesta por varias subpoblaciones o vecindades, entre las cuales las frecuencias alélicas fluctúan o varían aleatoriamente.

A nivel práctico, estos procesos pueden tener los siguientes efectos:

- Variación en el comportamiento de las progenies originadas en las diferentes vecindades dentro de un rodal, debido a la distribución no homogénea y aleatoria de las frecuencias alélicas entre dichas vecindades (deriva aleatoria de frecuencias genotípicas).
- El desarrollo de altos niveles de endogamia (el apareamiento de individuos que están emparentados entre sí por ascendencia) dentro de cada vecindad, lo que puede llevar a una reducción en la sobrevivencia y la tasa de crecimiento de los descendientes (depresión endogámica).

Se puede demostrar que la endogamia produce un exceso de homocigotos, cuya magnitud depende de un factor "F", llamado el coeficiente de endogamia.

| GENOTIPOS | FRECUENCIAS GENOTÍPICAS             |                      |
|-----------|-------------------------------------|----------------------|
|           | Bajo la Condición de equilibrio H-W | Después de endogamia |
| $A_1A_1$  | $p^2$                               | $p^2 + pq F$         |
| $A_1A_2$  | $2pq$                               | $2pq - 2pq F$        |
| $A_2A_2$  | $q^2$                               | $q^2 + pq F$         |

Si se está en capacidad de observar genotipos individuales para varios genes (alelos) marcadores en una población reproductiva, entonces es posible estimar el coeficiente de endogamia usando la fórmulas indicadas anteriormente. En especies arbóreas los genes marcadores se pueden identificar usando marcadores bioquímicos, específicamente isoenzimas.

La ocurrencia de endogamia es importante en la silvicultura práctica. Se ha detectado para varias especies forestales y otros organismos, que la tasa de crecimiento es linealmente dependiente del coeficiente de endogamia "F", al menos para valores de "F" dentro del rango que va de 0 (sin endogamia) a 0,5.

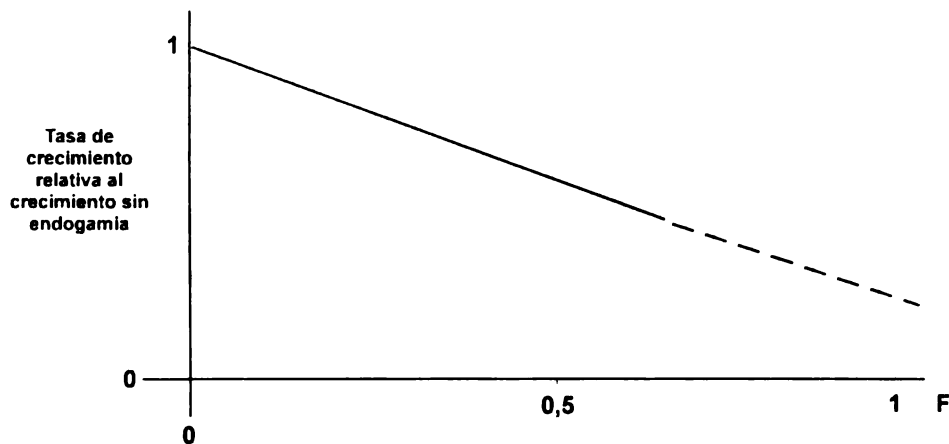


Figura 1. Efecto del coeficiente de endogamia sobre el crecimiento.

En programas de mejoramiento genético y abastecimiento de semillas se debe estar consciente del problema que representan las poblaciones pequeñas, la distribución aleatoria no homogénea de las frecuencias alélicas en las vecindades endogámicas y del problema de la endogamia en las generaciones posteriores.

### 3.5 Migración

En muchas especies forestales, las semillas y especialmente el polen puede dispersarse a grandes distancias. Para estas especies, el problema de las vecindades pequeñas puede no ser tan importante. Sin embargo, la inmigración de alelos provenientes de rodales más o menos distantes puede cambiar las frecuencias alélicas de la descendencia, en comparación con la generación parental.

Como resultado práctico, el comportamiento de la descendencia de un rodal semillero fenotípicamente favorable puede ser imprevisible. En este caso, se puede decir que la fuente de semilla está pobremente aislada de las fuentes de polen contaminantes.

## 4. GENETICA CUANTITATIVA

### 4.1 Caracteres cuantitativos (métricos)

La mayoría de los caracteres que podemos percibir en los árboles son cuantitativos, tales como la tasa de crecimiento, densidad de la madera, la cantidad de semillas y frutos producidos, etc.

Estos caracteres están determinados por la constitución genética, el ambiente y el estado de desarrollo (edad) del árbol.

En este caso, el componente genético es típicamente poligénico. Esto significa que la expresión del carácter está influenciada por más de un gen, es decir, varios alelos en conjunto, ubicados en varios loci, afectan la expresión fenotípica de la característica en cuestión.

### 4.2 Fenotipo, genotipo, valor de cruce y heredabilidad

Para cada carácter, el fenotipo (F) o valor aparente de un árbol como miembro de una población está determinado por dos componentes:

- a. El componente genético (G).
- b. La desviación ambiental (A).

$$\text{entonces, } F = G + A$$

A nivel de la población bajo estudio, la media genotípica ( $M_G$ ) y la media de las desviaciones ambientales ( $M_A$ ) tienen los siguientes valores y relaciones:

$$M_A = 0 \quad \text{entonces} \quad M_F = M_G$$

**M = Media**

Cuando se considera una población de árboles dada en un ambiente predeterminado, se asume que los miembros de la población se intercrucan libre y aleatoriamente. Por esta razón, el tamaño de una población de árboles bien definida no puede ser muy grande.

Para cada carácter se pueden aplicar las siguientes expresiones:

| <u>Valores</u> | <u>Varianzas</u>                                |
|----------------|---|
| $F = G + A$    | $V_F = V_G + V_A$                               |
|                | $H^2 = \frac{V_G}{V_F} = \frac{V_G}{V_G + V_A}$ |

Donde,

**F:** el valor fenotípico, el valor observable o aparente de, por ejemplo, la altura.

**G:** el valor genotípico (hipotético).

**A:** la desviación causada por el ambiente (hipotética).

**$V_F$ :** varianza fenotípica entre individuos dentro de la población; la variación observable o aparente (hipotética).

**$V_G$ :** el componente genético de la varianza causado por variación genética (hipotético).

**$V_A$ :** el componente ambiental de la varianza causado por variación ambiental (hipotético).

**$H^2$ :** heredabilidad en sentido amplio, la proporción de la varianza fenotípica causada por variación genética (hipotética).

El componente genético **G** se puede dividir en dos subcomponentes, **C** y **D**, lo que implica que:

$$F = G + A = C + D + A$$

$$V_F = V_G + V_A = V_C + V_D + V_A$$

y

$$h^2 = \frac{V_C}{V_F} = \frac{V_C}{V_C + V_D + V_A}$$

Donde,

**C:** el valor de cruce; la parte del valor genético que se transfiere directamente de los padres a su descendencia.

**D:** desviación por dominancia; la parte del valor genético que es debida a dominancia entre alelos dentro de loci. Los efectos genéticos no aditivos.

- $V_C$ : La varianza de los valores de cruzamiento entre los individuos dentro de la población.
- $V_D$ : La varianza de las desviaciones por dominancia entre los individuos dentro de la población.
- $h^2$ : heredabilidad en sentido estricto, la proporción de la varianza fenotípica causada por variación en los valores de cruzamiento entre individuos.

El valor de cruce también se puede definir de la siguiente manera: suponga que un individuo se cruza con una muestra representativa de otros individuos de la población, entonces el valor de cruce se define como dos veces la desviación del promedio de su descendencia con respecto a la media de la población. Se supone que el valor promedio de la descendencia se obtiene sin error.

El significado de la heredabilidad en sentido estricto ( $h^2$ ) también se puede expresar como la pendiente de la regresión entre el valor fenotípico promedio de los (dos) padres y el valor de la descendencia (los hijos).

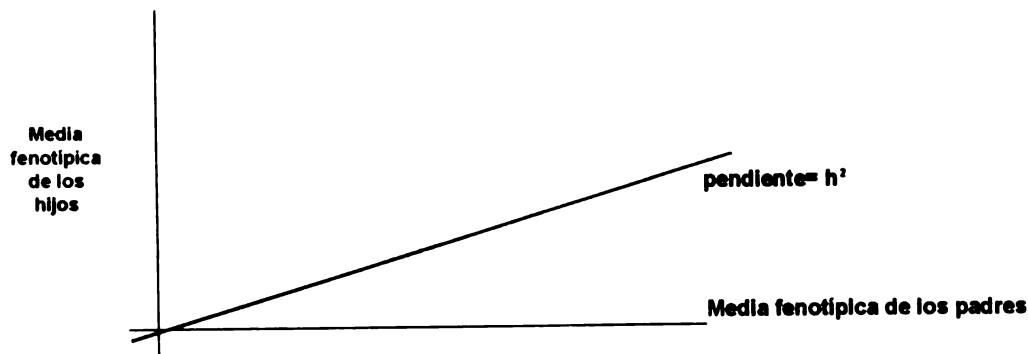


Figura 2. Heredabilidad como la regresión media padres-media hijos. La media fenotípica de los padres es el promedio del valor fenotípico de los dos padres.

Si cada hembra se cruza con una muestra aleatoria de machos, se puede estimar que la pendiente de la regresión entre el valor fenotípico de las hembras y el de sus hijos, es la mitad de la heredabilidad en sentido estricto ( $0,5 h^2$ ).

La descendencia de árboles individuales en condiciones de polinización abierta en un rodal, puede representar la situación antes descrita, siempre que exista aleatoriedad en los cruces de los miembros de la población.

Finalmente, la heredabilidad se puede interpretar como la pendiente de la regresión entre el valor fenotípico y genotípico (en sentido amplio) y entre el valor fenotípico y el valor de cruce (en sentido estricto) (Fig 3).

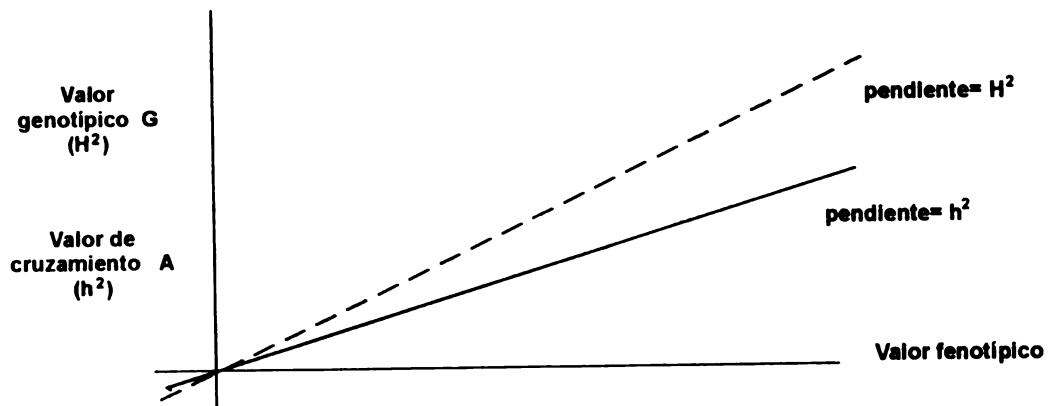


Figura 3. Heredabilidad como la regresión genotipo-fenotipo.

## 5. APLICACIONES PRACTICAS

En cualquier programa de mejoramiento forestal se aplica algún tipo de selección con la expectativa de obtener una ganancia genética. El concepto de heredabilidad descrito anteriormente para la selección individual de los padres se puede extender al nivel de medias de procedencias. Se puede establecer una fórmula para la respuesta genética general:

$$R = h^2 \times D \quad \text{Donde,}$$

- R: Respuesta genética después de una generación de selección.
- $h^2$ : Heredabilidad para el carácter en consideración.
- D: Diferencial de selección (Figura 4). La diferencia fenotípica entre los individuos (o procedencias) selectos y la media de la población.



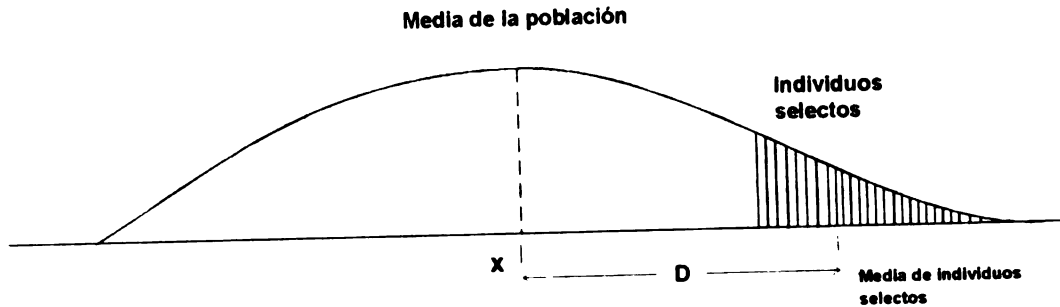


Figura 4. Diferencial de selección. Media de los individuos seleccionados menos la media de la población.

### Ejemplo 1

Un ensayo de 25 procedencias en un ambiente dado dió los siguientes resultados:

- Una heredabilidad media de las procedencias de 0,7.
- Las mejores tres procedencias producen un 15% más que la fuente de semilla local en uso general. La media de la fuente local está cercana a la media general del experimento.

Seleccionando las tres mejores procedencias como fuente de semilla para futuras plantaciones se debe esperar una respuesta genética de:

$$R = h^2 \times D$$

$$R = 0,7 \times 15\% = 10,5 \%$$

Siempre que:

- Estas procedencias estén disponibles.
- El sitio experimental sea representativo del área de reforestación.
- El experimento haya sido evaluado hasta la edad de rotación.
- No se presenten problemas de adaptación imprevistos.

Si el experimento se evalúa antes de la edad de rotación, se debe aplicar una reducción extra a la respuesta genética debido a que la correlación juvenilidad-madurez no es perfecta.

### Ejemplo 2

Se ha establecido un huerto semillero clonal con ramets de 25 árboles plus seleccionados en un rodal dado y se dispone de una prueba de progenies de polinización abierta. Se efectuó una recolección de muchos árboles seleccionados aleatoriamente en el mismo rodal para incluirlos en el ensayo como representación de la población base.

Aplicando los métodos cuantitativos descritos en este documento es posible obtener:

- a. Estimación de la ganancia genética (local) obtenida mediante la selección de árboles plus y realizada mediante la descendencia del huerto semillero clonal.
- b. Estimación de la variación de los valores de cruzamiento individuales de los árboles plus. Con base en esta estimación se puede estimar también la heredabilidad en sentido estricto.

Estos parámetros genéticos se pueden estimar para varios caracteres (objetivos de mejoramiento) tales como vigor, crecimiento, calidad, etc., y son importantes para la planificación de las futuras estrategias de mejoramiento y para obtener una indicación de las posibles ganancias genéticas.

## **6. LITERATURA SELECCIONADA**

**Falconer, D.S.** 1981. Introduction to Quantitative Genetics. The Ronald Press Company, New York.

**Willan, R.L.; Olesen, K.; Barner, H.** 1989. Natural variation as a basis for tree improvement. Danida Forest Seed Centre. Humlebaek, Denmark. Lecture note. No. A-3. 14p.

## **MEJORAMIENTO FORESTAL A NIVEL DE ESPECIES Y PROCEDENCIAS**

**(Tree improvement at species and provenance level)**

**NOTA DE CLASE No. D.3**

**A.P. Pedersen, K.Olesen y L.Graudal**

**Humlebaek, Dinamarca. Junio 1993**

**CONTENIDO**

|   | <b>PAGINA</b> |
|---|---------------|
| <b>1. INTRODUCCION</b>                              | <b>59</b>     |
| <b>2. DEFINICIONES</b>                              | <b>60</b>     |
| <b>3. SELECCION</b>                                 | <b>60</b>     |
| 3.1 Consideraciones preliminares para la selección  |               |
| 3.2 Criterios de selección                          |               |
| <b>4. EVALUACION</b>                                | <b>64</b>     |
| 4.1 Ensayos de especies                             |               |
| 4.2 Diseños simples para ensayos de especies        |               |
| 4.3 Ensayos de procedencias                         |               |
| 4.4 Sitios experimentales                           |               |
| 4.5 Esquema para ensayos de especies y procedencias |               |
| <b>5. EL USO DE LOS RESULTADOS DE LOS ENSAYOS</b>   | <b>71</b>     |
| <b>6. LITERATURA SELECCIONADA</b>                   | <b>72</b>     |

## 1. INTRODUCCION

Un programa de mejoramiento forestal está formado por todas las acciones diseñadas para producir árboles genéticamente deseables.

Es importante que cualquier programa de mejoramiento forestal sea planificado y coordinado de acuerdo con los objetivos y prioridades de los programas nacionales de plantación, de tal forma que se ponga énfasis en las especies de importancia actual o de mayor potencial futuro y se evite la duplicación de ensayos.

El objetivo de cualquier programa de mejoramiento forestal es optimizar uno o más de los siguientes puntos:

1. La calidad del producto final (madera, leña, forraje, sombra, etc.).
2. La sobrevivencia (adaptación al ambiente).
3. Resistencia a plagas y enfermedades.
4. La tasa de crecimiento.

Una mala selección para crecimiento dará resultados menos favorables, pero una mala selección para adaptabilidad, resistencia y, posiblemente aún más, para la calidad del producto final, puede resultar en enormes pérdidas o en un completo desastre.

Un programa de mejoramiento generalmente se divide en varias etapas:

1. Selección de especies deseables.
2. Selección de procedencias superiores dentro de una especie.
3. Selección de familias e individuos deseables dentro de una procedencia.
4. Mejoramiento (cruces) controlado, incluyendo recombinación e hibridación.

El presente documento trata del mejoramiento forestal a nivel de especies y procedencias. El mejoramiento a nivel de familias y de individuos es tratado en el documento de Roulund y Olesen (1992). Aunque ambos niveles se tratan en forma separada, a menudo se combinan en la práctica.

La importancia generalmente aumenta desde el nivel de individuo, pasando por la procedencia, hasta el nivel de especie. La selección de la especie es la escogencia más vital y trascendental de cualquier programa de mejoramiento genético forestal.

Los documentos "Introducción al mejoramiento forestal" (Barner *et al.*, 1991), "Introducción a la genética forestal" (Wellendorf y Ditlevsen, 1992), "Beneficios del mejoramiento genético forestal" (Willan, 1988) y "La variación natural como base para el mejoramiento forestal" (Willan *et al.*, 1989) brindan un adecuado complemento al tema tratado en el presente documento.

## 2. DEFINICIONES

Una especie es comúnmente definida como un grupo de individuos de morfología similar capaces de cruzarse con individuos del mismo grupo pero no con individuos de otro grupo. Sin embargo, no existe un acuerdo general sobre el grado de similitud que debe existir entre dos individuos para ser considerados de la misma especie.

Generalmente no es difícil distinguir entre las especies ya que estas difieren en muchas características, pero en casos de duda se debe consultar botánicos taxónomos para verificar.

La localización geográfica de un fuente de semilla se denomina su procedencia. Dentro de una especie, las procedencias pueden diferir, por ejemplo, en crecimiento y adaptabilidad a los sitios.

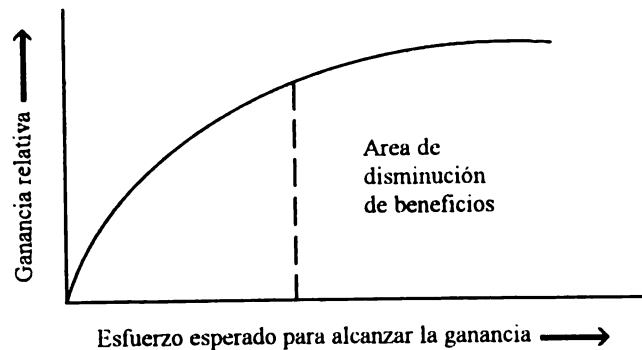
## 3. SELECCION

### 3.1 Consideraciones preliminares para la selección

Dadas las grandes y evidentes diferencias visibles que existen entre especies en la naturaleza, generalmente se acepta que la selección de la(s) especie(s) es la escogencia más importante de cualquier programa de plantación o de mejoramiento genético. De hecho, es en este punto donde consciente o inconscientemente empiezan todos los reforestadores.

También se encuentra plenamente establecido que la selección de la procedencia es de gran importancia. La falta de éxito en las plantaciones forestales se puede deber a que la fuente de semilla usada proviene de una área con condiciones ambientales diferentes al sitio de plantación. En este caso, la adaptación a las condiciones (diferentes) del sitio de origen hacen que la fuente de semilla sea inadecuada para el sitio de plantación.

La ley de rendimientos decrecientes es fundamental en mejoramiento genético forestal: cuanto más cerca se está de la población ideal, mayores son los costos y esfuerzos para lograr una unidad adicional de ganancia. Como se muestra en la Figura 1, la mayor ganancia se obtiene al inicio del programa, donde se hace la selección de especies y procedencias.



**Figura 1.** Ganancia obtenida del mejoramiento forestal como una función del esfuerzo aportado; ley de rendimientos decrecientes (Zobel y Talbert, 1984). El mejoramiento a nivel de selección de especies y procedencias se ubica en la parte izquierda de la figura. El mejoramiento avanzado (después de varias generaciones) basado en la selección individual se ubica en la sección derecha.

La distribución natural de algunas especies comprende grandes áreas. Otras especies tienen una distribución limitada. Entre más grande sea la distribución, mayor es la probabilidad de que exista una variación genética amplia. Esto se debe a la ocurrencia de adaptaciones diferentes a ambientes locales distintos.

La variación genética es la base del mejoramiento forestal. Mientras que algunas especies muestran gran variación otras son más uniformes. Entre más grande sea la variación genética mayor es la ganancia probable que se obtiene de la selección. El desarrollar un programa de mejoramiento con una especie muy uniforme más allá del nivel de procedencias puede ser de poca utilidad.

Si un país tiene un programa de plantaciones, la selección de la(s) especie(s) para un proyecto de mejoramiento genético tiene que corresponder con los objetivos y las especies del programa.

El conocimiento y las experiencias a nivel local con rodales o plantaciones de especies nativas o introducidas, los ensayos establecidos, los jardines botánicos, etc., pueden dar una primera indicación sobre el potencial de las posibles especies. Esta información se debe ampliar revisando literatura disponible y mediante el intercambio con colegas forestales en otras áreas del país o en el exterior.

Los resultados de otros ensayos de especies y procedencias en otras regiones o países pueden ser de mucha utilidad si provienen de zonas con ambientes similares (clima, suelo, topografía, etc.).

Cuando no existe información, se prueban varias especies en pequeñas parcelas establecidas en sitios típicos del área de reforestación. Los sitios se deben seleccionar cuidadosamente para que sean una muestra representativa de la variación existente en el área de plantación. La extrapolación de los resultados en pequeñas parcelas de una especie a toda el área de plantación no involucra un gran riesgo. Los pequeños ensayos de especies bien planificados y adaptados a los recursos humanos y financieros disponibles, frecuentemente generan información más útil que grandes ensayos con una planificación e implementación deficiente.

En la evaluación de especies es importante seleccionar un número limitado, pero suficiente, de fuentes de semilla/procedencias de cada especie para evitar estimaciones erróneas sobre su comportamiento debido a representación inapropiada de las mismas. Idealmente, las fuentes de semilla deben representar la variación genética en adaptabilidad, floración, fructificación y otras características importantes. En la práctica, generalmente se debe enfrentar esta situación. Para ello se deben incluir procedencias de áreas donde la especie parece estar en su óptimo, así como de ambientes "extremos" donde se debe desarrollar de una manera adecuada para superar condiciones extremas o severas.

Cuando se decide introducir nuevas especies se debe considerar lo siguiente:

1. El comportamiento y las características de las especies en su hábitat natural.
2. El grado de similaridad entre las regiones de origen y de plantación.

Generalmente las especies de climas similares o ligeramente más severos al del sitio de plantación son las más promisorias y seguras para seleccionar. Sin embargo, las especies de sitios con suelos y climas más favorables, pueden poseer un mayor potencial de crecimiento, lo que puede dar resultados sorprendentemente buenos. Por ejemplo, en América Central, *Pinus tecunumanii* y *P. oocarpa* comparten gran parte de su distribución natural. Sin embargo, aunque a menudo crecen mezcladas, *P. tecunumanii* tiende a ocupar las áreas con suelos menos pobres y microclimas más favorables. En los ensayos internacionales de procedencias de pinos, en donde se incluyen ambas especies, las procedencias de *P. tecunumanii* presenta un crecimiento notablemente mejor que el de las de *P. oocarpa*. Otro ejemplo se presenta con *Prosopis juliflora*, también de América Central, que se comporta bien en sitios pobres con climas muy secos en India y Africa. Un ejemplo de una especie originaria de regiones difíciles que se comporta bien en buenos suelos, inclusive reemplazando especies nativas, es el *Eucalyptus camaldulensis* de Australia, que ha dado buenos resultados en suelos favorables en Africa, Asia, América y el Mediterráneo.



En el caso de especies introducidas, la semilla se debe recolectar de rodales de origen conocido. Es importante que se identifiquen bien las fuentes de semillas, de forma que se puedan utilizar nuevamente las que han dado buenos resultados y se rechacen las fuentes indeseables.

Es esencial realizar ensayos de procedencias adicionales con las especies promisorias que presenten un rango de distribución natural geográfica y ecológicamente amplio.

### **3.2 Criterios de selección**

Cuando se tienen que seleccionar especies o procedencias, es necesario conocer el objetivo de la plantación y las prioridades establecidas en la política forestal nacional.

La selección de la especie y la procedencia correcta es una decisión vital en cualquier programa de plantación o de mejoramiento genético. La meta es disponer de especies y procedencias que:

1. Cumplan con el objetivo de plantación.
2. Estén bien adaptadas al sitio de plantación.

Es importante recordar que las características que observamos en los árboles están parcialmente determinadas por su constitución genética y parcialmente influenciadas por el ambiente en que se han desarrollado.

Aspectos como la forma del fuste, hojas, flores, frutos y semillas, llamados características cualitativas, generalmente están gobernados en gran medida por factores genéticos y se heredan fuertemente de generación a generación. Muchas de estas características son decisivas para distinguir entre especies.

Las características cuantitativas, como la tasa de crecimiento, la producción de frutos o resinas, están fuertemente influenciadas por el ambiente, aunque también pueden presentar gran variación genética. Generalmente, las características de "presente o ausente" tienden a ser cualitativas y presentan alta heredabilidad, mientras que las características de "más o menos" tienden a ser cuantitativas y presentan menor heredabilidad.

Es importante reconocer entre especies nativas o introducidas. Las poblaciones nativas, después de muchas generaciones de selección natural, están bien adaptadas a su ambiente. Una población introducida, generalmente está menos adaptada. Sin embargo, después de varias generaciones, dicha población introducida se puede adaptar mejor al medio ambiente y convertirse en una raza local. A menudo

las especies o poblaciones nativas son más seguras pero no necesariamente las mejores.

Existen muchas interacciones entre los árboles y el ambiente que determinan el éxito o el fracaso de una plantación. No existe sustituto para los ensayos de especies y procedencias en sitios típicos, para realizar una acertada selección y como base para el desarrollo de programas de reforestación a gran escala.

## **4. EVALUACION**

### **4.1 Ensayos de especies**

La selección de especies puede pasar por una serie de etapas que eventualmente finalizarán en la selección de unas cuantas procedencias de unas pocas especies, apropiadas para los propósitos de plantación y bien adaptadas a las condiciones ambientales del área en cuestión.

Las etapas pueden ser las siguientes:

#### **1. Ensayos de eliminación de especies.**

En esta etapa se prueba una gran cantidad de especies (20 a 40) en pequeñas parcelas en uno o pocos sitios por un corto periodo de tiempo (1/10 a 1/5 de la rotación) para evaluar la sobrevivencia y el crecimiento inicial. Normalmente se prueban pocas procedencias (2 a 3) de cada especie.

Generalmente se incluyen las poblaciones locales dado que son fáciles de conseguir y resultaría unan fuente barata si muestran buen comportamiento.

#### **2. Ensayos de especies (fase de crecimiento).**

En estos ensayos se prueba un número reducido de especies promisorias (5 a 10); se usan parcelas más grandes y mayores periodos de evaluación (1/4 a 1/2 de la rotación). Por lo general, se usa un mayor número de procedencias (3 a 5) por especie, especialmente en especies de amplia variación y distribución natural.

#### **3. Fase de validación, plantaciones piloto.**

En esta fase se confirma la superioridad de las especies seleccionadas en la etapa anterior, bajo condiciones normales de plantación.

## 4.2 Diseños simples de ensayos de especies

Es importante tener un enfoque realista con respecto al tamaño de los ensayos y considerar cuidadosamente la capacidad para realizar diferentes diseños, métodos de evaluación y análisis de los resultados. Ensayos simples y rígidos pueden dar resultados útiles y son mejores que ensayos más sofisticados si estos no son bien manejados o necesitan más recursos financieros y humanos de los que el proyecto o la estación experimental disponen y, por tanto, tienen que ser dejados inconclusos. Las figuras 2 y 3 muestran diseños sencillos y útiles.

| Tratamientos<br>(especies) | Arboles    |   | Tratamientos<br>(especies) | Arboles    |    |
|----------------------------|------------|---|----------------------------|------------|----|
| 15                         | xxxxxxxxxx |   | 4                          | xxxxxxxxxx |    |
| 9                          | xxxxxxxxxx |   | 6                          | xxxxxxxxxx |    |
| 4                          | xxxxxxxxxx |   | 17                         | xxxxxxxxxx |    |
| 3                          | xxxxxxxxxx |   | 2                          | xxxxxxxxxx |    |
| 7                          | xxxxxxxxxx |   | 7                          | xxxxxxxxxx |    |
| 12                         | xxxxxxxxxx |   | 13                         | xxxxxxxxxx |    |
| 13                         | xxxxxxxxxx | B | 14                         | xxxxxxxxxx | B  |
| 10                         | xxxxxxxxxx | L | 15                         | xxxxxxxxxx | L  |
| 5                          | xxxxxxxxxx | O | 1                          | xxxxxxxxxx | O  |
| 20                         | xxxxxxxxxx | Q | 20                         | xxxxxxxxxx | Q  |
| 2                          | xxxxxxxxxx | U | 10                         | xxxxxxxxxx | U  |
| 8                          | xxxxxxxxxx | E | 18                         | xxxxxxxxxx | E  |
| 19                         | xxxxxxxxxx |   | 9                          | xxxxxxxxxx |    |
| 18                         | xxxxxxxxxx | I | 16                         | xxxxxxxxxx | II |
| 6                          | xxxxxxxxxx |   | 12                         | xxxxxxxxxx |    |
| 16                         | xxxxxxxxxx |   | 3                          | xxxxxxxxxx |    |
| 14                         | xxxxxxxxxx |   | 19                         | xxxxxxxxxx |    |
| 17                         | xxxxxxxxxx |   | 11                         | xxxxxxxxxx |    |
| 11                         | xxxxxxxxxx |   | 8                          | xxxxxxxxxx |    |
| 1                          | xxxxxxxxxx |   | 5                          | xxxxxxxxxx |    |

Figura 2. Un diseño experimental sencillo y adecuado, por ejemplo, para ensayos de eliminación de especies. Se muestran 20 especies (tratamientos) con parcelas en línea, con 10 árboles por parcela y dos bloques (repeticiones).

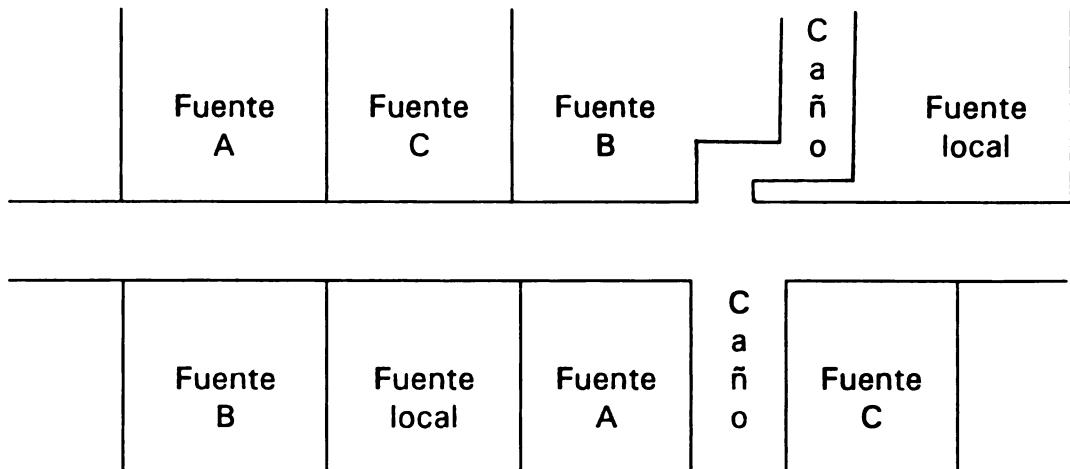


Figura 3. Mapa esquemático de un ejemplo práctico de una área de plantaciones piloto mostrando tres fuentes (procedencias) introducidas (A, B y C) y una local.

En el documento "Introducción a los principios de diseño y evaluación de experimentos de mejoramiento forestal" (Graudal, 1993) se describen diseños más complicados.

#### 4.3 Ensayos de procedencias

Un ensayo de procedencias, en donde se prueban muchas fuentes de semilla de una especie promisoría, es una herramienta esencial para estimar el grado de variación que existe dentro de una especie.

Para especies de distribución amplia, la selección de procedencias puede seguir las siguientes etapas o fases:

1. Muestreo de procedencias de rango amplio.
2. Muestreo de procedencias de rango restringido.
3. Fase de validación de procedencias.

Al iniciar la primera etapa, frecuentemente se conoce muy poco sobre los patrones de variación de la especie. Por este motivo, la decisión sobre cuáles procedencias incluir se hace con base en factores ambientales y geográficos de la distribución natural de la especie. Se sugiere incluir de 10 a 30 procedencias, las cuales se evalúan durante 1/4 a 1/2 de la rotación.

Tal como se mencionó antes, se deben incluir procedencias del área donde la especie muestra un comportamiento óptimo, así como de ambientes extremos u ocurrencias insulares. Se deben también incluir muestras (procedencias) adicionales cuando existe variación fenotípica obvia e inusual.

En áreas grandes y homogéneas, se deben establecer límites artificiales para definir procedencias. Es recomendable usar como límites los caminos, ríos y otros aspectos relevantes y permanentes del paisaje. También puede ser útil dividir el área en una cuadrícula y tomar una muestra sistemática de cada cuadro o de cada cierto número fijo de cuadros. El muestreo sistemático puede revelar la dirección y la magnitud de posibles tendencias de variación existentes que no son observables en el campo.

Generalmente se recomienda recolectar semilla de 25 a 30 árboles no emparentados por procedencia, para obtener una muestra representativa de la composición genética de la misma. El número de árboles recomendado por diferentes autores varía de 10 a 50.

Para evitar que la variación incluida en la muestra sea reducida como consecuencia de seleccionar árboles muy relacionados genéticamente (o de árboles que tengan una incidencia de autopolinización anormalmente alta), se recomienda que la distancia mínima entre árboles seleccionados en rodales naturales sea de 100 m a 300 m. En plantaciones, los árboles adyacentes generalmente no están emparentados debido a que la semilla se mezcla durante la recolección y procesamiento y, por tanto, no se necesita una distancia mínima entre árboles seleccionados (al menos por este motivo).

Se recomienda con frecuencia seleccionar árboles dominantes o codominantes "iguales" o "no inferiores al promedio" en rodales "promedio". Mayor información sobre los criterios para seleccionar árboles se encuentra en Willan (1985).

Si es posible, se pueden incluir criterios "estandar" a nivel nacional para que las nuevas fuentes puedan ser comparadas con fuentes bien conocidas o reconocidas.

Las razas locales de especies exóticas también se deben incluir, ya que a menudo se comportan mejor que las nuevas introducciones.

En la segunda etapa se prueban de 3 a 5 procedencias promisorias por un periodo de media a una rotación.

En la tercera etapa se establecen plantaciones piloto con las mejores procedencias (1 a 2).

Las diferentes fases de los ensayos de especies y procedencias frecuentemente se desarrollan en forma más o menos concurrente, de manera que los resultados puedan ser usados para establecer ensayos adicionales en la medida en que estén disponibles. En la figura 4 se muestra un ejemplo.

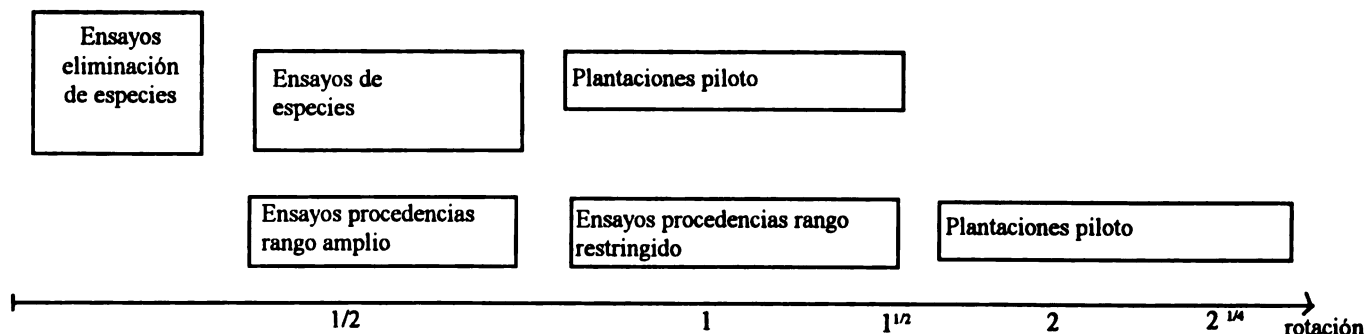


Figura 4. Ejemplo de una posible programación de las diferentes etapas de ensayos de especies y procedencias

Un programa de mejoramiento genético usualmente desarrolla sólo una parte del esquema total.

#### 4.4 Sitios experimentales

Cada sitio debe ser lo más uniforme posible.

Los sitios deben ser representativos del área de plantación para ayudar a la validez de los resultados de los experimentos.

Los ensayos de campo cubren áreas grandes, por lo que inevitablemente se incluye variación sistemática en factores como suelo, microclima, topografía, aspecto, uso anterior, etc. El método más simple para evitar que las diferencias entre poblaciones se confundan con variación sistemática ambiental es mediante el bloqueo. El área experimental se divide en bloques de manera que cada uno corresponda a las subdivisiones ambientales más importantes, manteniendo al mismo tiempo homogeneidad dentro de cada bloque. En las figuras 5 y 6 se muestran ejemplos. En la mayoría de los diseños los bloques son de tamaño similar, conteniendo cada uno igual número de parcelas experimentales.

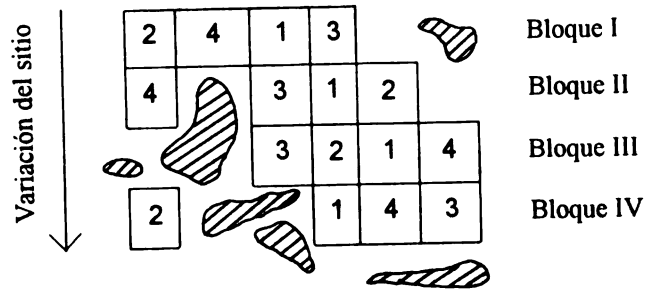


Figura 5. Ejemplo de distribución de bloques. El sitio varía sistemáticamente en la dirección de la flecha y existen algunos afloramientos rocosos, tal como se indica (Burley & Wood, 1976).

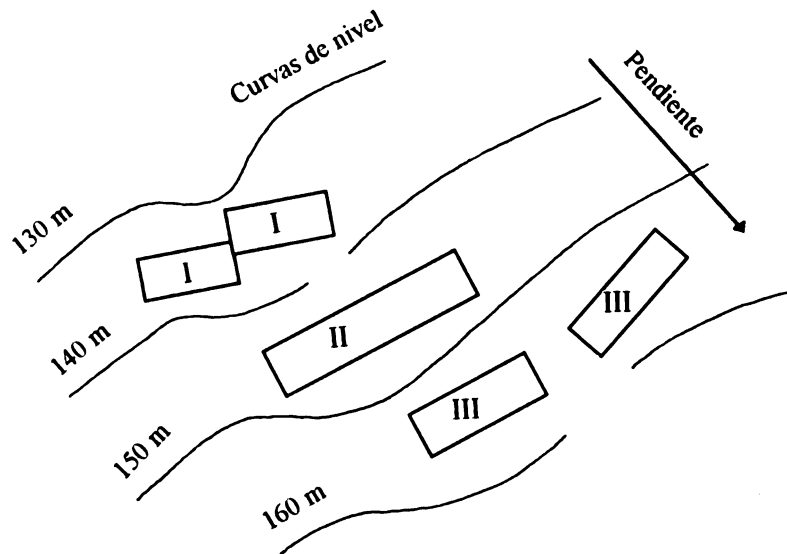


Figura 6. Ejemplo de distribución de bloques en las cimas de colinas (Burley & Wood, 1976).

El número de repeticiones debe ser "adecuado". Teóricamente, la precisión de la comparación entre medias poblacionales es proporcional a la raíz cuadrada del número de repeticiones. En la práctica, sin embargo, existe un factor importante que reduce la ganancia en precisión. Para cualquier tamaño de parcela y número de poblaciones, el aumento en el número de repeticiones significa un experimento más grande y, consecuentemente, una mayor probabilidad de encontrar heterogeneidad en el sitio.

Es común establecer de 3 a 4 bloques, cada uno con hasta 25 a 30 parcelas. El esquema general se presenta en el punto 4.5.

La asignación aleatoria de cada especie o procedencia a las parcelas es la mejor forma de evitar sesgos en la estimación de las diferencias entre poblaciones (evitando que las parcelas de una población sean ubicadas solamente en sitios "buenos" o en sitios "malos").

Cuando aumenta el número de poblaciones, los diseños más simples se vuelven menos eficientes, debido a que la variación aleatoria o sistemática dentro de las repeticiones tiende a crecer. Este problema se enfrenta de dos maneras: (a) las parcelas se arreglan en bloques más pequeños (bloques incompletos) o (b) se reduce el tamaño de la parcela. Estos métodos se describen en mayor detalle en Graudal (1993).

Los métodos para el establecimiento y evaluación de ensayos de campo son tratados por Keiding (1992) y Graudal (1993).

#### **4.5 Esquema para los ensayos de especies y procedencias**

Ensayos de eliminación de especies: 20 a 40 especies posibles; 2 a 3 procedencias de cada especie; duración de 1/10 a 1/5 de la rotación; parcela mínima de 5 árboles en línea; parcela "máxima" de 25 árboles (5x5); 2 repeticiones (bloques).

Ensayos de especies: 5 a 10 especies promisorias; 3 a 5 procedencias por especie; duración de 1/4 a 1/2 de la rotación; tamaño de parcela de 16 a 25 árboles (4x4 ó 5x5) más una o dos líneas de borde; 3 a 4 repeticiones.

Plantaciones piloto de especies: 3 a 5 mejores especies; 1 a 2 procedencias por especie; duración de una rotación; parcela "mínima" de 100 árboles (10x10) más dos líneas de borde; parcela máxima; rodal de tamaño normal para uso en plantaciones.

Ensayos de procedencias de rango amplio: 10 a 30 procedencias; duración de 1/4 a 1/2 de la rotación; tamaño de parcela (por ejemplo) de 25 árboles (5x5) más una línea de borde; 3 a 4 repeticiones.



Ensayos de procedencias de rango restringido: 3 a 5 procedencias; duración de media a una rotación; tamaño de parcela (por ejemplo) de 100 árboles (10x10) más una línea de borde; 3 a 4 repeticiones.

Plantaciones piloto de procedencias: 1 a 2 procedencias; hasta una rotación y con un tamaño de rodal normal.

Número de árboles semilleros: generalmente se recomienda 25 a 30 árboles no emparentados por procedencia.

Cantidad de semilla para cada muestra de procedencia: semilla suficiente para aproximadamente 12,000 plantas, lo que cubre el número total de ensayos desde eliminación de especies hasta plantaciones piloto de procedencias (estas últimas de una hectárea).

## 5. EL USO DE LOS RESULTADOS DE LOS ENSAYOS

Los programas de mejoramiento forestal toman bastante tiempo. Sin embargo, no es necesario esperar muchos años hasta que se disponga del mejor material. Mientras el programa se desarrolla, se debe usar la mejor fuente de semilla o material de plantación disponible en cada momento, según lo vayan indicando los resultados preliminares de los ensayos.

Se deben generar las recomendaciones sobre especies y procedencias tan pronto como los resultados de los ensayos vayan estando disponibles.

En los ensayos de especies y procedencias generalmente se identifican las especies y procedencias indeseables, mientras que las deseables se pueden usar inmediatamente para plantaciones o para incluirlas en programas adicionales de mejoramiento a nivel de especies y procedencias y más tarde, a nivel familiar e individual (Roulund y Olesen, 1992a).

Se deben establecer nuevos rodales que sirvan como futuras fuentes de semilla de las procedencias superiores identificadas en los ensayos. Estos se deben plantar en sitios aislados de otros rodales o árboles de la misma especie (o de especies afines), para evitar contaminación con polen de fuentes inferiores. Los sitios también deben ser seguros para garantizar la permanencia de la fuente y para que sirvan además como rodales de conservación.

Roulund y Olesen (1992b) y Keiding (1991) brindan mayor información sobre la producción masiva de material mejorado.

El mejoramiento forestal es generalmente un proceso que no termina, en el cual nuevas especies y procedencias se evalúan para lograr aún mejores resultados en las plantaciones del futuro.

### LITERATURA SELECCIONADA

- Barner, H.; et al.** 1991. Introduction to tree improvement. Danida Forest Seed Centre. Nota de clase D-1. Humlebaek, Dinamarca. 16p.
- Burley, J.; Wood, P.J.** 1976. A manual on species and provenance research with particular reference to the tropics. Tropical Forestry Papers. No. 10. C.F.I. Oxford.
- FAO.** 1985. Forest tree improvement. FAO. Forestry paper 20. Rome.
- Graudal, L.** 1993. Introduction to principles in design and evaluation of tree improvement experiments. Danida Forest Seed Centre. Nota de clase D-6. Humlebaek, Dinamarca. 51p.
- Keiding, H.** 1992. Field testing practices of a tree improvement programme. Danida Forest Seed Centre. Humlebaek, Denmark. Lecture Note D-5. 17p.
- Keiding, H.** 1991. Gene conservation and tree improvement. Danida Forest Seed Centre. Humlebaek, Denmark. Lecture Notes D-9. 18p.
- Roulund, H.; Olesen, K.** 1992a. Tree improvement at family and individual level. Danida Forest Seed Centre. Nota de clase D-4. Humlebaek, Dinamarca. 19p.
- Roulund, H.; Olesen, K.** 1992b. Mass propagation of improved material. Danida Forest Seed Centre. Nota de clase D-7. Humlebaek, Dinamarca. 14p.
- Wellendorf, H.; Ditlevsen, B.** 1992. Introduction to forest genetics. Danida Forest Seed Centre. Nota de clase D-2. Humlebaek, Dinamarca. 13p.
- Willan, R.L.** 1985. A guide to forest seed handling. FAO Forestry Paper 20/2. Rome.
- Willan, R.L.** 1988. Benefits from tree improvement. Danida Forest Seed Centre. Nota de clase A-2. Humlebaek, Dinamarca. 21p.
- Willan, R.L.; et al.** 1989. Natural variation as a basis for tree improvement. Danida Forest Seed Centre. Nota de clase A-3. Humlebaek, Dinamarca. 13p.

- Wood, P.J.; Burley, J. 1991.** A tree for all reasons. The introduction and evaluation of multipurpose trees for agroforestry. ICRAF; Science and Agroforestry 5. Nairobi.
- Wright, J.W. 1976.** Introduction to forest genetic. Academic Press. New York and London. 463p.
- Zobel, B; Talbet, J. 1984.** Applied forest tree improvement. John Wiley & Sons Inc, New York. 505 p.

# **MEJORAMIENTO FORESTAL A NIVEL DE FAMILIA Y DE INDIVIDUO**

**(Tree improvement at family and individual level)**

**NOTA DE CLASE No. D.4**

**Recopilado por**

**H.Roulund y K.Olesen**

**Humlebaek, Dinamarca. Setiembre 1992**

**CONTENIDO****PAGINA**

|  |           |
|--|-----------|
| <b>1. INTRODUCCION</b>                                   | <b>77</b> |
| <b>2. ELEMENTOS Y TECNICAS DEL MEJORAMIENTO FORESTAL</b> | <b>78</b> |
| 2.1 Plan de mejoramiento                                 |           |
| 2.2 Selección  |           |
| 2.3 Ensayos de progenie y ensayos clonales               |           |
| 2.4 Propagación vegetativa                               |           |
| 2.5 Polinización abierta                                 |           |
| 2.6 Polinización controlada                              |           |
| <b>3. SELECCION</b>                                      | <b>79</b> |
| 3.1 Criterios de selección                               |           |
| 3.2 Selección fenotípica                                 |           |
| 3.3 Selección genotípica                                 |           |
| <b>4. EVALUACION</b>                                     | <b>82</b> |
| 4.1 Ensayos de progenie y clonales                       |           |
| 4.2 Establecimiento de ensayos                           |           |
| <b>5. RECOMBINACION</b>                                  | <b>86</b> |
| 5.1 Polinización abierta                                 |           |
| 5.2 Polinización controlada                              |           |
| <b>6. PRODUCCION MASIVA DE MATERIAL MEJORADO</b>         | <b>92</b> |
| <b>7. LITERATURA SELECCIONADA</b>                        | <b>93</b> |

## 1. INTRODUCCION

La mayoría de los países que desarrollan programas de plantaciones forestales han iniciado acciones de mejoramiento genético, no sólo a nivel de procedencias sino también a nivel de familias e individuos. El mejoramiento forestal empezó en las zonas templadas en la década de los treinta y rápidamente se expandió a las zonas subtropicales y posteriormente a las regiones tropicales. El trabajo de mejoramiento se inspiró en el desarrollo de la ciencia genética y en los resultados obtenidos en agricultura y horticultura. Frecuentemente las posibilidades del mejoramiento forestal fueron sobrestimadas, por lo que ha sido muy difícil llenar las expectativas optimistas de los pioneros en este campo.

Sin embargo, a través del trabajo persistente y cuidadoso, se han logrado ganancias considerables con algunas especies en varios países. Además, se ha generado una gran cantidad de información y conocimiento. Esto constituye un importante requisito para el desarrollo del mejoramiento en el futuro.

En mejoramiento forestal, una familia es un grupo de individuos derivados del mismo árbol por vía sexual. Si un árbol es polinizado por muchos árboles se genera una familia de polinización abierta y a los hijos se les llama una familia de medios hermanos o semi-fratrias (half sib family). Si un árbol es polinizado por otro (único) árbol bajo condiciones controladas, podemos llamar a los hijos una familia de polinización controlada o una familia de hermanos completos o fratrias (full sib family).

Un individuo es un genotipo derivado de reproducción sexual. Un individuo se puede "clonar" vía propagación vegetativa y producir árboles genéticamente idénticos. El árbol original se llama ortet y los propágulos (árboles derivados) se llaman ramets.

El objetivo del mejoramiento forestal a nivel de familia e individuo es mejorar varias características, más de las que son posibles a nivel de procedencias.

Hoy en día está bien establecido que existe variación genética entre poblaciones. Esto se ha reflejado en un gran número de ensayos de procedencias y en el uso práctico de fuentes de semilla específicas. Sin embargo, también existe variación (entre individuos) dentro de poblaciones o procedencias y esta variación es casi siempre considerable. Este hecho brinda una buena oportunidad para obtener ganancias adicionales a las que se logran usando las mejores procedencias, si se seleccionan los árboles correctos para continuar el trabajo de mejoramiento.

Una de las razones para seleccionar individuos en vez de poblaciones, es que la selección puede ser más específica. Con selección individual se pueden realizar grandes progresos y obtener menor variación en una característica específica. Sin

embargo, usualmente el mejoramiento a nivel de familia e individuo es más costoso que la identificación de las mejores procedencias y el establecimiento de fuentes de las mismas. Existen muchas actividades que deben financiarse adecuadamente: selección de los árboles correctos (árboles plus), establecimiento de bancos clonales, facilidades para el manejo del polen, ensayos de campo, etc. Estos costos deben justificarse por la superioridad de las plantas mejoradas desarrolladas por el programa. Generalmente, esta justificación sólo es posible con la plantación de grandes áreas con las principales especies.

## **2. ELEMENTOS Y TECNICAS DEL MEJORAMIENTO FORESTAL**

### **2.1 Plan de mejoramiento**

Es importante elaborar planes a largo plazo que incluyan varias generaciones. El plan debe ser suficientemente flexible y sólido para incorporar cambios en la política forestal, métodos silviculturales e innovaciones en genética y métodos de propagación (Wellendorf, 1991).

### **2.2 Selección**

La selección natural favorece a los árboles mejor adaptados a su ambiente. Para el mejoramiento forestal la selección artificial favorece a aquellos que poseen características deseables para objetivos específicos de plantación y producción. En la selección fenotípica (llamada también selección masal o selección de árboles plus) el árbol se selecciona por su apariencia. La selección genética se puede realizar cuando los árboles han sido probados en experimentos genéticos (con suficientes repeticiones). En la sección 3 se tratará más en detalle este tema.

### **2.3 Ensayos de progenie y ensayos clonales**

Después de la selección fenotípica, se debe comparar el comportamiento de los propágulos producidos sexual o vegetativamente, bajo condiciones uniformes para estimar su valor genético. Esto se realiza en ensayos de progenie y clonales, respectivamente (ver Sección 4).

### **2.4 Propagación vegetativa**

Mediante la propagación vegetativa (por injertos o estacas) de material seleccionado, la constitución genética del árbol "padre" se mantiene en la

"descendencia". Esto significa que el material seleccionado se puede trasladar a sitios adecuados (por ejemplo, bancos clonales) para desarrollar trabajos adicionales de mejoramiento o para cruzarlo con otro material seleccionado. También es posible mediante la propagación vegetativa producir en grandes cantidades individuos con características deseables (Roulund y Olesen, 1992).

## **2.5 Polinización abierta**

Se pueden lograr avances en el mejoramiento de características individuales mediante la polinización de individuos seleccionados. Se supone que en rodales y huertos semilleros la semilla producida por árboles seleccionados tiene un valor genético más alto para las características en cuestión. La magnitud de esta superioridad se puede estimar a través de la evaluación de sus progenies.

## **2.6 Polinización controlada**

También se pueden lograr avances en el mejoramiento de características individuales o combinaciones de estas a través de la polinización controlada de árboles seleccionados. Para realizar polinizaciones controladas se necesita de técnicas especiales. Esto incluye el aislamiento de flores femeninas, extracción de polen, almacenamiento de polen y transferencia de polen a las flores femeninas.

# **3. SELECCION**

Un aspecto muy importante en la estrategia de mejoramiento es la formulación correcta de los criterios de selección. Los caracteres que se quieren mejorar pueden variar de especie a especie, pero también pueden cambiar con el tiempo y depende de los diferentes usos finales. Esto hace que el procedimiento completo a seguir sea complicado.

## **3.1 Criterios de selección**

### Lista de criterios

La mayoría de las listas de criterios incluyen varias de los siguientes caracteres:

- Volumen
- Rectitud del fuste
- Características de ramificación



Densidad de la madera  
Resistencia a sequías  
Resistencia a insectos específicos  
Resistencia a hongos específicos

Para algunas especies es esencial algún producto particular como hule, resina, frutas o follaje para forraje.

Cuando se ha hecho una lista de varias características a mejorar y se ha discutido con forestales, silvicultores, tecnólogos de la madera, industriales del aserrío y de la pulpa, y otros consumidores, el mejorador forestal debe tratar de definir lo mejor posible la importancia relativa y el valor de los caracteres y establecer un orden de prioridades.

### Limitación de los criterios

A menudo se tiene una lista de diez o más caracteres mencionados por los usuarios. Algunos de estos son independientes y otros pueden estar positivamente correlacionados. Una correlación positiva entre caracteres significa que el mejoramiento de uno de ellos produce el mejoramiento del otro. En este caso, el mejoramiento genético no es muy difícil. Otros caracteres pueden estar negativamente correlacionados, lo que implica que un progreso en uno de ellos causa un deterioro en el otro. A menudo esto se presenta entre la producción de volumen y las características de calidad, lo que hace el mejoramiento mucho más difícil.

Si los caracteres que se desean mejorar no están positivamente correlacionados, un incremento en el número de caracteres resultará en una disminución de la ganancia en cada carácter. Por este motivo, se recomienda restringir el número de caracteres a 5-6 o menos. Otra posibilidad es dividir el programa de mejora en dos ó más direcciones. Esta puede ser la mejor solución y en general la más costosa.

### Criterios para selección temprana y tardía

La selección no siempre se realiza en todos los caracteres al mismo tiempo. Algunos se expresan claramente en el período juvenil y otros se pueden evaluar solamente en la fase madura. Es importante iniciar con un número adecuado de árboles que asegure que en la etapa adulta exista suficiente material de donde seleccionar para las características de interés.

La resistencia a sequías es muy importante en la fase juvenil. Durante el establecimiento del rodal puede ocurrir una alta mortalidad. Algunas enfermedades se presentan también en el período juvenil. La resistencia a hongos e insectos puede estar relacionada tanto con la fase juvenil como con la fase adulta. Caracteres como

la forma del fuste, volumen y densidad de la madera se evalúan mejor cuando los árboles no están muy jóvenes.

### Criterios para selección fenotípica y/o genotípica

La expresión de todos los caracteres es la suma de su valor genético y de la influencia ambiental. Lo que se mide es el valor fenotípico. Si se desea extrapolar los resultados a otras situaciones, se debe conocer el valor genotípico.

Los caracteres que están fuertemente controlados por los genes tienen un valor genético cercano al valor fenotípico. En términos de los genetistas, dichos caracteres tienen una alta heredabilidad. La selección fenotípica se puede aplicar con buenos resultados a estos caracteres. Otros caracteres, como el volumen, están altamente influenciados por el ambiente. En este caso, se dice que el carácter tiene una baja heredabilidad y el valor genético de los individuos o familias sólo se puede estimar a través de ensayos de progenie o clonales.

## **3.2 Selección fenotípica**

En mejoramiento genético forestal se usa tanto selección fenotípica como selección genética. La selección fenotípica se usa casi siempre en las primeras etapas del programa de mejoramiento.

En las primeras etapas se selecciona un número determinado de árboles con base en su apariencia fenotípica, tomando en cuenta específicamente los caracteres seleccionados para el programa de mejora. Es importante seleccionar adecuadamente la población base para efectuar la escogencia de árboles plus. Las poblaciones naturales de especies nativas se pueden usar para este fin. Sin embargo, en este tipo de poblaciones normalmente los árboles tienen edades distintas, por lo que es difícil hacer comparaciones en caracteres que dependen fuertemente de la edad. Con especies exóticas la situación es diferente. Estas especies necesitan crecer (en plantaciones) durante una generación en el país o ser evaluadas en ensayos de progenie antes de iniciar el programa de mejoramiento a nivel individual. En ocasiones, el programa se inicia antes de que se ejecuten los ensayos de procedencias, particularmente si existe buena información del uso práctico de la especie o de experiencias en otros países con clima similar. Esto ahorra tiempo, pero implica riesgos. En especies exóticas a menudo es posible seleccionar árboles en plantaciones donde resulta mucho más fácil. En estas condiciones los árboles tienen la misma edad por la que la selección es además más efectiva.

### Selección de árboles plus

Conociendo los criterios de selección y que la respuesta a la selección es mayor en caracteres de alta heredabilidad, se debe considerar el número de árboles necesarios para seleccionar. Esto depende de la importancia de la especie, la intensidad del programa, la capacidad de la organización que lo llevará a cabo y de la necesidad de propagar todos los árboles seleccionados. No se puede dar un número exacto, pero muchos programas inician con aproximadamente 200 árboles plus en la primera generación. No se debe seleccionar más de 10 árboles por hectárea.

Si no se puede recolectar material propagativo durante la selección, es importante marcar los árboles claramente. Comúnmente se pinta una circunferencia o anillo alrededor del árbol y un número sobre el mismo. Estas marcas pueden durar varios años, dependiendo de la especie, y se deben repintar cuando sea necesario.

Se debe mantener un registro de la información sobre los árboles seleccionados, incluyendo un mapa del área, datos del dueño e información geográfica.

### **3.3 Selección genotípica**

La selección genotípica se efectúa con base en el valor genético de las familias o individuos, el cual se estima mediante ensayos de progenie o clonales. Los resultados de estos ensayos forman la base para calcular la heredabilidad. La heredabilidad multiplicada por el valor fenotípico promedio de un grupo de árboles seleccionados es una estimación del valor genético promedio de dicho grupo de árboles (Wellendorf, 1992).

El valor genético de los clones se estima en ensayos clonales. El valor genético de las progenies se estima en ensayos de progenie.

El valor de cruce de un árbol también se puede estimar en ensayos de progenie. La selección genotípica se puede efectuar con todos los caracteres, pero como se mencionó antes, es particularmente útil en caracteres de baja heredabilidad (altura, volumen).

## **4. EVALUACION**

### **4.1 Ensayos de progenie y clonales**

Los ensayos de progenie se realizan con los siguientes objetivos:

1. Estimar el valor de cruce y la aptitud combinatoria general (ACG) de los padres.
2. Estimar la heredabilidad de ciertos caracteres.
3. Calcular la aptitud combinatoria específica (ACE).
4. Estimar el valor genético de las progenies.
5. Crear nuevas generaciones de las poblaciones de mejoramiento.

Los ensayos clonales se realizan con los siguientes objetivos:

1. Estimar el valor genético de los clones.
2. Estimar la heredabilidad en sentido amplio de determinados caracteres de interés.

Wellendorf (1992) brinda información más detallada sobre el significado y la estimación de la heredabilidad y otros parámetros genéticos.

La metodología sobre el establecimiento y manejo de ensayos genéticos de campo es descrita por Keiding (1992). Por otra parte, Graudal (1993) trata el tema del diseño y evaluación de ensayos.

### Estimación del valor de cruce

El valor de cruce (ó aptitud combinatoria general, ACG) de un padre es su habilidad de cruzarse (o combinarse) con otros padres en general para producir descendencias superiores. Por ejemplo, un padre con alta aptitud combinatoria general para altura es aquel que produce descendencias altas cuando se combina con cualquier otro individuo.

Para estimar el valor de cruce se puede usar semilla tanto de polinización abierta como de polinización controlada. Si se usa semilla de polinización abierta sólo se conoce el árbol madre con certeza. Los donantes de polen son árboles del rodal y una proporción de fuentes lejanas. Entre más árboles participen en la polinización mejor es la estimación del valor de cruce del árbol madre. Por este motivo, la semilla de polinización abierta de un huerto semillero clonal puede dar una mejor estimación del valor de cruce que la semilla de un árbol plus recolectada en el bosque, porque la semilla de un ortet en un huerto se cosecha de varios ramets que están expuestos al polen de un mayor número de otros genotipos.

Si se usan cruces controlados para la selección de padres con un alto valor de cruce, el número de machos por hembra que participan en la polinización no debe ser muy pequeño. La obtención de semilla de polinización abierta es más fácil y barata. Además, al inicio del programa generalmente es más eficiente evaluar un número

grande de árboles plus con polinización abierta que un número pequeño con polinización controlada.

### Aptitud combinatoria específica.

La aptitud combinatoria específica (ACE) se refiere a la diferencia del rendimiento promedio de la progenie de una cruce entre dos progenitores específicos, con respecto de lo que se esperarí de las ACG de ambos progenitores. La ACE siempre se refiere a una cruce y no a un determinado progenitor.

Los ensayos de progenies de hermanos completos (full-sib) brindan información tanto sobre la ACG de los individuos como sobre las ACE de las cruces específicas. Estos parámetros genéticos (ACG y ACE) resultan de la varianza genética aditiva y no aditiva, respectivamente.

La selección de árboles que participan en cruces con una alta ACE no se acostumbra mucho en mejoramiento forestal debido a varias razones: (1) para aprovechar esta superioridad, sólo se puede usar semilla de polinización controlada de los padres en cuestión; (2) la mayoría de los caracteres importantes son controlados principalmente por genes aditivos en vez de genes que actúan en combinaciones específicas; (3) la realización y evaluación de un gran número de árboles es muy costosa para encontrar sólo unas pocas cruces buenas; (4) las cruces específicas solo se pueden multiplicar masivamente por propagación vegetativa.

### Estimación de la heredabilidad.

La estimación de parámetros genéticos, como varianza genética aditiva ( $V_A$ ), varianza debida a dominancia ( $V_D$ ), y heredabilidad ( $h^2 = V_A/V_P$ ), necesitan un gran número de progenies para que sea precisa. Graudal (1993) trata este tema en más detalle.

Frecuentemente se usan las progenies de polinización abierta para estimar la  $V_A$  y  $h^2$ . En estos casos se asume que los individuos de la progenie son medios hermanos. De hecho, lo que existe es una mezcla indefinida de hermanos y medios hermanos. La estimación de  $V_A$  y  $h^2$  será entonces muy alta.

### Población de mejoramiento

Se la conoce también como población de cruzamiento.

Un ensayo de progenies puede también ser útil para la creación de la población base para la selección de la siguiente generación de árboles plus. Es muy importante que el número de familias en el ensayo no sea muy bajo. La población de mejoramiento no debe tener una base genética estrecha ya que la ganancia genética será muy pequeña si el número de familias e individuos es muy bajo. Por otra parte,

también es conveniente establecer, junto con el ensayo de progenies, una plantación con parcelas grandes de, por ejemplo, 200 árboles por familia. De esta manera se dispondrá de suficiente material para efectuar selecciones dentro de cada familia.

Los huertos semilleros de plántulas se usan también en muchos programas de mejoramiento. Existen ensayos de progenie con diseños específicos adecuados para que posteriormente y a través de raleos genéticos, puedan ser convertidos en huertos semilleros.

Esta es una manera económica para establecer huertos semilleros, pero a menudo se presentan conflictos con el propósito principal del ensayo de progenies. Por ejemplo, los ensayos de progenie se deben establecer en el área donde la especie normalmente se planta; sin embargo, un huerto semillero debe estar aislado de otras fuentes de polen de la misma especie. Por otra parte, un diseño óptimo para un huerto semillero de plántulas no necesariamente es el más adecuado para un ensayo de progenies.

#### Áreas demostrativas.

El establecimiento de ensayos de campo en varios sitios del área de plantación es indispensable para el mejoramiento forestal. Sin embargo, estos ensayos no son adecuados como unidades demostrativas para los usuarios del material mejorado: silvicultores, viveristas, dueños de bosques, autoridades de las agencias donantes o financieras, autoridades gubernamentales, etc. Por este motivo, es de mucha utilidad establecer plantaciones o parcelas demostrativas en áreas cercanas a la estación de mejoramiento.

## **4.2 Establecimiento de ensayos**

Es necesario tener definidas las zonas de mejoramiento en que se desarrollará el programa. Si no se cuenta con información previa, se pueden usar las diferencias climáticas y de estructura del suelo para definir zonas homogéneas en las cuales se ejecutarán los programas.

Otro método más eficiente para delimitar las zonas de mejoramiento es usando los resultados de los ensayos de procedencias y de progenies (Wellendorf *et al.*, 1987, Pedersen, *et al.*, 1993). Para lograr este objetivo, es necesario establecer ensayos en un gran número de sitios. Dependiendo del área del país y de la variación en suelos y topografía, se necesitan de 10 a 20 sitios.

Usando la primera serie de ensayos de campo se pueden delimitar las zonas de mejoramiento. Posteriormente, es posible enfocar el programa hacia la solución de los problemas en cada zona.

En cada zona de mejoramiento se necesita una menor cantidad de ensayos. En la mayoría de los casos, tres o cuatro ensayos son suficientes para tener una representación adecuada de la variación de las condiciones ambientales dentro de la zona. En cada sitio, el experimento se debe dividir en bloques (repeticiones). La variación ambiental dentro de bloques debe ser la menor posible. En la práctica, esto significa que los bloques deben ser preferiblemente pequeños. Sin embargo, el tamaño de los bloques depende del número de progenies (familias) y del tamaño de parcela. En este sentido, la decisión final buscará un balance entre las dos situaciones.

Cuando existen muchas progenies, el tamaño de la parcela se debe reducir para mantener pequeño el tamaño del bloque y mínima la variación ambiental dentro del bloque. Pocas progenies permite usar parcelas mayores.

### Diseño y consideraciones estadísticas.

El diseño experimental es un aspecto muy importante en los ensayos de progenie y clonales.

Desde el punto de vista estrictamente estadístico, las parcelas de un solo árbol son las más eficientes. Sin embargo, estas tienen algunos inconvenientes: son más difíciles de establecer, más sensibles a raleos, y no es posible calcular la variación dentro de parcela. Como regla empírica, los ensayos con más de 50 progenies deberían usar parcelas de un solo árbol, ensayos de 20-50 progenies usarían parcelas de cuatro a ocho árboles y ensayos de menos de 20 progenies parcelas de mayor tamaño. Para información más detallada sobre este tema consulte Graudal (1993).

## **5. RECOMBINACION**

La recombinación de genes ocurre durante el apareamiento.

La recombinación entre individuos selectos es la única manera para incrementar el valor de un cierto carácter. A través de selección y recombinación sucesiva es posible incrementar el número de genes aditivos de efecto positivo que determinan un carácter específico en un individuo.

### **5.1 Polinización abierta**

En la naturaleza, la polinización es abierta. Generalmente los árboles seleccionados en un programa de mejoramiento se establecen en huertos semilleros, donde ocurre la recombinación por polinización abierta. Es por eso que es importante

que el huerto esté aislado. De otra manera, otros árboles inferiores de los alrededores participarían en la polinización. Si se usa la polinización abierta para producir semilla a gran escala, la constitución genética de la semilla puede variar de año a año, debido a la variación que ocurre entre clones en la producción de flores y a variaciones en la participación de polen externo. Esto significa que las ganancias que se obtienen en un huerto en un determinado año son difíciles de predecir.

Si se usa polinización abierta para producir la siguiente generación de mejoramiento se pueden generar algunos problemas: (1) la ganancia resulta menor que la que se espera con polinización controlada; (2) no es posible mantener completamente el pedigree y (3) puede ocurrir endogamia. Es necesario considerar estos problemas cuando se tiene que decidir entre polinización abierta o controlada.

## **5.2 Polinización controlada**

La polinización controlada es una actividad clave en la mayoría de los programas intensivos de mejoramiento.

Generalmente es más fácil realizar polinización controlada en especies polinizadas por viento que en especies polinizadas por insectos.

Los puntos principales son:

1. Mantener un control completo del pedigree.
2. Producir un número adecuado de combinaciones.

El control completo del pedigree es esencial para asegurar la máxima ganancia y para impedir la endogamia en las siguientes generaciones.

La utilización de la polinización controlada para producir semillas a nivel comercial es muy difícil en la mayoría de las especies. En los últimos años se ha recomendado para varias especies el uso de polinización controlada combinada con reproducción vegetativa masiva a través del enraizamiento de estacas. Este método combina la obtención de grandes ganancias con el conocimiento exacto de la constitución genética de las plantas.

Por otra parte, la producción de un número adecuado de combinaciones, tanto para producir la siguiente generación de mejoramiento como para estimar los parámetros genéticos, depende del diseño de apareamiento.

El diseño de apareamiento es el plan mediante el cual se determina cuáles cruces controlados se efectúan. En la literatura se han descrito un gran número de



diseños de apareamiento. El diseño que se seleccione depende del objetivo y del costo.

Las Figuras 1 a 4 y Cuadro 1 presentan cuatro tipos de diseños de apareamiento, los cuales han sido descritos por Ditlevsen (1985).

### Diseño dialélico completo.

Este es el mejor plan de cruzamiento, ya que incluye todos los cruces posibles (incluyendo cruces recíprocos) y provee la más completa información sobre las características genéticas de los clones estudiados.

| Progenitores | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 |
|--------------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|----|
| 1            | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X  |
| 2            | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X  |
| 3            | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X  |
| 4            | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X  |
| 5            | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X  |
| 6            | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X  |
| 7            | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X  |
| 8            | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X  |
| 9            | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X  |
| 10           | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X  |

Figura 1. Diseño de apareamiento de dialélico completo. Las autocruzas se indican en la figura.

Este diseño brinda información sobre los efectos generales y específicos de las combinaciones y sus varianzas. El material constituye también el mejor punto de partida para la selección de individuos superiores o pares de clones adecuados para plantaciones biclonales.

Desafortunadamente, en la práctica este diseño es muy difícil de aplicar. A menudo, algunos clones producen cantidades muy pequeñas de flores femeninas o masculinas. Por otra parte, la desventaja más importante es el costo. Por ejemplo, un dialélico completo con 20 clones requiere 400 cruces controladas o 380 si se excluyen las autopolinizaciones. Por lo general, resulta poco realista invertir mucho en cada clon, por lo que comúnmente se usan otros diseños más económicos.

### Diseño dialélico parcial.

Este diseño se distingue del dialélico completo en que cada clon no se cruza con todos demás. El dialélico parcial puede tener varias conformaciones. En la Figura 2 se muestran dos tipos diferentes.

| Progenitores | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 |
|--------------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|----|
| 1            |   | X | X | X | X |   |   |   |   |    |
| 2            |   |   | X | X | X |   |   |   |   |    |
| 3            |   |   |   | X | X |   |   |   |   |    |
| 4            |   |   |   |   | X |   |   |   |   |    |
| 5            |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |
| 6            |   |   |   |   |   |   | X | X | X | X  |
| 7            |   |   |   |   |   |   |   | X | X | X  |
| 8            |   |   |   |   |   |   |   |   | X | X  |
| 9            |   |   |   |   |   |   |   |   |   | X  |
| 10           |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |

### Diseño de apareamiento dialélico parcial desconectado

| Progenitores | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 |
|--------------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|----|
| 1            |   |   |   |   | X | X |   |   |   |    |
| 2            |   |   |   |   |   | X | X |   |   |    |
| 3            |   |   |   |   |   |   | X | X |   |    |
| 4            |   |   |   |   |   |   |   | X | X |    |
| 5            |   |   |   |   |   |   |   |   | X | X  |
| 6            |   |   |   |   |   |   |   |   |   | X  |
| 7            | X |   |   |   |   |   |   |   |   |    |
| 8            | X | X |   |   |   |   |   |   |   |    |
| 9            |   | X | X |   |   |   |   |   |   |    |
| 10           |   |   | X | X |   |   |   |   |   |    |

### Diseño de apareamiento dialélico de Brown

Figura 2. Diseños de apareamiento dialélico parcial

Tal como se puede esperar, estos diseños son menos eficientes que el diseño completo. Sin embargo, un gran número de descendencias se pueden evaluar a un costo relativamente bajo. Desafortunadamente, los valores faltantes, los cuales no se pueden evitar en diseños a gran escala, complican el trabajo de cálculo considerablemente.

### Diseño de apareamiento factorial

En este diseño un número de clones asignados como madres se cruzan con un número común de clones asignados como padres. A menudo se usa un número pequeño de padres, llamados también probadores comunes. Este diseño se puede considerar también como una sección del dialéctico completo, incluyendo todas las posibles combinaciones de un grupo de madres con un grupo de padres (Figura 3).

| Progenitores | 1 | 2 | 3 | 4 |
|--------------|---|---|---|---|
| 5            | x | x | x | x |
| 6            | x | x | x | x |
| 7            | x | x | x | x |
| 8            | x | x | x | x |
| 9            | x | x | x | x |
| 10           | x | x | x | x |

Figura 3. Diseño de apareamiento factorial

Este diseño se usa ampliamente en los Estados Unidos con el nombre de Carolina del Norte II. Comúnmente se usan sólo cuatro padres, pero como regla general el número de padres depende de la magnitud de los efectos combinatorios específicos. Cuando estos efectos son importantes y se utilizan muy pocos padres, la estimación de la aptitud combinatoria general de las madres puede ser bastante errónea.

Dado que el diseño incluye pocos padres y los clones que actúan como madres son diferentes de los padres, es difícil comparar la aptitud combinatoria general de cada progenitor.

Resulta también difícil seleccionar las progenies para la próxima generación de huertos semilleros, dado que los individuos seleccionados (especialmente cuando son muy pocos padres) a menudo están emparentados. El número máximo de individuos no emparentados que se puede seleccionar es igual al número de padres utilizados.

El diseño tiene la ventaja de que su implementación es simple y relativamente barata. Al mismo tiempo, el análisis de los resultados es más fácil.

#### Apareamientos de un sólo par

Con este sistema, cada clon participa sólo una vez como progenitor.

Este diseño funciona bien si el objetivo es producir una población para la selección de individuos para un nuevo huerto semillero o para usarla en trabajos de mejoramiento continuo.

Con este diseño se puede evaluar un gran número de clones en el mismo plan, lo que significa una ventaja tomando en cuenta que el producir descendencia a través de cruza controladas es normalmente muy caro.

Por otra parte, el diseño no permite estimar la aptitud combinatoria general y específica, así como sus varianzas, ya que cada progenitor participa en una sola cruza. Por lo tanto, el sistema no es útil para realizar aclareos genéticos en huertos, ni para estimar otros parámetros genéticos. Sin embargo, si los efectos combinatorios específicos son pequeños, el sistema permite eliminar los peores clones. Por otra parte, si los efectos combinatorios específicos son grandes, el sistema permite seleccionar las mejores combinaciones de clones para su uso en plantaciones de cruza específicas.

| Progenitores | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 |
|--------------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|----|
| 1            |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |
| 2            | X |   |   |   |   |   |   |   |   |    |
| 3            |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |
| 4            |   |   | X |   |   |   |   |   |   |    |
| 5            |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |
| 6            |   |   |   |   | X |   |   |   |   |    |
| 7            |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |
| 8            |   |   |   |   |   |   | X |   |   |    |
| 9            |   |   |   |   |   |   |   |   |   |    |
| 10           |   |   |   |   |   |   |   |   | X |    |

Figura 4. Diseño de apareamiento de un solo par.

Cuadro 1. Comparación de diseños de apareamiento

| Diseño              | Determinación de la ACG | Selección de árboles plus                                    | Costo  | Determinación de la varianza de ACG Y ACE  |
|---------------------|-------------------------|--|--|--|
| Dialélico completo  | Excelente               | Excelente  | Muy alto<br>Impráctico<br>si son muchos clones | Excelente  |
| Dialélico parcial   | Buena                   | Muy buena  | Razonable                                      | Bueno para ACG. La varianza de ACE es posible, pero el procesamiento de los datos es difícil |
| Factorial           | Buena                   | Sólo en pocos casos y cuando la depresión endogámica es baja | Razonable                                      | Buena  |
| Apareamiento simple | Nula                    | Buena  | Muy bajo                                       | Nula   |

ACG = Aptitud combinatoria general    ACE = Aptitud combinatoria específica

## 6. PRODUCCION MASIVA DE MATERIAL MEJORADO

El desarrollo de material mejorado y la documentación de la ganancia genética durante una o más generaciones es muy importante. Sin embargo, tanto o más importante es producir el material mejorado a gran escala, para su uso práctico a

nivel de plantaciones comerciales. Estas actividades pueden ejecutarse independientemente, pero a menudo se desarrollan en forma combinada en los programas de mejoramiento.

La reproducción masiva a través de propagación vegetativa es descrita por Roulund y Olesen (1992) y la producción a gran escala de semilla en huertos semilleros es tratada en detalle por Granhof (1991).

## 7.- LITERATURA SELECCIONADA

- Ditlevsen, B.** 1985. Controlled crossing systems and designs. Forest Tree Improvement. Rome. FAO Forestry paper 20, p.148-159.
- Franklin, E.C.** 1986. Estimation of genetic parameters through four generations of selection in *Eucalyptus grandis*. Proc. from IUFRO Joint Meeting of Working Parties on Breeding Theory, Progeny Testing and Seed Orchards. Williamsburg, p. 200-209.
- Granhof, J.** 1991. Seed orchards. Danida Forest Seed Centre. Humlebaek, Denmark. Lecture notes D-8. 28p.
- Graudal, L.** 1993. Introduction to principles in design and evaluation of tree improvement experiments. Danida Forest Seed Centre. Humlebaek, Denmark. Lecture notes D-6. 51p.
- Keiding, H.** 1992. Field testing practices of a tree improvement programme. Danida Forest Seed Centre. Humlebaek, Denmark. Lecture notes D-5. 17p.
- Kleinschmit, J.** 1980. Limitation for restriction of genetic variation. *Silvae Genetica*. 28: 61-67.
- Libby, W.J.** 1973. Domestication strategies for forest trees.- *Can. J. For. Res.* 3: 265-276.
- Pedersen, A.P.; Olesen, K.; Graudal, L.** 1993. Tree improvement species and provenance level. Danida Forest Seed Centre. Humlebaek, Denmark. Lecture notes D-3. 12p.
- Roulund, H.** 1981. Problems of clonal forestry in spruce and their influence on breeding strategy. *Forestry Abstracts* 42 (10) 457-451.

- Roulound, H.; Olesen, K. 1992.** Mass production of improved material. Danida Forest Seed Centre. Humlebaek, Denmark. Lecture notes D-7. 13p.
- Shelbourne, C.J.A. 1969.** Tree breeding methods. - Forest Res. Inst. NZ For. Service. Technical paper no. 55, 43 pp.
- Wellendorf, H. 1987.** Evaluation of an international series of *Gmelina arborea* provenance trials. Danida Forest Seed Centre. Humlebaek, Arboretum, Horsholm. Denmark. 110p.
- Wellendorf, H. 1991.** Tree improvement strategies. Danida Forest Seed Centre. Humlebaek, Denmark. Lecture notes D-10. 10p.
- Wellendorf, H.; Ditlevsen, B. 1992.** Introduction to forest genetics. Danida Forest Seed Centre. Humlebaek, Denmark. Lecture notes D-2. 13p.
- Wright, J.W. 1976.** Introduction to forest genetics. Academic Press, New York. 463 pp.
- Zobel, B.; Talbert, J. 1984.** Applied forest tree improvement. John Wiley & Sons. New York. 505 pp.

**PRACTICAS PARA EXPERIMENTOS DE UN PROGRAMA DE  
MEJORAMIENTO FORESTAL**

**(Field testing practices of a tree improvement programme)**

**NOTA DE CLASE No. D.5**

**H.Keiding**

**Humlebaek, Dinamarca. Setiembre 1992**



**CONTENIDO**

|  | <b>PAGINA</b> |
|--|---------------|
| <b>1. INTRODUCCION</b>                                       | <b>97</b>     |
| <b>2. FASE PREPARATORIA</b>                                  | <b>98</b>     |
| 2.1 Selección de los sitios para los ensayos                 |               |
| 2.2 Demarcación de bloques y parcelas                        |               |
| <b>3. FASE DE ESTABLECIMIENTO</b>                            | <b>100</b>    |
| 3.1 Etiquetado de plantas antes del despacho al campo        |               |
| 3.2 Preparación, empaque y transporte al sitio de plantación |               |
| 3.3 Plantación   |               |
| 3.4 Distancia de plantación                                  |               |
| 3.5 Replante   |               |
| 3.6 Comprobación y registro                                  |               |
| <b>4. INFORMES DEL ENSAYO</b>                                | <b>104</b>    |
| 4.1 Informe de Establecimiento                               |               |
| 4.1.1 Aspectos específicos del Informe Experimental          |               |
| A. Objetivos   |               |
| B. Documentación   |               |
| C. Descripción   |               |
| D. Programación de actividades                               |               |
| E. Diario  |               |
| 4.2 Informe de Finalización                                  |               |
| <b>5. LITERATURA SELECCIONADA</b>                            | <b>110</b>    |
| <b>6. ANEXO 1. Esquema de un informe de ensayo</b>           | <b>111</b>    |

## 1. INTRODUCCION

La evaluación de campo es una parte integral del programa de trabajo en mejoramiento forestal. No se pueden obtener avances sin evaluar el comportamiento y los parámetros genéticos de la especie en cuestión. El tipo de ensayo y el diseño experimental depende de los objetivos y nivel de selección del programa: evaluación de especies, procedencias, progenies o clones.

La evaluación de campo generalmente se realiza de acuerdo a un plan o estrategia, la cual indica el alcance y la escala de tiempo del programa en forma más o menos detallada. La estrategia puede estar diseñada para una especie individual o estar orientada a la coordinación de esfuerzos para varias especies, y puede sugerir adicionalmente, los diseños experimentales, las repeticiones y los sitios a evaluar.

Los conceptos, aspectos generales y la presentación de la metodología de selección y mejoramiento forestal es tratada en el documento "Introducción a los principios sobre diseño y evaluación de experimentos de mejoramiento forestal" de Graudal, 1992 y en un número considerable de publicaciones comprensivas.

Esta nota sobre prácticas de evaluación de campo está dirigida a discutir la implementación de planes de investigación y los preparativos técnicos y prácticos relativos a los ensayos de campo.

El punto de vista básico es que el establecimiento de ensayos de campo se debe tomar con seriedad, lo que significa que se deben definir claramente los objetivos, tomando en cuenta los recursos necesarios para establecer, mantener, documentar, evaluar y llevar los ensayos a un final concluyente.

No existe nada más frustrante que ensayos de campo mal diseñados y concebidos con apatía o ensayos que no son mantenidos adecuadamente y no se pueden utilizar para establecer conclusiones.

Por esa razón, el número y tipo de ensayo se debe considerar cuidadosamente como parte de la estrategia, de acuerdo con los recursos (fondos y personal calificado) y las posibles ganancias.

En este contexto, resulta prudente considerar las acciones necesarias para una realización exitosa de los ensayos.

## 2. FASE PREPARATORIA

### 2.1 Selección de los sitios para los ensayos

En la selección del sitio se deben considerar dos aspectos:

- a) El ambiente (clima, suelo, altitud, etc.) del sitio experimental debe representar tanto como sea posible el ambiente del área donde se pretende utilizar el material que se va a evaluar.
- b) El sitio debe ser apropiado para un establecimiento adecuado de las repeticiones del ensayo, las cuales representan la base para la evaluación y el análisis estadístico.

La eficiencia del ensayo depende de la posibilidad de reducir o eliminar los factores aleatorios como las diferencias en suelo, exposición, drenaje, influencia humana o animal y otros factores que puedan afectar los tratamientos individuales en forma diferencial.

En términos generales, el investigador selecciona un área uniforme o aparentemente uniforme entre las opciones que se le presentan. Sin embargo, frecuentemente se tienen que aceptar diferencias en factores ambientales dentro del área experimental. La meta es entonces incorporar estas diferencias en el diseño experimental para que sean reducidas tanto como sea posible. Esto se logra principalmente definiendo bloques lo más homogéneos posible, lo cual puede afectar el tamaño del bloque y de la parcela. Existe otra posibilidad para ubicar mejor los bloques dentro del área experimental: estos no necesitan estar completamente juntos entre sí.

Como se ha visto, existen varias soluciones para el problema de la variación ambiental dentro del sitio del ensayo, pero su aplicación adecuada requiere de un estudio minucioso del área experimental. Este puede incluir una investigación sobre el uso y vegetación anterior, tipo(s) de suelo, topografía, presencia de quebradas o desagües, "manchas" de mal drenaje, etc.

Otro aspecto importante a considerar es la accesibilidad al experimento y las posibilidades de protección y mantenimiento. Con mucha frecuencia ocurre que ensayos bien establecidos pierden gran parte de su valor potencial en la fase de medición y evaluación debido a negligencia en el mantenimiento o ausencia de protección.

## 2.2 Demarcación de bloques y parcelas

Una vez que se ha decidido cómo ubicar el experimento en el sitio, se deben marcar los bloques y las parcelas. Se debe eliminar la vegetación existente en el área. Se necesita exactitud en la demarcación y plantación de modo que las plantas estén distribuidas uniformemente, es decir, con el mismo espaciamiento en toda el área. De esta manera se eliminan sesgos por competencia posterior. Para distancias de plantación vea la sección 3.4.

Se recomienda el uso de una cinta metálica de 50 m, un transportador y postes de topografía para estaquillar las líneas. Una brújula de observación también puede ser muy útil. La longitud de los lados de las parcelas está determinado por el número y distribución (cuadrado, rectangular) de las plantas y el espaciamiento entre ellas. Las esquinas de las parcelas se marcan con estacas o postes, generalmente en medio de dos hileras, en medio de cuatro plantas (Figura 1). Las esquinas de los bloques se marcan de manera similar. Su ubicación depende del número y arreglo espacial de las parcelas dentro de bloques. A menudo resulta práctico postes más grandes en las esquinas de los bloques. También es recomendable usar postes de concreto bien enterrados para asegurar una mayor durabilidad y permanencia.

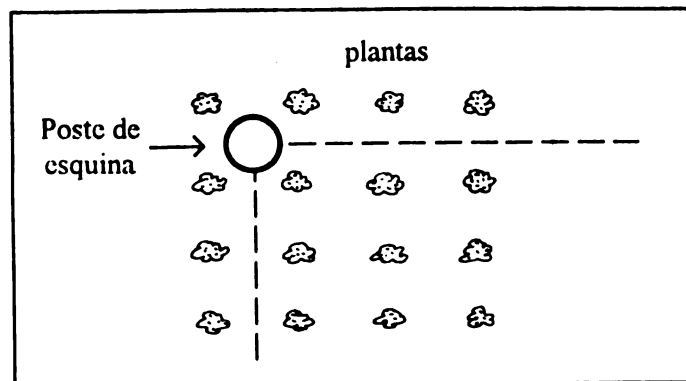


Figura 1. Ubicación de un poste en esquina de parcela experimental.

No se debe plantar antes de que se haya completado la demarcación del experimento.

### 3. FASE DE ESTABLECIMIENTO

#### 3.1 Etiquetado de plantas antes del despacho al campo

La cuidadosa identificación y etiquetado de plantas es esencial para la validez del ensayo; cualquier error en esta fase tiene serias consecuencias y puede, inclusive, arruinar todo el trabajo realizado.

Tanto las plantas producidas a raíz desnuda, como en pseudoestacas o en bolsas, en áreas delimitadas por tratamiento, tienen que ser etiquetadas antes de llevarlas al campo. En experimentos con parcelas de un solo árbol se debe etiquetar cada planta de cada procedencia, progenie o clon.

Cuando los tratamientos (especies, procedencias, progenies o clones) han sido ubicados con anterioridad en las parcelas individuales y los bloques, se debe incluir el código de parcela y bloque en la etiqueta. Cuando la parcela contiene más de un árbol resulta práctico agrupar las plantas en el número requerido por parcela (10, 16, 25, etc.). En este caso se marca sólo el paquete de cada parcela.

En el mercado se encuentran diferentes tipos de etiquetas de madera, metal o plástico. En la figura 2 se muestra una etiqueta de plástico que se puede doblar y que comúnmente se usa en jardinería.

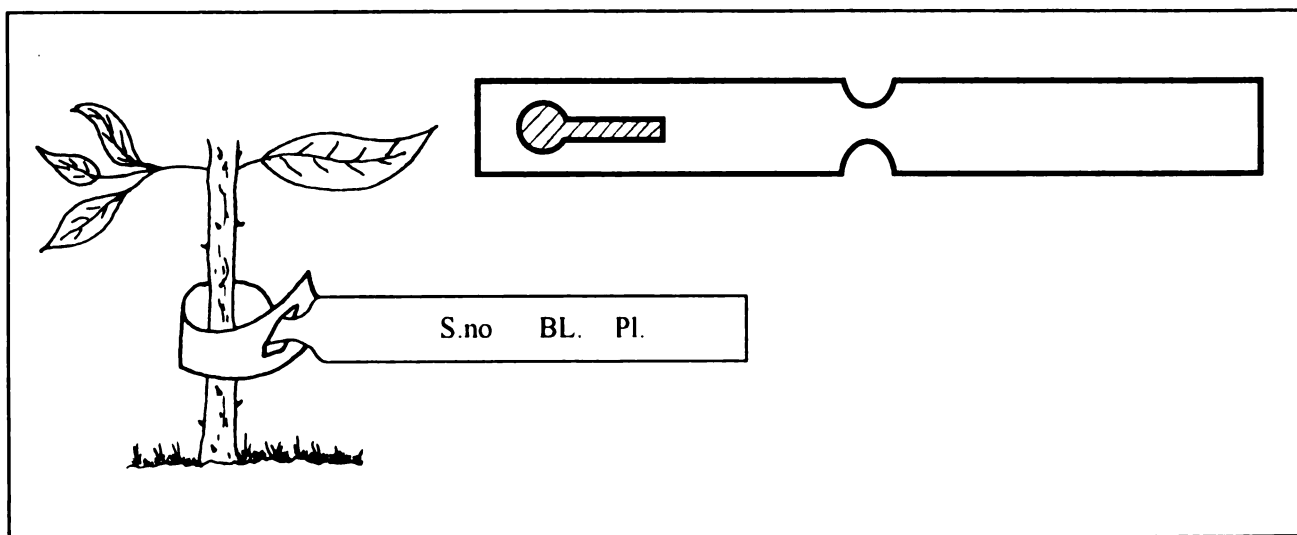


Figura 2. Etiqueta plástica para marcar plántulas en vivero.

Para seleccionar las etiquetas se debe considerar su durabilidad. Las etiquetas deben durar al menos la fase de establecimiento, hasta que se elaboren los registros permanentes, incluyendo los croquis y mapas. Para escribir los códigos y números en las etiquetas, también se deben usar tintas o formas duraderas, por ejemplo, marcadores permanentes, lápices especiales o marcas en bajo relieve en las etiquetas metálicas.

### **3.2 Preparación, empaque y transporte al sitio de plantación**

La regla básica en esta fase es evitar en todo momento la desecación de la raíces, especialmente las más finas. Para ello se deben seguir las mismas precauciones y métodos que se aplican ordinariamente para el establecimiento de plantaciones, los cuales dependen de las condiciones ambientales y de los recursos disponibles: clima, facilidades de transporte, mano de obra disponible, etc. Se debe tener especial cuidado teniendo en cuenta los costos adicionales que genera el establecimiento de los ensayos genéticos.

En relación al transporte de plantas del vivero al sitio de plantación, es importante no introducir sesgos. En principio no se debe hacer selección de plantas a nivel de vivero o durante la siembra. En plantaciones corrientes, generalmente se descartan las defectuosas o suprimidas. Sin embargo, a veces las plantas pueden ser demasiado pequeñas o débiles para sobrevivir al trasplante por lo que es necesario eliminarlas del ensayo. Estas plantas no contribuyen a las observaciones posteriores pero se pueden incluir en los registros de vivero.

Las plantas se pueden llevar al sitio de plantación en diferentes tipos de contenedores, tales como bandejas hechas de tabla, plástico, mallas metálicas o empacadas en bolsas o recipientes especialmente desarrollados para el transporte de plantas. Las bolsas pueden ser de papel con doble fondo, el cual su forro interior es impermeable.

### **3.3 Plantación**

Se asume que las plantas llegan al sitio de plantación en buena condición.

Cuando la distancia entre el vivero y el sitio es larga, las plantas se deben transportar de una sola vez para algunos días de trabajo o quizás para todo el experimento. En este caso se deben hacer los preparativos (en el área de plantación o algún lugar cercano) para mantener las plantas y especialmente las raíces húmedas y vivas. Puede ser necesario hacer bancales temporales bajo la sombra y tener acceso a riego.

La ubicación temporal de las plantas antes de transferirlas al campo se puede ordenar de acuerdo al esquema de plantación planeado o en el orden numérico de los bloques y las parcelas.

El procedimiento para la operación de plantación depende del tipo de experimento y de si las plantas o los lotes se localizan previamente en los bloques y parcelas antes de la siembra. Para parcelas de más de un árbol y un limitado número de tratamientos (menos de 50) la aleatorización y localización generalmente se hace con anticipación y los grupos de plantas se pueden ubicar en sus respectivas parcelas inmediatamente, aunque no un número mayor del que se planta en un día. La ubicación de los grupos de plantas en la esquina inferior izquierda de la parcela es una práctica común para asegurar la localización correcta de los tratamientos.

En ensayos con parcelas de un solo árbol y muchos tratamientos (genotipos), como por ejemplo ensayos de progenie y ensayos clonales, la aleatorización se realiza cuidadosamente durante la plantación. Para efectuar esto correctamente, todas las plantas de cada bloque deben estar etiquetadas. Cada planta se toma al azar de la bandeja durante la siembra. La ventaja de este método es que se ahorra el tiempo que se invierte en una aleatorización previa y en encontrar y localizar cada planta individual durante la siembra.

Sin embargo, el método requiere de un chequeo completo del ensayo y de un registro riguroso de la ubicación de las plantas en las parcelas y bloques después del establecimiento.

### **3.4 Distancia de plantación**

Como se mencionó antes, es importante mantener un distanciamiento uniforme entre plantas, con el objeto de minimizar una competencia irregular o condiciones variables para el desarrollo.

Existen diferentes métodos que se pueden utilizar, dependiendo de los recursos disponibles y del material. La forma más segura para marcar los huecos es utilizar una cinta metálica, tanto para la marcación realizada previamente o durante la siembra. También se puede usar una cuerda marcada a la distancia de plantación, siempre y cuando no sea muy flexible y se estire cuando está tensa o húmeda. Una buena forma de comprobación cuando los hoyos no han sido marcados previamente, es ver si la distancia de la última planta en la hilera a la línea de borde de un bloque es la mitad de distancia de plantación.

Naturalmente, pueden ocurrir algunas desviaciones cuando se planta en áreas pedregosas o en áreas con troncos o ramas residuales de alguna deforestación, pero estas desviaciones se deben mantener al mínimo.

La selección de la distancia de plantación depende de aspectos del plan experimental relacionados con la duración (corto o largo plazo), tasa de crecimiento esperada y el diseño experimental. El punto es, generalmente, eliminar la competencia entre arboles individuales y entre parcelas (efectos de borde).

La distancia de plantación puede estar influenciada por el tamaño del área experimental y la cantidad de limpiezas requeridas. Distanciamientos más amplios implican mayores áreas y una mayor probabilidad de aumentar la variabilidad ambiental dentro de bloques.

Por lo tanto, se tiene que decidir el tiempo de evaluación del ensayo (vida útil), ya sea antes de que se empiece la competencia, o para un período mayor en el que se incluyen raleos.

Tradicionalmente se utilizan distanciamientos de 2x2, 2x3 ó 3x3 m, y el programa de evaluaciones se diseña tomando en cuenta el espaciamiento empleado.

### **3.5 Replante**

Casi nunca todas las plantas sobreviven la fase de establecimiento y surge la interrogante sobre la necesidad de replantar el material perdido.

Se debe hacer una evaluación del material perdido pocos meses después de plantado o como máximo después de una estación de crecimiento. Con especies tropicales de rápido crecimiento, el replante si fuera necesario, se debe efectuar lo más pronto posible y no después de los tres meses de la plantación. Los árboles de replantes posteriores casi siempre son suprimidos y no se desarrollan; son eliminados en el primer raleo o mueren.

Algunas eventualidades menores que no afectan seriamente el experimento también se deben registrar.

En el caso de pérdidas considerables de plantas en las que se reduce significativamente su número en las parcelas, se debe considerar el replante. Para tales propósitos se debe mantener en el vivero plantas suficientes de cada lote para el replante, por el tiempo que sea necesario según la especie y la situación. En algunos casos, el replante se puede hacer en la siguiente estación de crecimiento (especies o situaciones de crecimiento lento) o lo más pronto posible con especies de rápido crecimiento.

El replante puede tener un efecto en los resultados del experimento, por lo que en las evaluaciones se debe tener en cuenta cuales plantas son de replante. Para esto es necesario registrarlas y ubicarlas en los mapas del ensayo.



### **3.6 Comprobación y registro**

Además de comprobar y registrar la ubicación real de todas las plantas, cualquiera que fuera el método de aleatorización, también se deben tomar notas de las circunstancias que ocurren durante el establecimiento. Estas se pueden incorporar posteriormente en el Reporte de Establecimiento, el cual será tratado en mayor detalle en la Sección 4 y en el Anexo 1. La información de mayor interés es la siguiente:

- a) Descripción del sitio de plantación con respecto a los aspectos físicos más relevantes que pueden incluir uso y vegetación anterior, suelo, topografía, exposición, tratamientos anteriores al establecimiento.
- b) Condiciones durante las operaciones de plantación: estado del tiempo (clima), método de establecimiento y tiempo utilizado, problemas y otros datos que puedan influenciar el futuro desarrollo del experimento.

## **4. INFORMES DEL ENSAYO**

En esta sección se discutirá la documentación que se considera necesaria para una adecuada implementación de un ensayo. Para cada experimento se debe preparar un Informe de Ensayo, preferiblemente de acuerdo a procedimientos estandarizados. El Informe de Ensayo contiene un Informe de Establecimiento y un Informe de Finalización.

### **4.1 Informe de Establecimiento**

En el Anexo 1 se muestra un ejemplo de un Informe de Establecimiento para experimentos de mejoramiento forestal utilizado en Dinamarca, el cual se basa en muchos años de experiencia. Algunos elementos del informe son específicos para Dinamarca, pero la mayoría de la información requerida es aplicable a la mayor parte de las situaciones.

Un Informe de Establecimiento es un documento de trabajo que define los objetivos y la escala de tiempo, provee información y describe aspectos especiales del experimento. Debe indicar además los procedimientos para el mantenimiento y la evaluación.

Más explícitamente el Informe de Establecimiento tiene los siguientes usos:

- a) Fuente de información para todas las personas activamente relacionadas, responsables administrativamente o que trabajan en campos de investigación similares.
- b) Base para la supervisión, mantenimiento y evaluación.
- c) Registro de los tratamientos silviculturales (mantenimiento) o de incidentes que puedan afectar los resultados (eventos accidentales como fuego, tormentas, daños por animales o el hombre, etc.). También como registro de las mediciones y observaciones. Esta información constituye el diario del experimento.
- d) Documentación de la información genética del material del ensayo.

Se debe enfatizar que la principal función del Informe de Establecimiento es servir como un documento de trabajo para las operaciones de campo y por lo tanto, la documentación sobre el material genético debe ser resumida, pero complementada con información adicional del sistema de almacenamiento de datos, cuando así se requiera.

#### **4.1.1 Aspectos específicos del Informe Experimental**

El Informe Experimental se puede dividir en los siguientes componentes (aunque no necesariamente en el mismo orden):

- A. Objetivos.
- B. Documentación.
- C. Descripción.
- D. Programación de actividades.
- E. Diario.

##### **A. Objetivos**

Los objetivos se deben formular en forma clara y concisa. Estos incluyen las metas principales de la investigación (evaluación de procedencias, progenies o clonales). También se establecen metas más específicas, relacionadas o complementarias del objetivo principal. Por ejemplo, se puede combinar la evaluación de procedencias y familias.

##### **B. Documentación**

Incluye la identificación del experimento por un número de registro, referencias con respecto a la repetición del experimento en otros sitios (por número de registro), localización geográfica complementada con mapas, mes y año de

establecimiento, año de propagación del material experimental (edad) y tamaño del área experimental.

La información sobre el material experimental se puede presentar en un cuadro resumen que incluye números, designación, origen y otra información adecuada.

También se necesita una breve descripción de dónde, cómo y cuándo se produjeron las plantas.

Un aspecto muy importante de la documentación es la elaboración de buenos mapas mostrando la localización geográfica (mapas físicos estándar) y el diseño del experimento en forma detallada (Ver Anexo 2). Este último debe incluir un croquis de una parcela, mostrando la forma de ubicación de los postes o estacas con respecto a los árboles, ya que esto facilita la orientación durante las observaciones y mediciones de campo, particularmente si los postes están escondidos entre la maleza o en el sotobosque o han desaparecido.

Finalmente, se deben establecer acuerdos con el dueño de la tierra o el administrador con respecto a la supervisión, protección y mantenimiento del experimento.

### **C. Descripción**

Esta sección incluye principalmente la descripción de las condiciones del área experimental antes del establecimiento y de las circunstancias después de la plantación.

El propósito de la primera es describir aspectos del sitio experimental que puedan afectar la evaluación o los resultados, o que puedan justificar el arreglo de los bloques y las parcelas.

Algunos aspectos útiles de registrar son los siguientes:

1. Uso y vegetación anterior: especies arbóreas o tipos de bosque, o anteriores cultivos agrícolas.
2. Condiciones topográficas: plano, ondulado o con pendiente fuerte, indicando la orientación de la exposición al sol.
3. Las condiciones de drenaje, especialmente cuando no es uniforme.
4. Efectos de sombra o protección causada por la vegetación vecina.

5. Zanjas y senderos que afectan el diseño experimental. Se deben indicar también en el mapa del experimento.

Se deben describir otras características físicas que puedan afectar el comportamiento del material evaluado o la precisión del experimento.

También es importante cualquier variación relevante en el tipo o la textura del suelo.

Adicionalmente se deben describir los aspectos técnicos del establecimiento: la fecha y la duración de las operaciones de plantación, así como el método empleado. Las condiciones del tiempo durante el transporte y la siembra son importantes para explicar el éxito o las fallas en el establecimiento.

Es necesario anotar la demarcación y el etiquetado, así como la localización temporal de plantas.

### Diseño experimental

Se debe especificar el tipo de diseño (bloques completos al azar, látice, cuadrado latino, etc.) y el número de repeticiones. La descripción del diseño y su correspondiente análisis de varianza debe ser descrito o referido a algún libro de texto relevante.

La descripción detallada de la parcela debe incluir:

Número de plantas por parcela.

Distancia de plantación.

Forma de demarcación.

El croquis del diseño experimental, el cual generalmente es una copia estilizada y cuidadosa del mapa del ensayo, muestra la distribución de los tratamientos (procedencias, familias, etc.) en las parcelas y los bloques.

El sistema de numeración juega un papel importante en el registro sistemático de los árboles individuales. Por este motivo se puede aplicar un sistema de coordenadas, el cual posibilita al investigador a encontrar cada parcela o árbol individual, usando los valores "x" y "y" de los ejes de coordenadas imaginarios (Anexo 2). Note que existe un valor para la parcela y otro para cada árbol individual dentro de las parcelas, los cuales en combinación con el número de bloque brindan una identificación certera de la localización de cada planta.

Con el fin de estandarizar la ubicación de coordenadas se ha decidido localizar el punto cero en la esquina suroeste del experimento. En ocasiones es

necesario introducir dos sistemas de coordenadas si los bloques están separados.

#### **D. Programación de actividades**

En la planificación de un experimento, la escala de tiempo para la duración y el cronograma las actividades son (o deben ser) elementos indispensables de un experimento bien manejado.

Las actividades que necesitan ser programadas son aquellas relacionadas con las edades o años de evaluación y con el tipo de medición que se pretende realizar en cada evaluación. Por ejemplo, en la primera evaluación solo se mide la sobrevivencia y la altura, mientras que en evaluaciones posteriores se puede medir o calificar características como la rectitud del fuste, la ramificación, salud, floración, etc.

El tiempo límite o la duración de experimento estará definido por el programa de evaluaciones propuesto y se deberá preparar al terminar un Informe de Finalización.

En el plan general de algunos experimentos se incorporan los tratamientos silviculturales. Se pueden prever uno o dos raleos indicando el grado de desarrollo y los métodos de raleo (selectivo o sistemático) que se aplicarán.

#### **E. Diario**

Los experimentos se deben visitar regularmente para observar el desarrollo de los árboles y cualquier cambio ambiental que pueda influir en parte o en todo el ensayo.

En cada visita se debe redactar una nota pequeña y concisa indicando la persona y la fecha de la visita. Esta nota puede contener observaciones generales o sobre necesidades específicas como limpiezas, protección contra fuego y contra daños por animales o personas, etc.

De esta forma el diario es como el historial de las condiciones físicas del experimento y es la base para posibles tratamientos silviculturales y su programación.

El diario es un complemento no estandarizado de las evaluaciones sistemáticas y brinda parte de la información que se incluye en el Informe de Finalización.

Cada investigador decide sobre la conveniencia de llevar el diario en un libro de notas separado o en hojas separadas adjuntas a la copia de campo del Informe de Establecimiento.

## 4.2 Informe de Finalización

Un experimento finaliza cuando se ha realizado la última evaluación estipulada y no se considera necesario efectuar observaciones adicionales. Esto debe establecerse claramente en un Informe de Finalización, preferiblemente con un formato estandarizado, (Anexo 1).

Aunque existen ventajas obvias de efectuar estos informes finales, a menudo se omite esta parte del procedimiento experimental.

Primeramente, se debe aclarar completamente al dueño del área del ensayo y a los administradores de la investigación que el experimento ha finalizado, ya sea de acuerdo a lo planeado o por otras razones.

En segundo lugar, el informe debe establecer en forma concisa si: 1) el experimento logró su objetivo o 2) si sólo se hizo parcialmente o si no se logró del todo. En este último caso se deben explicar las causas del fracaso total o parcial. Algunos motivos pueden ser por ejemplo:

- a) Alteración o deterioro del sitio experimental.
- b) Experimento mal diseñado.
- c) Experimento insuficientemente evaluado.
- d) Negligencia en el mantenimiento.
- e) Otras razones.

Otra información útil que se puede agregar es la siguiente:

- a) Un resumen de las evaluaciones y observaciones: hechos eventuales, con referencia a los archivos o bases de datos para obtener información más detallada.
- b) Referencias y publicaciones sobre el experimento.

La extensión de la información que se incluya depende del tipo de experimento o de la opinión del investigador individual.

El papel más importante y especial de los informes de finalización radica en la obligación de revisar las circunstancias que fueron decisivas para un mayor o menor éxito en la ejecución del experimento. ¿Fueron realistas los objetivos del ensayo?

¿Fue apropiada la estructura y el diseño experimental? ¿Fue la protección y el mantenimiento adecuado? ¿Se consideraron en forma suficiente otros factores?

Cuando se reúne la experiencia de muchos ensayos y se integra en la rutina del procedimiento experimental, existen mayores probabilidades de lograr experimentos más eficientes en el futuro.

## 5. LITERATURA SELECCIONADA

- Burley, J.; Wood, P.J.** 1976. A manual on species and provenance research with particular reference to the tropics. Department of Forestry. Commonwealth Forestry Institute. University of Oxford. Tropical Forestry Paper No.10.
- Carter, E.F.** 1987. From seed to trial establishment. A handbook giving practical guidelines in nursery practice and the establishment of simple species and/or provenance trials. Forest Research, CSIRO, Australia.
- Graudal, L.** 1992. Introduction to principles in design and evaluation of tree improvement experiments. Danida Forest Seed Centre. Humlebaek, Dinamarca. Lecture note No. D-6. 51p.
- Keiding, H.** 1980. Guide for preparation of experimental reports at the forest tree improvement section, Arboretum, Denmark. Internal report. Unpublished.
- Keiding, H.** 1991. Gene conservation and tree improvement. Danida Forest Seed Centre. Humlebaek, Dinamarca. Lecture note No. D-9. 18p.
- Keiding, H.** 1992. Field testing practices of a tree improvement programme. Danida Forest Seed Centre. Humlebaek, Dinamarca. Lecture note No. D-5. 17p.
- MacDicken, K.G.; Wolf, G.V.; Briscoe, C.B.** 1991. Standard research methods for multipurpose trees and shrubs. Winrock International Institute for Agricultural Development. Multipurpose Tree Species Network Research Series.

## 6. ANEXOS

### Anexo 1

Esquema de un

### INFORME DE ENSAYO

Referencia al texto indicada por el número de la sección

### INFORME DE ESTABLECIMIENTO

#### A. CARATULA (de cartón rígido)

Designación de la institución, ejemplo:

CENTRO DE MEJORAMIENTO DE TECA

Ngao, Lampang

Tailandia

Número de registro (Del experimento):

TITULO (mayúsculas):

ENSAYO DE PROCEDENCIAS DE TECA  
(*Tectona grandis* L.)

**Localidad:** Localización geográfica: Provincia/Departamento, Cantón/Municipio, pueblo más cercano, nombre del bosque, etc

**Fecha:** Se refiere al reporte (mes, año)

**Nombre:** investigador a cargo



**CENTRO DE MEJORAMIENTO DE TECA**

**Ngao, Lampang**

**Tailandia**

**Ensayo No. 1P 38**

**Año de siembra: 1973**

**Año de establecimiento: 1974**

**ENSAYO INTERNACIONAL DE**

**PROCEDENCIAS DE TECA**

**Pah Nok kau, Tailandia**

**Investigador a cargo:**

**Fecha:**

**B. Páginas de 1 a "n".****Número de registro (4.1.1. B):**

Número de registro de los experimentos paralelos

**TITULO:** El mismo de la portada

**Localidad:** Suficientemente detallada para que cualquiera pueda encontrar el experimento 4.1.1 B. Puede ser complementada por un croquis o mapa de referencia. Incluir latitud, longitud y altitud.

**Establecimiento (4.1.1 B.):** mes y año.

**Año de siembra:** indica la edad de las plantas en cualquier evaluación u observación subsecuente.

**Area:** Tamaño del experimento en ha o m<sup>2</sup>.

**Objetivos (4.1.1 A.):**

**Actividades propuestas (4.1.1 D.):** Cronograma indicando el año y el tipo de las evaluaciones planeadas en las diferentes etapas.

**Duración (4.1.1 D.):** de las actividades y del experimento.

**Descripción del sitio (4.1.1 C.):** Condiciones antes y después del establecimiento.

**Material experimental: (4.1.1 B.)**

a: Cuadro resumen de los lotes de plantas por número de referencia, origen, mejoramiento y otra información relevante.

b: Cómo, cuándo y dónde se produjeron las plantas.

**Diseño experimental (4.1.1 C.)**

**Establecimiento (4.1.1 C.)**

Descripción de las circunstancias relacionadas con la preparación del sitio y la siembra.

**Acuerdos con los dueños de la tierra (4.1.1 B.)**

**C. Mapas (4.1.1 C.)**

2 Croquis del diseño experimental (bloques completos al azar, con 8 repeticiones, ver Anexo 2).

**INFORME DE FINALIZACION (Sección 4.2)**

Número de registro

Título

Localidad

Año de establecimiento

Edad de finalización

Objetivo

Copia del informe  
del experimento

Fecha de finalización

Razones de la finalización

1. Objetivos logrados  
Resultados no estipulados obtenidos
2. Objetivos no logrados (parcial o totalmente),  
debido a:
  - a) Alteración o deterioro del sitio experimental.
  - b) Experimento mal diseñado.
  - c) Experimento insuficientemente evaluado.
  - d) Negligencia en el mantenimiento.
  - e) Otras razones.

**Referencias:**

Almacenamiento de los datos de las mediciones o sistema de archivo (información detallada).

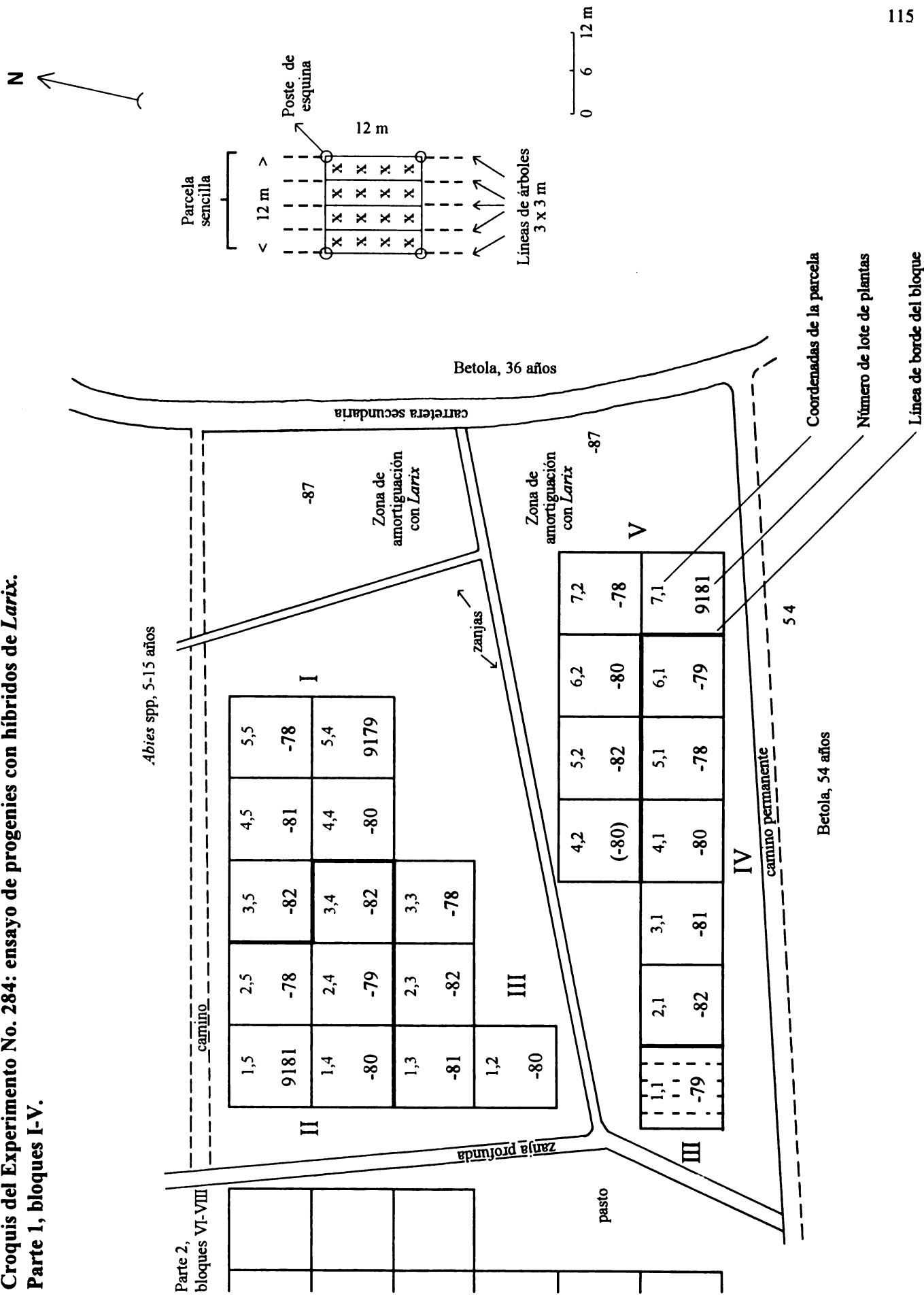
Documentos y publicaciones (si existen).

**Condiciones del experimento a la finalización**

Breve descripción indicando éxitos y fracasos para mejorar la planificación y ejecución de experimentos subsecuentes

**Firma:** Investigador a cargo.

**Croquis del Experimento No. 284: ensayo de progenies con híbridos de *Larix*.  
Parte 1, bloques I-V.**



Parte 2, bloques VI-VIII

|  |  |  |  |  |  |  |  |
|--|--|--|--|--|--|--|--|
|  |  |  |  |  |  |  |  |
|  |  |  |  |  |  |  |  |
|  |  |  |  |  |  |  |  |
|  |  |  |  |  |  |  |  |

**I**

|      |     |     |     |      |
|------|-----|-----|-----|------|
| 1,5  | 2,5 | 3,5 | 4,5 | 5,5  |
| 9181 | -78 | -82 | -81 | -78  |
| 1,4  | 2,4 | 3,4 | 4,4 | 5,4  |
| -80  | -79 | -82 | -80 | 9179 |
| 1,3  | 2,3 | 3,3 |     |      |
| -81  | -82 | -78 |     |      |
| 1,2  |     |     |     |      |
| -80  |     |     |     |      |

**II**

|       |     |     |      |
|-------|-----|-----|------|
| 4,2   | 5,2 | 6,2 | 7,2  |
| (-80) | -82 | -80 | -78  |
| 4,1   | 5,1 | 6,1 | 7,1  |
| -80   | -78 | -79 | 9181 |
| 2,1   | 3,1 |     |      |
| -82   | -81 |     |      |

**III**

|     |  |  |  |
|-----|--|--|--|
| 1,1 |  |  |  |
| -79 |  |  |  |

**IV**

|       |     |     |      |
|-------|-----|-----|------|
| 4,2   | 5,2 | 6,2 | 7,2  |
| (-80) | -82 | -80 | -78  |
| 4,1   | 5,1 | 6,1 | 7,1  |
| -80   | -78 | -79 | 9181 |
| 2,1   | 3,1 |     |      |
| -82   | -81 |     |      |

**V**

|       |     |     |      |
|-------|-----|-----|------|
| 4,2   | 5,2 | 6,2 | 7,2  |
| (-80) | -82 | -80 | -78  |
| 4,1   | 5,1 | 6,1 | 7,1  |
| -80   | -78 | -79 | 9181 |
| 2,1   | 3,1 |     |      |
| -82   | -81 |     |      |

# **INTRODUCCION A LOS PRINCIPIOS SOBRE DISEÑO Y EVALUACION DE EXPERIMENTOS DE MEJORAMIENTO GENETICO FORESTAL**

**(Introduction to principles in design and evaluation  
of tree improvement experiments)**

**NOTA DE CLASE No. D.6**

**Recopilado por  
L.Graudal**

**Humblebaek, Dinamarca. Agosto 1993**

**CONTENIDO**

|   | <b>PAGINA</b> |
|---|---------------|
| <b>1. INTRODUCCION</b>  | <b>119</b>    |
| <b>2. FUENTES DE VARIACION</b>  | <b>119</b>    |
| <b>3. VALORES GENOTIPICOS Y HEREDABILIDAD</b>                           | <b>122</b>    |
| <b>4. PLANIFICACION Y DISEÑO DE EXPERIMENTOS</b>                        | <b>123</b>    |
| 4.1 Planificación de experimentos                                       |               |
| 4.2 Elementos del diseño experimental y terminología estadística común. |               |
| 4.3 Ensayos de campo y modelos estadísticos simples.                    |               |
| 4.4 Modelos y diseños estadísticos más complejos                        |               |
| 4.5 El diseño de campo  |               |
| <b>5. EVALUACION</b>  | <b>131</b>    |
| 5.1 Mediciones  |               |
| 5.2 Análisis estadístico  |               |
| <b>6. SISTEMAS DE COMPUTO Y LITERATURA PARA EL ANALISIS DE DATOS</b>    | <b>136</b>    |
| <b>7. LITERATURA SELECCIONADA</b>                                       | <b>137</b>    |
| <b>ANEXO: Ejemplo de un ensayo combinado de especies y procedencias</b> | <b>140</b>    |

## 1. INTRODUCCION

El presente documento es extraído en forma parcial del "Manual para la investigación sobre especies y procedencias con referencia especial a los trópicos" compilado por Burley y Wood (1976) (Capítulos 4 y 6) y de "Métodos estandarizados de investigación para árboles y arbustos de uso múltiple" editado por MacDicken *et al.* (1991).

El propósito de esta nota es señalar algunos de los principios básicos en el diseño y evaluación de experimentos comunes, tales como ensayos de especies, de procedencias o de progenie. En las referencias citadas y en la literatura en general se pueden encontrar lineamientos detallados para las prácticas de campo y para los cálculos relativos al análisis. (Ver sección 6 "Literatura y sistemas computadorizados para el análisis de datos"). Este documento se puede leer sin tener conocimiento específico sobre las técnicas estadísticas, pero la aplicación de los principios requiere de ese conocimiento a nivel elemental (correspondiente, por ejemplo, al curso corto de Snedecor y Cochran, 7<sup>ma</sup> edición, 1980).

En el anexo se presenta un ejemplo comprensivo de un ensayo combinado de especies y procedencias, el cual puede ayudar a aclarar los diferentes conceptos y aspectos tratados en este documento.

## 2. FUENTES DE VARIACION

El mejoramiento genético consiste en la manipulación de la variación natural existente.

La variación fenotípica puede ser el resultado de la combinación de:

1. Variación en el desarrollo (edad). Por ejemplo, un árbol maduro es más alto que una plántula de la misma especie.
2. Variación ambiental. Por ejemplo, un árbol creciendo en un buen suelo es más alto que otro de la misma edad y especie en un suelo malo.
3. Variación genética. Por ejemplo, un árbol es más alto que otro de la misma edad y especie, creciendo en un sitio idéntico.

El trabajo de los mejoradores forestales consiste en identificar el componente de variación genética que pasa de los progenitores a la progenie, y aislarlo de los efectos ambientales y de desarrollo.

La base del mejoramiento forestal radica en la posibilidad de seleccionar árboles que posean una superioridad heredable (en lugar de no heredable) en características deseables (Willan, *et al.*, 1989).

La variación en el desarrollo (edad) se puede eliminar fácilmente en un experimento utilizando sólo plantas de la misma edad en el establecimiento. Por este motivo, la variación en el desarrollo no se discutirá en adelante en este documento. Sin embargo, si se comparan ensayos de edad diferente, se puede utilizar el análisis de correlación genética (Burdon, 1977).

La variación ambiental se puede clasificar en tres niveles:

- Variación entre sitios. Por ejemplo, la misma procedencia generalmente se comporta diferente en distintas latitudes y altitudes.
- Macrovariación dentro de un sitio. Por ejemplo, puede existir un gradiente de fertilidad de un extremo a otro de un terreno o finca.
- Microvariación dentro de un sitio. Inducida por la existencia de diferencias no sistemáticas en, por ejemplo, la disponibilidad de nutrientes, lo cual ocurre frecuentemente aún a distancias muy cortas en el mismo sitio.

La variación ambiental, entonces, no puede ser eliminada completamente. Sin embargo, se puede reducir plantando en el mismo sitio los árboles que se van a comparar. Este aspecto se discutirá con más detalle en la Sección 4.3.

Para separar la variación genética de la ambiental es necesario identificar primero la variación total. Debido a que es imposible incluir toda la variación, por ejemplo, una población completa en un ensayo, el investigador debe seleccionar una o más muestras de la variación existente para representar toda la población, tanto en términos de composición genética como de los diferentes ambientes donde la especie crece. Este proceso de muestreo introduce una nueva fuente de variación:

4. La variación debida al muestreo (error de muestreo), que incluye tanto variación genética como ambiental.

El muestreo es tratado por Palmberg (1980) y Turnbull (1975), entre otros. Inicialmente el muestreo se realiza en todo el rango de distribución de la especie. Idealmente la exploración taxonómica y botánica debe preceder la recolección, pero



la exploración y la recolección se hacen a menudo en forma combinada. El número de procedencias (fuentes de semilla) que se incluye en la muestra depende de la extensión, de la heterogeneidad del rango de distribución y de la diversidad genética de la especie. Se considera preferible de 10 a 30 procedencias bien distribuidas, incluyendo tanto procedencias de áreas donde ocurre un desarrollo óptimo como de sitios marginales. De cada procedencia se recolecta semilla de 25-30 árboles (del promedio o no inferiores al promedio) que tenga un papel dominante o codominante en rodales "normales".

Los rodales deben tener una edad en la que producen suficiente cantidad de semilla, tanto para propósitos prácticos como genéticos.

En el caso de especies introducidas, las semillas se deben de recolectar, siempre que sea posible, de rodales de origen conocido.

Para evitar la inclusión en la muestra de árboles genéticamente muy relacionados (de alta consanguinidad) o árboles con una tasa anormalmente alta de autopolinización, se considera necesario que en rodales naturales los árboles que se incluyen en la muestra (semilleros) estén separados al menos de 100 a 300m. Generalmente en plantaciones los árboles adyacentes y los distanciados no están emparentados entre si debido a la mezcla que se hace de la semilla y, por tanto, no se establecen restricciones con respecto a la distancia entre los árboles seleccionados para la muestra.

Existe todavía una quinta fuente de variación a considerar:

5. El error experimental, derivado de errores en la evaluación.

El error de muestreo y el error experimental forman en combinación la variación residual. Esta incluye la variación que queda después de identificar la variación genética y ambiental, excluyendo, por supuesto, la variación genética y ambiental que surge del muestreo, tal como se vio antes.

Una última fuente de variación es el error sistemático, formado por los errores en el manejo del experimento, tal como el establecimiento de una procedencia equivocada en alguna parcela. Este tipo de error no puede ser considerado en un modelo estadístico por lo que estará incluido dentro de la variación residual. Se debe realizar un gran esfuerzo para evitar este tipo de errores, a través del registro cuidadoso y el control ("chequeo") frecuente durante todo el proceso experimental. (Keiding, 1992).

### 3. VALORES GENOTÍPICOS Y HEREDABILIDAD

En experimentos de mejoramiento forestal se observan y comparan diferentes caracteres, como por ejemplo el crecimiento en altura. El valor observado de un árbol es su valor fenotípico. El valor fenotípico (F) está determinado por la constitución genética del árbol (componente genético = G) y por el ambiente en que se ha desarrollado (componente ambiental = E).

$$F = G + E$$

De esta manera, la variación total de los valores fenotípicos está compuesta por la variación genética y la variación ambiental.

$$V_F = V_G + V_E$$

Donde:

- $V_F$ : varianza fenotípica entre individuos
- $V_G$ : la varianza genética causada por la variación genética
- $V_E$ : la varianza ambiental causada por la variación ambiental

La varianza es una medida métrica de la variabilidad. La varianza se define como la suma de los cuadrados de la desviación de cada valor observado con respecto de la media aritmética de dichos valores, dividida por el número de valores observados menos uno (1).

La proporción de la varianza fenotípica que es causada por la variación genética se denomina "heredabilidad en sentido amplio =  $H^2$ ".

$$H^2 = \frac{V_G}{V_F} = \frac{V_G}{V_G + V_E}$$

Para mayores detalles sobre este tema vea Wellendorf y Ditlevsen (1992).

La comparación de la productividad de, por ejemplo, diferentes procedencias en un experimento genético, se puede realizar mediante el cálculo de la diferencia (desviaciones) entre la media fenotípica de cada procedencia y la media general de todo el experimento. Para lograr una mejor perspectiva de la productividad de las procedencias, el valor genotípico se puede estimar multiplicando las desviaciones por la heredabilidad en sentido amplio (Keiding, Wellendorf y Lauridsen, 1986).

Estas desviaciones "más verdaderas" son más pequeñas, por lo que  $H^2$  es llamado en ocasiones factor de "reducción".

## 4. PLANIFICACION Y DISEÑO DE EXPERIMENTOS

### 4.1 Planificación de experimentos.

La realización de un experimento consta de varias fases, por ejemplo:

- Formulación y análisis del problema
- Definición de objetivos
- Planificación detallada del experimento
- Establecimiento (plantación, medición y manejo)
- Análisis estadístico
- Conclusiones

La identificación y análisis del problema ayuda a la definición de los objetivos y del diseño experimental más adecuado para lograr los objetivos y solucionar el problema.

Si el problema es la falta de leña y forraje en una área determinada, se necesita entonces identificar especies de rápido crecimiento productoras de leña y/o forraje, que sean aceptables para los usuarios potenciales. Si ya se conocen buenas especies en el área, probablemente sea deseable identificar las procedencias o los individuos más productivos. Si, por ejemplo, se sabe que *Acacia tortilis* es una buena productora de leña y forraje, se podría suponer que algunas procedencias son mejores que otras. Este supuesto se conoce como la hipótesis. Para probar la hipótesis se planifica un experimento con el objetivo de determinar la productividad relativa de biomasa total de leña, hojas y yemas, de varias procedencias de *A. tortilis*, en uno o varios sitios bajo un régimen de manejo específico y común a todas las procedencias.

La definición de objetivos es el paso más crucial en cualquier proceso de investigación. Se deben definir claramente los límites de la población (o poblaciones) bajo estudio, como también los límites de los resultados que se obtengan. Se debe tener especial cuidado de no extrapolar los resultados, por ejemplo, a clases de edad diferentes o condiciones de sitio distintas de las cubiertas en el experimento (o experimentos).

## 4.2 Elementos del diseño experimental y terminología estadística común.

Los métodos estadísticos usados en experimentos genéticos de especies, procedencias, progenie o clones, son los mismos que se usan en otros campos técnicos y de investigación. Para comprender la literatura sobre experimentos de mejoramiento forestal, es necesario familiarizarse con los elementos del diseño experimental y la terminología estadística más usada: tratamientos, unidad experimental, ensayos comparativos, variable, repetición, aleatorización, etc.

En los experimentos se comparan varios tratamientos. La palabra tratamiento debe entenderse en su sentido más amplio. Esto incluye tanto los diferentes métodos silviculturales como los distintos tipos de material de plantación que se prueban y comparan en el experimento. En un ensayo de crecimiento se pueden comparar, por ejemplo, diferentes fertilizantes o diferentes procedencias. En el primer caso los tratamientos son los diferentes fertilizantes y en el último son las procedencias. En ensayos de mejoramiento genético forestal, los tratamientos típicamente son diferentes especies, procedencias, progenies o clones, o combinaciones como especies/procedencias o procedencias/progenie.

Para comparar los tratamientos, estos se aplican a las llamadas unidades experimentales. Una unidad experimental puede ser una parcela en un ensayo de campo. En un ensayo de procedencias, varios individuos de una misma procedencia (es decir, de un tratamiento) se plantan en la misma parcela. En un experimento generalmente el número de individuos por parcela es fijo (constante). Por otra parte, varias parcelas del mismo experimento (repeticiones) contienen el mismo tratamiento (procedencia).

En los llamados ensayos comparativos, los tratamientos que se comparan se aplican a unidades experimentales tan idénticas como sea posible, para asegurarse así que las diferencias observadas se deban a los tratamientos y no a otros factores.

La respuesta observada o valores de la variable observada en un ensayo son los resultados de las mediciones hechas en las unidades experimentales. Una variable es un carácter cuantitativo o cualitativo (altura total, rectitud, etc.) que puede asumir diferentes valores. En ensayos de campo, generalmente el valor observado en una parcela es el valor medio de los individuos evaluados en la misma. Por ejemplo, una procedencia puede estar representada por 16 individuos en cada parcela. Cuando se evalúa alguna variable de la procedencia se pueden medir los 16 árboles de la parcela (o una muestra de ellos) y calcular el valor medio, el cual constituye el valor observado para la variable en la parcela.

En experimentos biológicos, siempre existen diferencias entre los valores observados en unidades experimentales que han recibido el mismo tratamiento (por ejemplo, entre las cuatro parcelas con la misma procedencia en un experimento). Es importante poder estimar estas diferencias, las cuales son causadas por los efectos

residuales tratados anteriormente. Debido a esto, se deben establecer repeticiones de los tratamientos y una distribución adecuada de los mismos en las unidades experimentales. El método más común (y adecuado) de distribuir los tratamientos es la aleatorización, la cual se tratará más adelante.

El incremento del número de parcelas por tratamiento (repeticiones) reduce la variación residual asociada con cualquier comparación de las medias de diferentes tratamientos. Teóricamente, la precisión de tales comparaciones es proporcional a la raíz cuadrada del número de repeticiones. En la práctica, sin embargo, existen otros factores que reducen un poco la ganancia en precisión. El principal factor se debe a que para un determinado tamaño de parcela y número de tratamientos, el incremento en el número de repeticiones implica un aumento en el tamaño del experimento y, consecuentemente, una mayor probabilidad de heterogeneidad ambiental del sitio.

Si se asume que la variación residual entre parcelas (parcela a parcela) es aleatoria, siempre habrán parcelas relativamente extremas. Algunas pueden ser relativamente fértiles, tal vez en combinación con un tratamiento específico, particularmente en experimentos en que se comparan tratamientos silviculturales, mientras que otras pueden ser relativamente infértiles. La asignación aleatoria de los tratamientos (Ej. procedencias) a las parcelas es la mejor forma para eliminar sesgos en la estimación de las diferencias entre las medias de los tratamientos. Por ejemplo, puede ocurrir un sesgo si una procedencia particular es plantada sólo en parcelas "malas" o sólo en parcelas "buenas". Esto sería poco probable si la distribución se hace al azar. Además, la asignación aleatoria de los tratamientos garantiza una estimación no sesgada de la variación residual. En experimentos de mejoramiento forestal se usan métodos estadísticos basados en distribuciones aleatorias independientes.

La aleatorización le da a cada tratamiento la misma posibilidad de ocupar cualquier parcela, la cual puede contribuir a una respuesta inusualmente buena o mala. La aleatorización se puede efectuar dándole a cada tratamiento un lote o número y después asignarlos al azar, como en la lotería. Otro método común es usar tablas de números aleatorios (Snedecor y Cochran, 1980).

Los experimentos deben también ser simples y representativos. La simplicidad favorece la exactitud, minimizando así la posibilidad de errores en todas las etapas del experimento. La representatividad es decisiva en la validez de la generalización de los resultados y de las conclusiones que se deriven del experimento. De esta manera, para variables de crecimiento, es importante que los sitios experimentales sean representativos del área donde se va a plantar el material que se seleccione (área de plantación). Por otra parte, en los ensayos de procedencias las plantas deben ser representativas y reflejar tanto como sea posible las procedencias que están siendo probadas.

### 4.3 Ensayos de campo y modelos estadísticos simples.

Un diseño experimental se describe por medio de un modelo de variación. El modelo debe representar la forma en que la respuesta o variable observada (altura, diámetro, rectitud, etc.) es afectada por cada una de las fuentes o causas de variación. Por ejemplo, se puede asumir que la variable de respuesta es el resultado de una combinación aditiva de los efectos genéticos, ambientales y residuales:

$$\begin{array}{ccccccccc} \text{Respuesta} & & \text{Media} & & \text{Efecto} & & \text{Efecto} & & \text{Efecto}^i \\ \text{Observada} & = & \text{General} & + & \text{Genético} & + & \text{Ambiental} & + & \text{Residual} \\ & & & & & & \text{(bloques)} & & \end{array}$$

Este tipo de modelos constituyen la base del análisis de experimentos. Si un sitio experimental es relativamente uniforme y presenta únicamente variación aleatoria de una parcela a otra, entonces un diseño completamente al azar con un número limitado de parcelas por tratamiento (repeticiones) podrá ser un arreglo suficientemente. El modelo es:

$$\begin{array}{ccccccc} \text{Respuesta} & & \text{Media} & & \text{Efecto} & & \text{Efecto}^{ii} \\ \text{Observada} & = & \text{General} & + & \text{Genético} & + & \text{Residual} \end{array}$$

Sin embargo, es raro encontrar un sitio tan uniforme que se pueda aplicar este modelo sin problemas. Los ensayos de campo con especies forestales ocupan un área grande que casi inevitablemente incluye variación en suelo, microclima, topografía, aspecto, uso anterior y otros factores.

Frecuentemente la variación se compone de (1) una gradiente a lo largo de áreas grandes y/o (2) microvariación local. Si existe una gradiente como el que se muestra en la Figura 1 (una disminución de la fertilidad de este a oeste), el sitio se debe dividir en bloques que representen los diferentes grados de fertilidad. En el establecimiento de los bloques se debe minimizar la variación ambiental dentro del bloque (cada bloque debe ser lo más homogéneo posible, aunque puede ser diferente de los otros bloques). Para que el esquema de bloques pueda reducir efectivamente

---

<sup>i</sup> El modelo también se describe con símbolos. En el mismo orden corresponde a  $X_{ij} = \mu + \alpha_i + \beta_j + \varepsilon_{ij}$ , donde se asume que  $\varepsilon_{ij}$  está normalmente distribuido y con media cero ( $\varepsilon_{ij} \sim N(0, \sigma^2)$ ),  $i = 1, \dots, n_a$  y  $j = 1, \dots, n_b$ , donde  $n_a$  es el número de tratamientos y  $n_b$  es el número de bloques.

<sup>ii</sup> El modelo en el mismo orden corresponde a  $X_{ij} = \mu + \alpha_i + \varepsilon_{ij}$ , con ( $\varepsilon_{ij} \sim N(0, \sigma^2)$ ),  $i = 1, \dots, n_a$  y  $j = 1, \dots, n_b$ , donde  $n_a$  es el número de tratamientos y  $n_b$  es el número de repeticiones.

la variabilidad ambiental, el diseño de campo debe ajustarse a las características únicas del sitio.

En un gradiente de fertilidad (como en la Figura 1) los bloques usualmente son rectangulares con el lado mayor a lo largo de el contorno de igual fertilidad, es decir perpendiculares a la dirección en que cambia la fertilidad. Cuando el sitio es aparentemente homogéneo, generalmente las condiciones varían con la distancia en cualquier dirección, por lo que el bloque debe ser preferiblemente cuadrado.

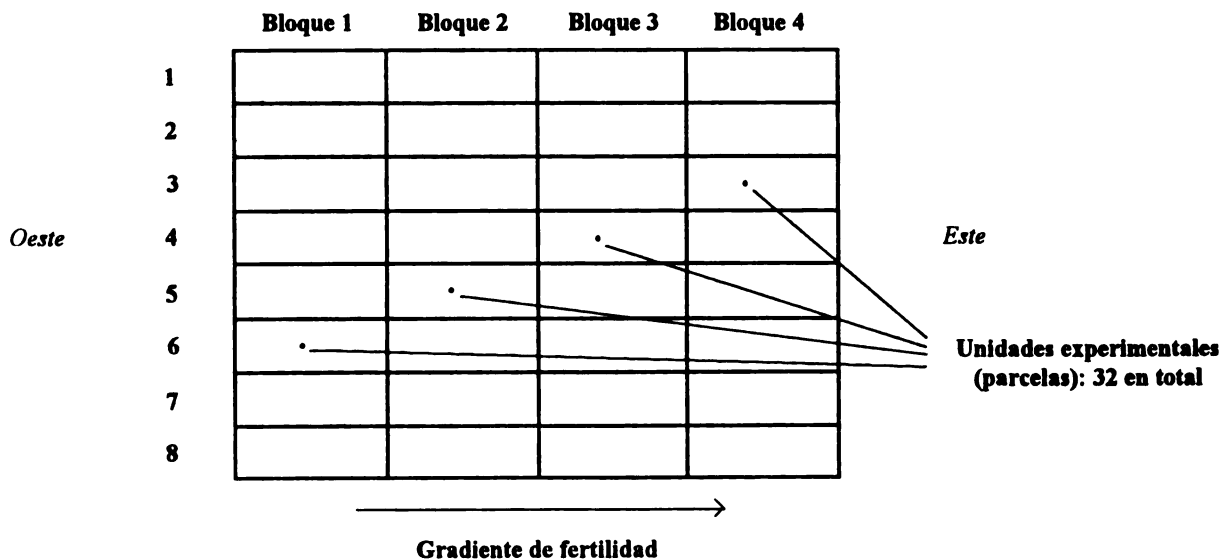


Figura 1. Ejemplo de un sitio dividido en bloques y parcelas

En la Figura 1 el sitio experimental se divide en varios bloques rectangulares de igual área, y cada tratamiento (en el ejemplo 8) está representado sólo una vez en cada bloque por una parcela de uno o varios árboles. De esta manera, cada bloque contiene una representación completa de todos los tratamientos. Los tratamientos se localizan en forma aleatoria en las parcelas dentro de cada bloque.

Este arreglo se denomina diseño de bloques completos al azar y el modelo estadístico es el que se presentó al inicio de esta sección. El efecto ambiental frecuentemente es llamado efecto de bloque para dejar claro que representa solamente la macrovariación a nivel de sitio.

Se debe enfatizar que los bloques se eligen para reducir al máximo posible la variación dentro de los mismos. Por otra parte, las parcelas dentro de los bloques se eligen de tal forma que contengan la máxima variación dentro de ellas.

Esto se hace para tener el máximo de macrovariación del sitio expresada por el efecto de bloques (y no por el error residual) y se elimina mucha de la microvariación del sitio al utilizar en el análisis los valores medios de parcela.

La forma de la parcela está influida por el conocimiento que se tenga sobre la variación del suelo. Si existe un gradiente en una dirección entonces las parcelas se diseñan para maximizar la variación dentro ellas y para minimizar la variación entre parcelas. Cuando la variación del suelo es en "parches" entonces es útil la parcela cuadrada.

La selección del tamaño de parcela depende de varios aspectos. Dentro de cierto rango, conforme aumenta el tamaño de la parcela disminuye la variabilidad de la media y las fluctuaciones son cada vez más pequeñas. Sin embargo, cuando las parcelas se vuelven muy grandes, aumenta la variación ambiental entre parcelas y se incrementan los costos de establecimiento, mantenimiento y monitoreo del experimento. En general, para parcelas más pequeñas se recomienda usar más repeticiones.

Generalmente, varias parcelas pequeñas (en contraste con pocas parcelas grandes) le dan al experimento mayor precisión, siempre que la parcela represente el sistema o tratamiento que se está probando. Las parcelas demasiado pequeñas pueden no dar un ambiente realista al tratamiento que se prueba. Se pueden usar parcelas de un solo árbol si la competencia durante el experimento es pequeña.

#### **4.4 Modelos y diseños estadísticos más complejos.**

Un experimento de campo es siempre más o menos único y el diseño real se debe adaptar en cada caso al problema que se desea resolver, la disponibilidad de material plantable y las características del sitio experimental. Por este motivo se puede requerir diseños más complejos que los que se han discutido. Algunas de estas situaciones más complejas y las posibles soluciones se discuten a continuación. Para mayores detalles refiérase a la literatura citada, por ejemplo, Mathenson, (1990).

##### **Diseño de bloques incompletos.**

Los diseños bien conocidos descritos anteriormente son simples y eficientes cuando el número de tratamientos a comparar es pequeño. Sin embargo, si el número de tratamientos aumenta entonces pierden eficiencia debido a que tanto la variación sistemática como la aleatoria dentro de repeticiones tiende a aumentar.

El enfoque principal para reducir la heterogeneidad ambiental dentro de bloques es reducir el número de tratamientos que se incluye por bloque (en vez de incluir



todos los tratamientos que se evalúan en el experimento) lo que lleva al diseño de bloques incompletos. El diseño en latice es un tipo de diseño de bloques incompletos comúnmente utilizado (ver, por ejemplo, Burley y Wood, 1976 o Mathenson, 1990).

### Experimentos factoriales.

El modelo del experimento se puede complicar si en el diseño se incluye el efecto de más de un factor.

Un caso común es cuando se incluyen repeticiones del ensayo en varios sitios. El modelo típicamente se debe construir como sigue:

$$\begin{array}{rcccccc} \text{Respuesta} & & \text{Media} & & \text{Efecto} & & \text{Efecto} & & \text{Efecto} & & \text{Efecto}^{\text{iii}} \\ & & = & & + & & + & & + & & + \\ \text{Observada} & & \text{General} & & \text{Genético} & & \text{de sitio} & & \text{Bloque} & & \text{Residual} \end{array}$$

El análisis de un experimento basado en este modelo debe evaluar diferencias tanto entre tratamientos (efecto genético) como entre sitios (variación entre sitios). También puede ocurrir una complicación adicional se existe

interacción entre tratamiento y sitios (por ejemplo, el comportamiento relativo o la respuesta de las procedencias varía con el sitio). Los factores, tratamiento y sitio, en un experimento como este se dice que están cruzados, debido a que cada tratamiento está presente en cada sitio.

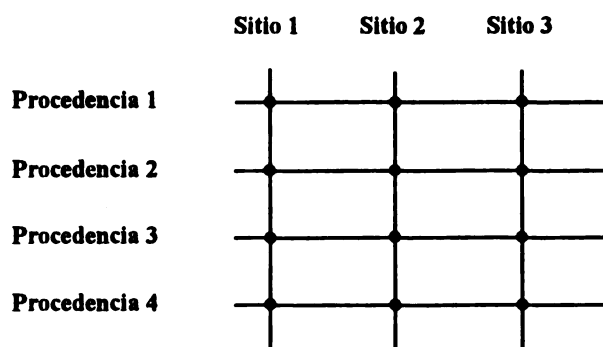


Figura 2. Ejemplo de factores cruzados, procedencia y sitio.

<sup>iii</sup> El modelo corresponde a  $X_{ijk} = \mu + \alpha_i + \beta_j + \gamma_k + \varepsilon_{ijk}$ ,  $\varepsilon_{ijk} \sim N(0, \sigma^2)$

Otro ejemplo son los ensayos combinados de procedencias/ progenies, donde las procedencias están representadas por varias familias que se identifican independientemente dentro del experimento. En este caso cada familia es una submuestra de una procedencia específica y se dice que los factores (procedencia y familia) son jerárquicos o grupados. En este caso también se requiere de otro diseño, modelo y análisis.

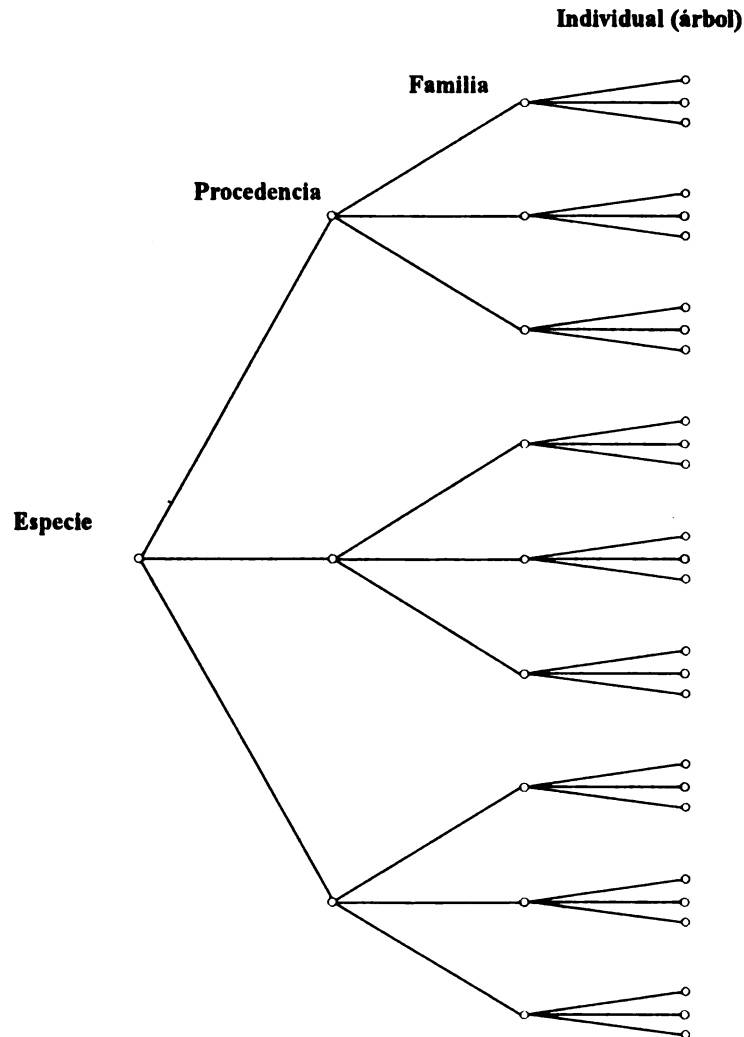


Figura 3: Ejemplo de niveles de agrupamiento (procedencias, familias, individuos). Los factores "procedencia", "familia" e "individual", presentan al mismo tiempo 3, 9 y 27 niveles, respectivamente. Dentro del factor procedencia ocurren tres niveles del factor familia. Dentro del factor familia ocurren tres niveles del factor individual. El "individual" se dice que está agrupado dentro de la familia, la familia dentro de la procedencia y la procedencia dentro de la especie. Nótese que la palabra nivel se utiliza en dos formas: horizontalmente (especie, procedencia, familia e individual) y verticalmente dentro de cada factor.

#### 4.5 El diseño de campo.

La planificación e implementación del diseño de campo de los ensayos debe tener una alta prioridad. Un ensayo debe establecerse precisa y cuidadosamente, de acuerdo al plan de campo diseñado previamente.

Un sitio experimental debe ser examinado cuidadosamente antes de adecuar el diseño de campo a las condiciones del área, para que cada bloque sea lo más homogéneo posible en cuanto a tipo de suelo y profundidad, pendiente, aspecto, exposición, uso anterior de la tierra, fertilidad, etc.

El sitio experimental se debe preparar uniformemente de acuerdo a las prescripciones de manejo. También se debe marcar todo el ensayo antes de iniciar la plantación.

Para mayores detalles sobre aspectos prácticos de las pruebas de campo refiérase a Keiding (1992).

### 5. EVALUACION

#### 5.1 Mediciones

Muchas veces la evaluación de ensayos es larga y costosa. Los caracteres a evaluar dependen siempre del objetivo del ensayo. Usualmente, sólo se deben medir aquellos caracteres de importancia práctica y que muestran variación experimental sustancial. En general, los caracteres cuantitativos son más fáciles de analizar e interpretar que los cualitativos y son también más fáciles de medir objetivamente.

MacDicken *et al.* (1991) presentan un resumen detallado sobre las opciones de medición de ensayos.

Cualquier medición está sujeta a la posibilidad de error. Los errores se pueden atribuir a la precisión del instrumento, el cuidado o la aproximación con que se toman las mediciones. Estos errores pueden ser tanto aleatorios como sistemáticos.

#### Instrumentos de medición y precisión

El dispositivo de medición que se utiliza se debe elegir de acuerdo al rasgo que se va a evaluar, a las condiciones en que se va a usar y a la precisión requerida.

La precisión se refiere a la exactitud de la medición. La precisión de medición es igual a la mitad de la unidad de medición. Por ejemplo, si la medición se hace al

centímetro más cercano, la precisión es de medio centímetro. Si la medición se hace al metro más cercano, la precisión es de medio metro.

Cuando se necesita identificar pequeñas diferencias de altura entre árboles jóvenes se usa una regla con una precisión de uno o dos centímetros. Sin embargo, con árboles de tallos largos, donde las pequeñas diferencias tienen poca importancia práctica, es más apropiado y conveniente un clinómetro u otro instrumento óptico similar.

La medición y el registro no debe exceder la precisión real del instrumento. Por ejemplo, no se deben hacer interpolaciones poco confiables.

### Exactitud

Los instrumentos deben usarse correctamente con el objeto de evitar subjetividades u observaciones innecesariamente exactas.

La exactitud se refiere a lo correcto de la medición. Está determinada por dos factores: consistencia y realismo. Si las mediciones repetidas hechas a un mismo objeto varían, no pueden ser todas exactas. Por ejemplo, con una forcípula micrométrica se puede medir el DAP de un árbol con una unidad de medición de 1/10 mm. Pero si el instrumento se mueve un poco, la nueva medición del DAP del mismo árbol será diferente debido a irregularidades en la "cilindrez" del tronco, el grosor de corteza y otras variables. La precisión es de 1/10 mm dividido entre 2 = 1/20 mm. Sin embargo, como todas las mediciones no son las mismas, no todas se pueden considerar igualmente exactas. En este caso la precisión puede ser ilusoria.

El segundo factor es la relación (de la medición) con la realidad. Si se necesita medir el DAP de un árbol, se debe entonces determinar a la altura del pecho. Esto se hace frecuente y confiablemente con una vara de 1,30 m de largo. Pero si la vara se corta en ángulo, la punta aguda se puede deslizar por el suelto mantillo forestal, se puede hundir en tierra floja, situarse exactamente en terreno firme o sobre alguna raíz o piedra levantada. En este caso, solamente la medición realizada sobre suelo firme puede ser exacta ... y sólo hasta que la punta de la vara no se gaste o se quiebre.

### Errores aleatorios y sistemáticos.

En la anterior discusión sobre precisión y exactitud no se incluyeron los errores de medición que ocurren por accidente o falta de cuidado. Los errores al azar tienden a seguir las reglas de cualquier población aleatoria. Los errores positivos y negativos ocurren con igual frecuencia y los errores pequeños son más comunes que los grandes. De esta forma, los errores se distribuyen homogéneamente y tienden a anularse o compensarse.

Para un árbol individual (la unidad básica de selección genotípica), los errores de una medición invariablemente producen decisiones o respuestas erróneas. Por otra parte, en el caso de una parcela de varios árboles, la media generalmente será más correcta dado que los errores tienden a compensarse.

Muchos errores, sin embargo, no son aleatorios en un sentido técnico, sino más bien sistemáticos. Los forestales que no ubican bien el DAP generalmente lo miden muy alto en la mañana y tienden a bajar la ubicación conforme se cansan en el transcurso del día. Estas mediciones del DAP son más pequeñas para las parcelas que se miden en la mañana y más grandes para las parcelas medidas en la tarde. Estos no son errores que se compensan.

## 5.2 Análisis estadístico.

Los datos de los ensayos se deben analizar tan pronto como sea posible. El resultado de cada análisis puede sugerir cambios en la planificación de los tratamientos silviculturales y en las mediciones del ensayo.

Es posible efectuar varias fases y tipos de análisis pero los métodos deben ser los más adecuados según objetivos del experimento, el diseño y las variables analizadas.

El análisis de varianza se usa para medir la importancia relativa de la variación entre tratamientos (efectos genéticos), la variación ambiental sistemática y la variación residual, y para estimar también la exactitud con la que se calculan las diferencias entre los tratamientos. Este tipo de análisis se usa más comúnmente en los ensayos de especies y de procedencias.

Si se miden varios caracteres en cada tratamiento, podríamos estar interesados en conocer si la variación de estos está relacionada de alguna forma, por ejemplo, si existe una relación lineal entre dos determinados caracteres. Esto se puede hacer a través del análisis de regresión o de correlación, o por medio del más complicado análisis multivariado, el cual se puede usar para investigar las formas en que los tratamientos difieren en términos de todas sus variables medidas, tomando en cuenta la interdependencia entre dichas variables.

También existen métodos para analizar los efectos de las interacciones genotipo por ambiente.

Muchos de estos métodos son complejos y laboriosos. Siempre es deseable realizar análisis preliminares simples a los datos, tales como el cálculo y la comparación de las medias de parcelas y de tratamientos, así como hacer representaciones gráficas.

comparación de las medias de parcelas y de tratamientos, así como hacer representaciones gráficas.

Es esencial que, cualquiera que sea el método de análisis, se eviten los errores que puedan llevar a conclusiones incorrectas y, consecuentemente, a perder el experimento y, lo que es aún peor, a dar recomendaciones erróneas. Todos los cálculos se deben hacer con suficiente exactitud para garantizar que se puedan identificar diferencias reales de importancia práctica y para evitar errores de redondeo. Los análisis realizados manualmente se deben chequear siempre cuidadosamente. Por otra parte, los análisis efectuados por computadoras no se deben aceptar sin antes estar seguros de que el programa es confiable y de que los datos se han grabado correctamente.

Posteriormente se brinda información resumida sobre análisis preliminares y análisis de varianza. Para mayores detalles consulte la literatura citada en el Capítulo 6.

### Análisis preliminares

La forma más simple de análisis, que se debe realizar lo antes posible, es el cálculo de las medias de parcela. Una media de parcela es simplemente el promedio aritmético: la suma de todas las mediciones en la parcela de una variable, como la altura de los árboles, dividida por el número de mediciones en dicha parcela.

Las medias de la parcela se pueden usar para estimar las medias de tratamientos y sus diferencias. Estas estimaciones preliminares muestran la forma en que el ensayo se está desarrollando y podría revelar diferencias sustanciales entre parcelas y proporcionar estimaciones de la diferencias entre tratamientos y entre ambientes.

### Análisis de varianza.

El análisis de varianza de caracteres individuales es el método más ampliamente usado para interpretar los resultados de experimentos. El análisis proporciona la siguiente información:

- i        estimados de la magnitud relativa o importancia de cada fuente de variación identificable (procedencia, sitio, bloque, residuo);
- ii       pruebas de significancia estadística de las varianzas y de las diferencias;
- iii      indicaciones de la exactitud de las diferencias estimadas, por medio del sus errores estándar.

Referente a i: Aunque la forma precisa de análisis de varianza varía de acuerdo al diseño experimental y al modelo estadístico asociado, el principio esencial es estimar las varianzas atribuidas a cada fuente (causa) de variación (procedencia, sitio, bloque, residuo, etc). El análisis de varianza dirá entonces cuál de las fuentes de variación es más importante, es decir, la más decisiva para las diferencias observadas.

Referente a ii: Cuando se analizan los datos, la primera pregunta de interés generalmente es si existe un efecto de los tratamientos. Usando métodos estadísticos, la pregunta se responde hallando la posibilidad de que las diferencias encontradas en el ensayo hayan ocurrido por casualidad. Esto es lo que se conoce como la prueba de significancia estadística. Estas pruebas se basan en la teoría de probabilidades y de muestreo.

El objetivo de un ensayo de procedencias es averiguar si algunas procedencias son mejores que las otras. Para realizar esto, se comparan los datos experimentales resumidos en un conjunto de valores medios, uno para cada procedencia. Como se mencionó antes, en experimentos biológicos siempre existen diferencias entre las variables observadas.

Si se asume que el sitio experimental es homogéneo, la pregunta en este caso será si las diferencias encontradas entre procedencias se deben a diferencias genéticas o son el resultado de efectos residuales. Para realizar la prueba estadística, se asume que no existen diferencias entre las medias (verdaderas) de las procedencias. Esta es la hipótesis estadística (llamada también hipótesis nula). Se asume también que las medias de las procedencias siguen una cierta distribución de frecuencias llamada distribución normal.

Si estos supuestos son ciertos, existe una cierta probabilidad de que los datos experimentales observados hayan ocurrido por pura casualidad. Si esta probabilidad es baja, se rechaza la hipótesis estadística (o nula) y se concluye que existen diferencias estadísticamente significativas entre las medias de la procedencias. Cuanto más baja sea la probabilidad, más certero es el rechazo de la hipótesis nula.

Referente a iii: El error estándar (conocido también como desviación estandar o desviación típica), es la raíz cuadrada de la varianza alrededor de la media. Al usar la raíz cuadrada se recobra la escala original de

la mediciones y proporciona una indicación de la exactitud y la significancia estadística de las diferencias estimadas entre tratamientos y/o ambientes.

## **6. SISTEMAS DE COMPUTO Y LITERATURA PARA EL ANALISIS DE DATOS**

Para comprender y aplicar los métodos experimentales discutidos en este documento se requiere de cierto conocimiento básico sobre técnicas de muestreo, distribución de probabilidades y pruebas de hipótesis. Snedecor y Cochran (1980, 7<sup>ma</sup> ed.) proporcionan una introducción clásica a estos aspectos y a otros tipos de análisis estadísticos.

Un texto más avanzado sobre diseños experimentales es el de Cochran y Cox (1957).

Con respecto a la investigación sobre especies y procedencias, el manual de Burley y Wood (1976) y el libro de MacDicken *et al.* (1991) brindan mayores detalles y lineamientos prácticos.

Keiding (1992) también brinda consejos prácticos. Otros autores como Wright (1976), FAO (1985) y Zobel y Talbert, 1984) incluyen en sus textos sobre mejoramiento forestal capítulos más o menos detallados sobre la conducción de experimentos.

Una introducción breve pero más profunda al diseño de experimentos de mejoramiento forestal se puede encontrar en Mathenson (1990).

Hoy en día, muchos análisis se hacen con procesadores electrónicos de datos. Existen varios programas estándar para realizar análisis estadísticos, tanto para calculadoras, computadoras personales y computadoras grandes. El paquete SAS (Statistical Analysis System) es uno de los más conocidos para PCs y computadoras grandes (ver Guía Introductoria de SAS para PC), pero también se encuentran disponibles muchos otros sistemas (SPSS/PC + , Statgraphics).



## LITERATURA SELECCIONADA

- Burdon, R.D.** 1977. Genetic correlation as a concept for studying genotype-environment interaction in forest tree breeding. *Silvae Genética* 26, p.5-6
- Burley, J.; Wood, P.J.** (eds). 1976. A manual on species and provenance research with particular reference to the tropics. Tropical Forestry Papers No. 10 and 10A. Department of Forestry, CF1, University of Oxford. England. 226p.
- Burley, J.; Wood, P.J.** (eds.) 1976. A manual on species and provenance research with particular reference to the tropics. Tropical Forestry Papers No. 10 and 10A. Department of Forestry, CF1. University of Oxford, England. 226p.
- Cochran, W.G.; Cox, C.M.** 1957. Experimental designs. Second edition. John Wiley & Sons. New York. London, Sidney. 611p.
- Draper, N.; Smith, H.** 1981. Applied regression analysis. John Wiley & Sons, New York. Second edition, 709 pp.
- FAO.** 1985. Forest tree improvement. Report of the FAO/DANIDA Training Course on Forest Tree Improvement. Merida, Venezuela, 1980. FAO Forestry Paper 20. Rome. 340p.
- FAO.** 1988. Final statement on the FAO/IBPGR/UNEP Project on genetic resources of arid and semi-arid zone arboreal species for the improvement of rural living, 1979-1987. Forest Genetic Resources Information No.16.
- Keiding, H.** 1992. Field testing practices of a tree improvement programme. Lecture note No. D-5. Danida Forest Seed Centre. Humlebaek, Denmark. 17p.
- Keiding, H.; Wellendorf, H.; Lauridsen, E.B.** 1986. Evaluation of an international series of teak provenance trials. Danida Forest Seed Centre. Humlebaek, Denmark. 81p.
- Kung, F.H.** 1979. Improved estimators for provenance breeding values. J.D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt a.M. *Silvae Genetica* 2-3, p. 114-116.
- MacDicken, K.G.; Wolf, G.V.; Briscoe, C.B.** (eds.). 1991. Standard research methods for multipurpose trees and shrubs. Winrock International Institute for Agricultural Development.

- Madsen, S.F1.** 1989. Stand Progenies of Danish Norway Spruce, Reports of the Danish Forest Experiment Station. Copenhagen. Vol. 42 (3), p. 147-21.
- Matheson, A.C.** 1990. Designing experiments for MPT Genotype Evaluations. *In* Tree improvement of multipurpose species. Edited by Nancy Glover and Norma Adams. Multipurpose Tree Species Network Technical Series, Vol 2. Winrock International Institute for Agricultural Development. p. 55-66
- Nanson, A.** 1970. L'Héritabilité et le gain d'origine génétique dans quelques types d'expériences. J.D. Sauerländers's Verlag, Frankfurt a.M. *Silvae Genetica* 19, p.114-121.
- Palmerg, C.** 1980. Sampling in seed collection. *In* FAO, 1985. Forest tree improvement. Report of the FAO/DANIDA Training Course on Forest Tree Improvement. Merida, Venezuela, 1980. FAO Forestry Paper 20. Rome.
- Pedersen, A.P.; Olesen, K.; Graudal, L.** 1993. Tree improvement at species and provenance level. Danida Forest Seed Centre. Humlebaek, Denmark. Lecture Note D-3, 12p.
- SAS Institute Inc.** 1985. SAS Introductory guide for personal computers. Version 6 Edition. Cary, NC, USA.
- SAS Procedures Guide.** 1988. Release 6.03 Edition. Cary, NC: Sas Institute Inc., 441 pp
- SAS/STAT User's Guide.** 1988. Release 6.03 edition. Cary, NC: Sas Institute Inc., 1028 pp.
- Snedecor, G.W. ; Cochran, W.G.** 1980. Statistical methods Seventh edition. The Iowa State University Press.
- Turnbull, J.W.** 1975. Seed collection - sampling considerations and collection techniques. *In* FAO/DANIDA. Training course on forest seed collection and handling, Chiang Mai, Thailand. 17 feb. - 13 march, 1975. Vol.2, p.101-122.
- Wellendorf, H.; Ditlevsen, B.** 1992. Introduction to forest genetics. Lecture note No. D-2. Danida Forest Seed Centre. Humlebaek, Denmark. 13p.
- Willan, R.L.; Olesen, K.; Barner, H.** 1989. Natural variation as a basis for tree improvement. Lecture note No. A-3. Danida Forest Seed Centre. Humlebaek, Denmark. 13p

- Wright, J.W.** 1976. Introduction to forest genetics. Academic Press. New York, San Francisco, London. 463p.
- Zobel, B.J.; Talbert, J.T.** 1984. Applied forest tree improvement. John Wiley & Sons. New York, 505 p.

**EJEMPLO DE UN ENSAYO COMBINADO DE ESPECIES Y PROCEDENCIAS****CONTENIDO**

|   | <b>PAGINA</b> |
|---|---------------|
| <b>INTRODUCCION</b>   | <b>141</b>    |
| <b>EL ENSAYO</b>  | <b>141</b>    |
| <b>OBJETIVO DEL ENSAYO</b>  | <b>142</b>    |
| <b>TRATAMIENTOS EVALUADOS</b>                                     | <b>142</b>    |
| <b>DESCRIPCION DEL SITIO</b>                                      | <b>142</b>    |
| <b>DISEÑO DEL ENSAYO</b>  | <b>144</b>    |
| <b>CARACTERES EVALUADOS</b>                                       | <b>144</b>    |
| <b>ANALISIS PRELIMINARES</b>                                      | <b>144</b>    |
| <b>MODELO ESTADISTICO</b>   | <b>150</b>    |
| <b>HIPOTESIS ESTADISTICA</b>                                      | <b>158</b>    |
| <b>ANALISIS DE VARIANZA</b>                                       | <b>165</b>    |
| <b>CONCLUSIONES DEL ANALISIS DE VARIANZA</b>                      | <b>167</b>    |
| <b>ANALISIS ADICIONALES Y CALCULO DE LOS VALORES GENOTIPIICOS</b> | <b>168</b>    |
| <b>COMENTARIOS FINALES</b>  | <b>172</b>    |
| <b>LITERATURA SELECCIONADA</b>                                    | <b>173</b>    |

## **INTRODUCCION**

El propósito de presentar en este anexo un ejemplo elaborado es suministrar un nivel de comprensión básico sobre la interpretación de resultados de análisis estadísticos de ensayos del mismo tipo descritos en este documento, el cual en su mayor parte se presenta en una forma resumida y concisa que requiere un conocimiento amplio de los métodos estadísticos.

El anexo presenta un ejemplo de un experimento en que se incluye el objetivo, el diseño de campo, los resultados de las mediciones, los resultados del análisis estadístico y la conclusiones que se pueden derivar del análisis. El análisis estadístico comprende: (1) los análisis preliminares, (2) la formulación del modelo estadístico, (3) la formulación de la hipótesis estadística y (4) los resultados de los diferentes análisis de varianza y su interpretación. Finalmente se calculan los valores genotípicos.

No se presentan las operaciones aritméticas, ni la teoría en que se fundamenta el análisis. El anexo no es pues, un "libro de recetas de cocina" sobre análisis estadístico, sino solamente una "guía" resumida para una mejor comprensión de los conceptos descritos en el documento y una ayuda para entender los resultados de experimentos de campo, tal como se presentan generalmente.

Los párrafos escritos en letra pequeña son más avanzados y dirigidos principalmente a lectores con conocimiento estadístico y pueden ser omitidos por otros lectores. Estos párrafos están enfocados particularmente a la comprobación de los supuestos de los modelos estadísticos, un aspecto al que generalmente se le da poco énfasis. Sin embargo, a menos que los supuestos sean suficientemente satisfechos, el análisis y las conclusiones pueden ser, en el mejor de los casos, sin valor alguno, y en el peor, pueden llevar a recomendaciones erróneas. Otro punto de atención es el asunto sobre modelos de efectos fijos versus modelos de efectos aleatorios. Los párrafos en letra pequeña también proporcionan referencias y detalles del análisis que pueden ser de interés para los lectores que usan las herramientas estadísticas.

## **EL ENSAYO**

El experimento que se presenta es un ensayo combinado de especies y procedencias establecido en agosto de 1984 por el Instituto de Investigación de la Zona Central Arida (CAZRI) en Jodhpur, India.

El ensayo ha sido evaluado regularmente por el CAZRI. Forma parte de una serie de ensayos de especies y procedencias establecidos en diferentes sitios en

varios países dentro del marco del Proyecto sobre Recursos Genéticos de Especies Arbóreas de Zonas Áridas y Semiáridas de la FAO (FAO, 1988). Algunos ensayos han sido seleccionados y evaluados en colaboración entre la FAO, el DFSC y los institutos nacionales. El ensayo presentado aquí pertenece a este grupo seleccionado.

Los datos son una muestra de las mediciones realizadas en colaboración entre el CAZRI, FRI (Instituto de Investigación Forestal, Dehra Dun), FAO y DFSC en marzo de 1991.

## OBJETIVO DEL ENSAYO

El propósito del ensayo es evaluar la sobrevivencia y el crecimiento de algunas fuentes de semilla locales e introducidas de diferentes especies en el Desierto de Thar (CAZRI, Jodhpur, India).

## TRATAMIENTOS EVALUADOS

Las fuentes de semilla incluyen 8 procedencias de *Acacia nilotica*, 3 procedencias de *A. raddiana*, 2 procedencias de *A. senegal* y 3 procedencias de *Prosopis cineraria*. Existen entonces dos niveles en los tratamientos, especies y procedencias, donde la procedencias están agrupadas dentro de las especies. En el Cuadro 1 se presentan los lotes de semilla.

## DESCRIPCION DEL SITIO

Finca de Investigación, Instituto de Investigación de la Zona Central Árida (CAZRI) en Jodhpur, Desierto Thar, India.

|                |                       |              |
|----------------|-----------------------|--------------|
| Latitud:       | 26°3' N               |              |
| Longitud:      | 73°6' E               |              |
| Altitud:       | 200 m (aprox.)        |              |
| Topografía:    | Suave, plana.         |              |
| Suelo:         | Franco arenoso        |              |
| Precipitación: | 317 mm promedio anual | 1984: 240 mm |
|                |                       | 1985: 210 mm |
|                |                       | 1986: 250 mm |
|                |                       | 1988: 240 mm |

Cuadro 1. Lotes de semilla evaluados. Las procedencias generalmente se identifican por su nombre y/o por el número de acceso del lote.

| No. | Especie  | No. Lote                          | País de origen | Procedencia                                       |
|-----|--|-----------------------------------|----------------|---|
| 1   | <i>Acacia nilotica</i><br>ssp. <i>indica</i> var.<br><i>cupressiformis</i> | 1081/82                           | India          | Bhiwani (Hissar), Haryana                         |
| 2   | <i>Acacia nilotica</i><br>ssp. <i>indica</i> var.<br><i>cupressiformis</i> | 1083/82                           | India          | Akola, Maharashtra                                |
| 3   | <i>Acacia nilotica</i><br>ssp. <i>indica</i> var.<br><i>vediana</i>        | 1084/82                           | India          | Akola, Maharashtra                                |
| 4   | <i>Acacia nilotica</i><br>ssp. <i>indica</i> var.<br><i>jacquemontii</i>   | 1070/82                           | India          | Pune, Maharashtra                                 |
| 5   | <i>Acacia nilotica</i><br>ssp. <i>indica</i> var.<br><i>jacquemontii</i>   | 1069/82                           | India          | Etawah (Mainpuri, U.P.)                           |
| 6   | <i>Acacia nilotica</i><br>ssp. <i>nilotica</i>                             | 1068/82                           | Sudán          | Khartoum, White Nile                              |
| 7   | <i>Acacia nilotica</i><br>ssp. <i>indica</i> var.<br><i>vediana</i>        | 1071/82                           | India          | Pune, Maharashtra                                 |
| 8   | <i>Acacia nilotica</i><br>ssp. <i>indica</i> var.<br><i>cupressiformis</i> | 1082/82                           | India          | Pune, Maharashtra                                 |
| 9   | <i>Acacia raddiana</i>   | 1040/82<br>(82/622/ISRA/<br>CNRF) | Senegal        | Rao   |
| 10  | <i>Acacia raddiana</i>   | 1041/82<br>(82/621/ISRA/<br>CNRF) | Senegal        | Keur, Mbaye                                       |
| 11  | <i>Acacia raddiana</i>   | 1013/81                           | Israel         | Ein-Hazeva (Arava)                                |
| 12  | <i>Acacia senegal</i>  | 1036/82<br>(82/558/ISRA/<br>CNRF) | Senegal        | Windou Tiengoly                                   |
| 13  | <i>Acacia senegal</i>  | 1035/8<br>(82/559/ISRA/<br>CNRF)  | Senegal        | Namarel   |
| 14  | <i>Prosopis cineraria</i>  | 1062/82                           | Yemen          | Khanfar (El-Kod)<br>Abyan, fuente original Balhaf |
| 15  | <i>Prosopis cineraria</i>  | 1087/82                           | India          | Bhiwani, (Hissar)<br>Haryana                      |
| 16  | <i>Prosopis cineraria</i>  | 1089/82                           | India          | Trichy (Trichunapally)<br>Tamil Nadu              |

## DISEÑO DEL ENSAYO

Diseño de Bloques Completos al Azar, con 4 bloques (repeticiones), 16 parcelas (unidades experimentales) por bloque y 49 (7x7) árboles por parcela, plantados a 3x3 m. Cada lote de semilla (procedencia) está representado con una parcela de 49 árboles en cada bloque.

El área del ensayo es plana y uniforme, por lo que se aplicó un esquema regular de bloques y parcelas cuadradas.

En la Figura 1 se presenta un croquis del diseño de campo. Tal como se muestra, las parcelas y las posiciones de los árboles individuales están definidas por un sistema de dos coordenadas.

## CARACTERES EVALUADOS

En marzo de 1991 (edad = 6 años) se evaluó la sobrevivencia y el crecimiento. La sobrevivencia se registró con base en los 49 árboles de cada parcela. El crecimiento se estimó con base en la altura total de los 25 árboles centrales de cada parcela. Se calculó el promedio de altura de los árboles medidos en cada parcela. En el Cuadro 2 se presentan los datos por parcela resultantes<sup>iv</sup>.

## ANALISIS PRELIMINARES

En el Cuadro 2 se puede observar que aparentemente existen diferencias entre los valores (variables de respuesta observadas), tanto para sobrevivencia como para altura.

En la Figuras 2 y 3 se muestra una representación gráfica de los datos de sobrevivencia y altura, respectivamente. La idea de estas figuras es suministrar una impresión visual del área del ensayo y de los datos (su magnitud y variación). El sistema de coordenadas de las Figuras 2 y 3 corresponde con el utilizado en el diseño del ensayo mostrado en la Figura 1. Las diferencias observadas no parecen estar relacionadas de forma sistemática con el área del ensayo. Entre los tipos de patrones sistemáticos que pueden ser detectados con este tipo de figuras se tiene, por ejemplo, una disminución progresiva en la altura de las copas causada por la dirección de los vientos dominantes, la cual debe tomarse en cuenta en el análisis de los datos. Generalmente, la variación sistemática debería estar considerada en el esquema de bloques utilizado.

---

<sup>iv</sup> Aunque se midieron también otras características, en este ejemplo se presentan sólo la sobrevivencia y la altura.



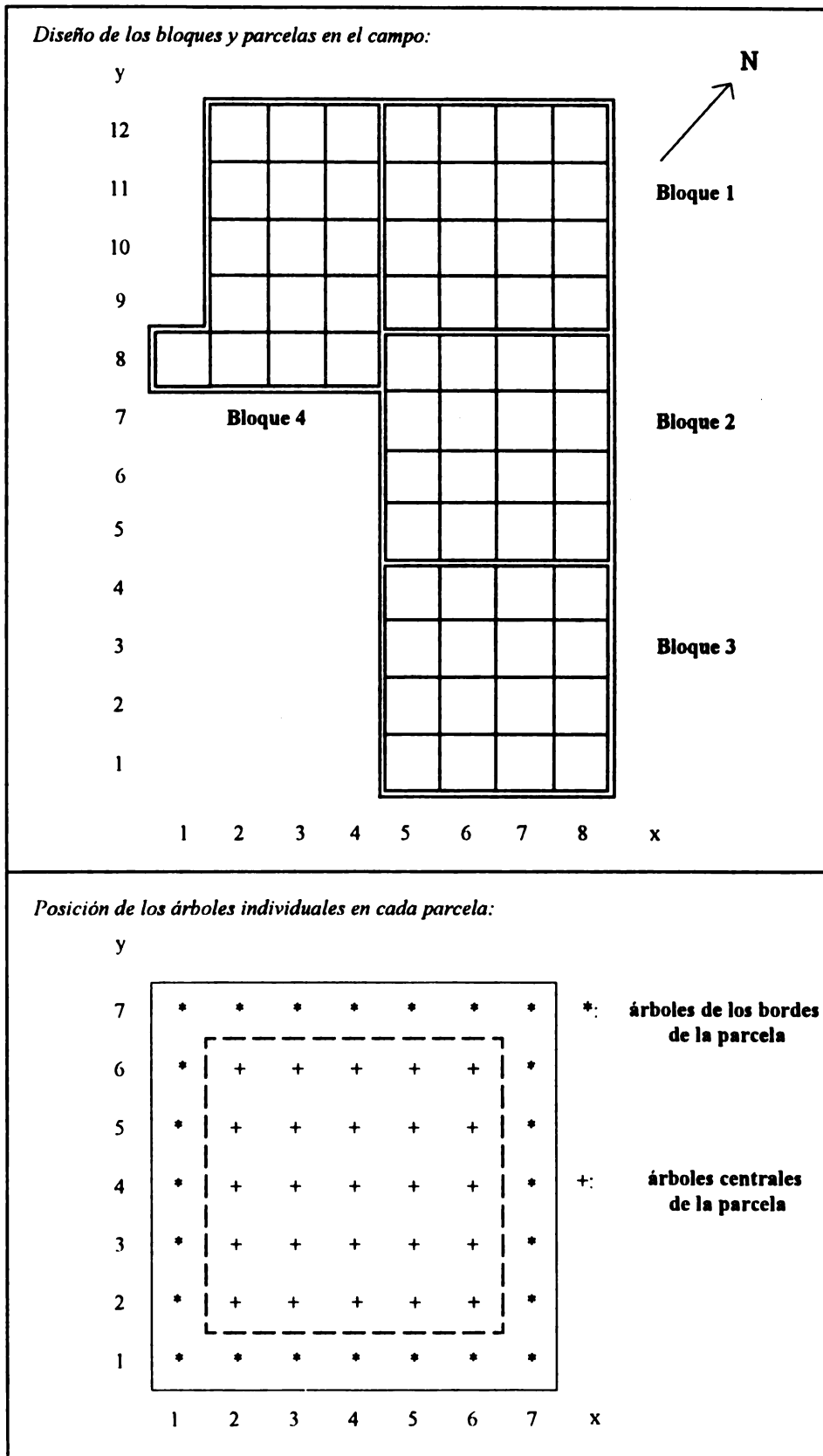


Figura 1: Croquis de un ensayo.

Cuadro 2. Datos por parcela para sobrevivencia y altura total (HT), a la edad de 6 años. Sobrevivencia es el número de árboles vivos en cada parcela de 49 árboles. Altura total (HT) es la media de parcela de los árboles centrales sobrevivientes (NH). Las letras de "a" hasta "p" se usan para identificar las procedencias individuales en los gráficos (fig. 8,9, 12 y 13).

Ensayo de especies/procedencias en zonas áridas, India. Ensayo CAZRI/FAO establecido en 1984, A.ni./A.se./P.ci. Valores por parcela, altura y sobrevivencia, Marzo 1991.

| BLOQUE 1 |             |         |      |      |         |         |    |
|----------|-------------|---------|------|------|---------|---------|----|
| ESPECIE  | PROCEDENCIA | SIMBOLO | EJEX | EJEY | SOBREV. | HT      | NH |
| ACNI     | 1081/82     | a       | 5    | 12   | 16      | 2.95857 | 7  |
| ACNI     | 1083/82     | b       | 5    | 11   | 6       | 1.62800 | 5  |
| ACNI     | 1084/82     | c       | 8    | 10   | 20      | 2.09500 | 10 |
| ACNI     | 1070/82     | d       | 8    | 9    | 20      | 2.04444 | 9  |
| ACNI     | 1069/82     | e       | 7    | 11   | 12      | 2.73143 | 7  |
| ACNI     | 1068/82     | f       | 7    | 12   | 10      | 2.04500 | 8  |
| ACNI     | 1071/82     | g       | 6    | 11   | 12      | 2.21000 | 8  |
| ACNI     | 1082/82     | h       | 6    | 9    | 3       | 2.71000 | 2  |
| ACRA     | 1040/82     | i       | 5    | 10   | 34      | 2.98059 | 17 |
| ACRA     | 1041/82     | j       | 7    | 10   | 34      | 3.05316 | 19 |
| ACRA     | 1013/81     | k       | 8    | 12   | 31      | 1.47143 | 14 |
| ACSE     | 1036/82     | l       | 7    | 9    | 31      | 1.81615 | 13 |
| ACSE     | 1035/82     | m       | 6    | 12   | 41      | 1.51391 | 23 |
| PCIN     | 1062/82     | n       | 6    | 10   | 0       | .       | 0  |
| PCIN     | 1087/82     | o       | 8    | 11   | 1       | 0.20000 | 1  |
| PCIN     | 1089/82     | p       | 5    | 9    | 0       | .       | 0  |
| BLOQUE 2 |             |         |      |      |         |         |    |
| ESPECIE  | PROCEDENCIA | SIMBOLO | EJEX | EJEY | SOBREV. | HT      | NH |
| ACNI     | 1081/82     | a       | 8    | 5    | 28      | 3.03769 | 13 |
| ACNI     | 1083/82     | b       | 6    | 8    | 16      | 2.52667 | 6  |
| ACNI     | 1084/82     | c       | 5    | 5    | 5       | 1.22333 | 3  |
| ACNI     | 1070/82     | d       | 5    | 6    | 5       | 2.12750 | 4  |
| ACNI     | 1069/82     | e       | 6    | 7    | 13      | 2.86429 | 7  |
| ACNI     | 1068/82     | f       | 7    | 8    | 3       | 0.95000 | 1  |
| ACNI     | 1071/82     | g       | 7    | 7    | 19      | 2.04778 | 9  |
| ACNI     | 1082/82     | h       | 8    | 8    | 9       | 2.81600 | 5  |
| ACRA     | 1040/82     | i       | 5    | 8    | 23      | 2.73273 | 11 |
| ACRA     | 1041/82     | j       | 8    | 6    | 42      | 3.03528 | 19 |
| ACRA     | 1013/81     | k       | 6    | 6    | 31      | 2.16077 | 13 |
| ACSE     | 1036/82     | l       | 6    | 5    | 35      | 1.95444 | 18 |
| ACSE     | 1035/82     | m       | 7    | 6    | 33      | 1.71077 | 13 |
| PCIN     | 1062/82     | n       | 8    | 7    | 2       | .       | 0  |
| PCIN     | 1087/82     | o       | 7    | 5    | 7       | 0.52500 | 2  |
| PCIN     | 1089/82     | p       | 5    | 7    | 1       | .       | 0  |
| BLOQUE 3 |             |         |      |      |         |         |    |
| ESPECIE  | PROCEDENCIA | SIMBOLO | EJEX | EJEY | SOBREV. | HT      | NH |
| ACNI     | 1081/82     | a       | 8    | 2    | 20      | 3.17462 | 13 |
| ACNI     | 1083/82     | b       | 6    | 1    | 25      | 1.78000 | 15 |
| ACNI     | 1084/82     | c       | 7    | 2    | 18      | 1.61833 | 12 |
| ACNI     | 1070/82     | d       | 7    | 1    | 15      | 2.04750 | 8  |
| ACNI     | 1069/82     | e       | 8    | 3    | 17      | 2.63182 | 11 |
| ACNI     | 1068/82     | f       | 6    | 3    | 8       | 1.02000 | 3  |
| ACNI     | 1071/82     | g       | 5    | 4    | 7       | 2.29400 | 5  |
| ACNI     | 1082/82     | h       | 5    | 3    | 7       | 2.18750 | 4  |
| ACRA     | 1040/82     | i       | 5    | 1    | 37      | 3.07300 | 20 |
| ACRA     | 1041/82     | j       | 8    | 4    | 35      | 3.05316 | 19 |
| ACRA     | 1013/81     | k       | 7    | 4    | 35      | 2.43600 | 20 |
| ACSE     | 1036/82     | l       | 5    | 2    | 19      | 1.14154 | 13 |
| ACSE     | 1035/82     | m       | 8    | 1    | 29      | 1.41105 | 19 |
| PCIN     | 1062/82     | n       | 6    | 2    | 3       | 0.20000 | 2  |
| PCIN     | 1087/82     | o       | 6    | 4    | 4       | 0.35000 | 4  |
| PCIN     | 1089/82     | p       | 7    | 3    | 0       | .       | 0  |
| BLOQUE 4 |             |         |      |      |         |         |    |
| ESPECIE  | PROCEDENCIA | SIMBOLO | EJEX | EJEY | SOBREV. | HT      | NH |
| ACNI     | 1081/82     | a       | 2    | 8    | 2       | 3.43000 | 1  |
| ACNI     | 1083/82     | b       | 4    | 11   | 7       | 1.65500 | 2  |
| ACNI     | 1084/82     | c       | 4    | 12   | 9       | 2.14400 | 5  |
| ACNI     | 1070/82     | d       | 3    | 11   | 5       | 2.49000 | 3  |
| ACNI     | 1069/82     | e       | 3    | 9    | 6       | 3.45000 | 4  |
| ACNI     | 1068/82     | f       | 4    | 9    | 5       | 1.97000 | 5  |
| ACNI     | 1071/82     | g       | 2    | 12   | 5       | 2.71500 | 2  |
| ACNI     | 1082/82     | h       | 4    | 8    | 2       | 2.98000 | 1  |
| ACRA     | 1040/82     | i       | 4    | 10   | 34      | 2.77941 | 17 |
| ACRA     | 1041/82     | j       | 3    | 12   | 28      | 2.78867 | 15 |
| ACRA     | 1013/81     | k       | 2    | 10   | 23      | 1.86846 | 13 |
| ACSE     | 1036/82     | l       | 2    | 11   | 28      | 1.56533 | 15 |
| ACSE     | 1035/82     | m       | 2    | 9    | 31      | 1.40000 | 15 |
| PCIN     | 1062/82     | n       | 3    | 10   | 0       | .       | 0  |
| PCIN     | 1087/82     | o       | 3    | 8    | 0       | .       | 0  |
| PCIN     | 1089/82     | p       | 1    | 8    | 0       | .       | 0  |

## Ensayos de especies/procedencia de la zona árida de la India.

Ensayo de CAZRI/FAO, establecido en 1984.

Análisis de supervivencia.

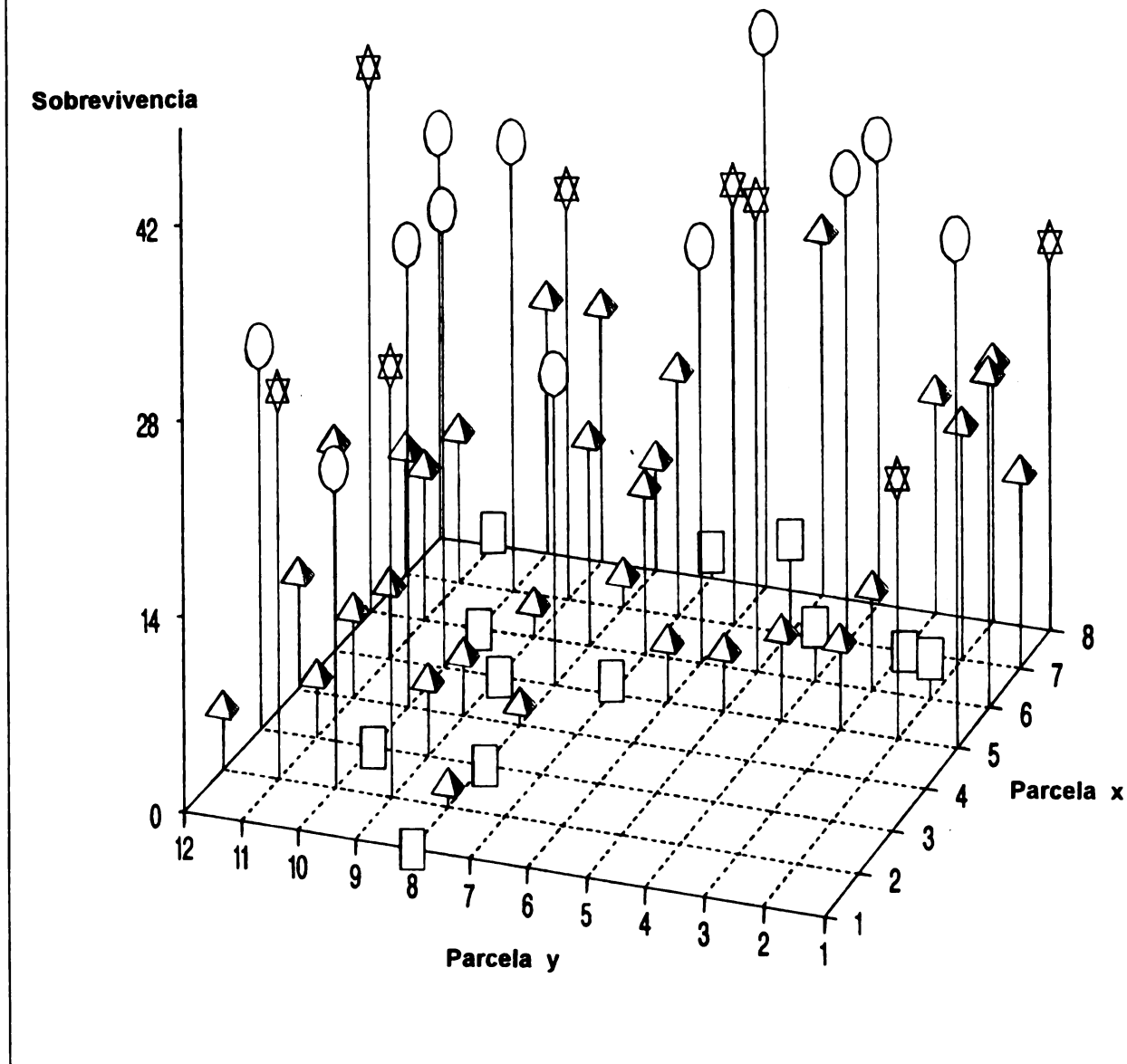


Figura 2. Ilustración de la supervivencia en un ensayo. Cada "aguja" representa el valor de la parcela. Los diferentes símbolos representan las diferentes especies. La "circular" representa *A. raddiana*, la "piramidal" es *A. nilotica*, la "estrella" es *A. senegal* y el "cuadrado" es *P. cineraria*. Las coordenadas de las parcelas corresponden a las indicadas en la Fig. 1 y Tabla 2.

### Ensayos de especies/procedencia de la zona árida de la India.

Ensayo de CAZRI/FAO, establecido en 1984.

Análisis de altura vertical.

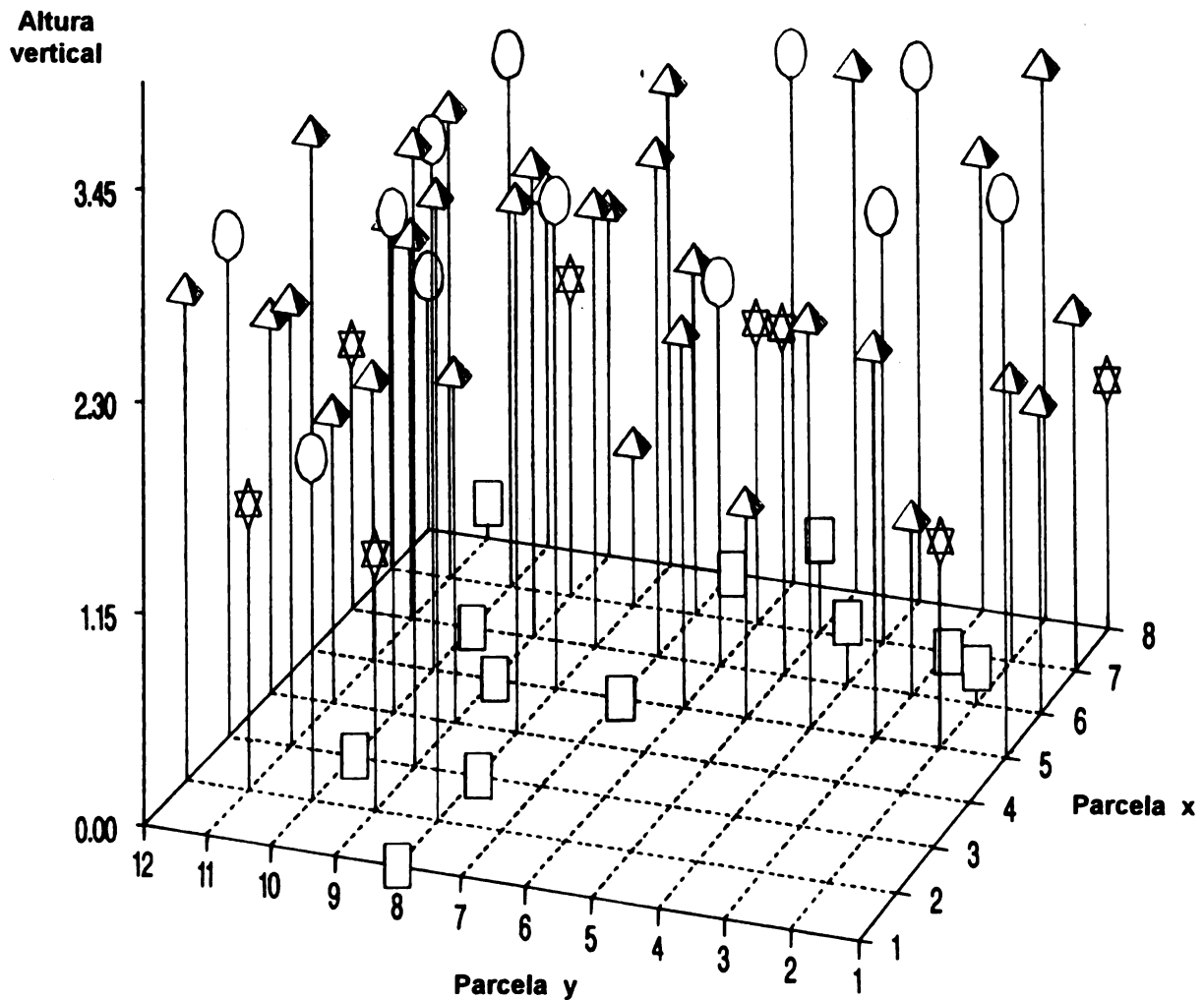


Figura 3. Ilustración de altura vertical en el ensayo. Cada "aguja" representa el valor de la parcela. Los diferentes símbolos representan las diferentes especies. La "circular" representa *A. raddiana*, la "piramidal" es *A. nilotica*, la "estrella" es *A. senegal* y el "cuadrado" es *P. cineraria*. Las coordenadas de las parcelas corresponden a las indicadas en la Fig. 1 y Tabla 2.

Para obtener una primera impresión de las causas de las diferencias se han calculado y comparado diferentes promedios.

En la Figura 4 se muestran los promedios de sobrevivencia y altura por especie. Parece que existen diferencias para ambas variables entre las cuatro especies. El grado de certeza sobre la veracidad de estas diferencias depende de la variación que exista dentro de las especies. Por ejemplo, para las cuatro especies los valores máximos y mínimos de altura tomados de Cuadro 2 son los siguientes:

| Especie             | Media (m) | Máximo (m) | Mínimo (m) |
|---------------------|-----------|------------|------------|
| <i>A. nilotica</i>  | 2,3       | 3,5        | 1,0        |
| <i>A. raddiana</i>  | 2,6       | 3,1        | 1,5        |
| <i>A. senegal</i>   | 1,6       | 2,0        | 1,1        |
| <i>P. cineraria</i> | 0,3       | 0,5        | 0,0        |

Se observa entonces que el rango mínimo-máximo entre las especies se traslapa. De esta manera, no se puede estar absolutamente seguro sobre si las diferencias entre las medias son significativas. Esto se puede investigar, como se muestra adelante, mediante un análisis estadístico de varianza.

Las medias de las procedencias se muestran en las Figuras 5 y 6, respectivamente. También parece que existen diferencias entre las procedencias dentro de las especies. Nuevamente los valores son sólo indicativos y se necesita un análisis de varianza para probar si las diferencias se pueden considerar significativas.

Las medias de los bloques se muestran en la Figura 7. No parece que existan grandes diferencias entre los bloques, lo cual concuerda con el supuesto hecho antes de que el área experimental es uniforme. Sin embargo, la sobrevivencia en el bloque 4 puede ser significativamente menor que en los otros bloques. De nuevo se necesita un análisis de varianza para probar esto.

En resumen, se puede pensar que las diferencias existentes pueden tener causas genéticas (diferencias entre especies y/o procedencias), pero difícilmente por el ambiente (bloques).

El bloque se interpreta aquí como ambiente. Esto no significa que incluye el efecto ambiental completamente. La variación residual (entre parcelas) es también (primeramente) ambiental, pero de naturaleza aleatoria. La variación entre bloques, entonces, constituye la parte sistemática del efecto ambiental que puede ser identificada por el modelo.

Para probar si las diferencias existentes se deben mayormente a efectos genéticos (especies y/o procedencias), efectos ambientales (bloques) o efectos residuales, se asume que dichas diferencias no son significativas y que han ocurrido por casualidad (la hipótesis estadística). Para calcular la probabilidad de que esto sea cierto (que las diferencias son casuales) se formula un modelo estadístico. Si la probabilidad es baja (generalmente del 5% o menos) se rechaza la hipótesis y se concluye que existen diferencias estadísticas significativas. En caso contrario se acepta la hipótesis.

En resumen, (i) se formula una hipótesis estadística (usualmente que no existen diferencias entre tratamientos), (ii) se calcula la probabilidad de que la hipótesis sea cierta y (iii) si la probabilidad es baja se rechaza la hipótesis y se concluye que existen diferencias estadísticas significativas.

## MODELO ESTADISTICO

El modelo estadístico que se asume, tanto para sobrevivencia como para altura, es:

$$(1) \quad X_{ijk} = m + a_i + b_{j(i)} + c_k + e_{ijk}$$

Donde,

$X_{ijk}$  = el valor observado (corresponde a sobrevivencia o altura)

$m$  = la media general

$a_i$  = el efecto de la especie "i",  $i = 1, 2, 3$  y  $4$

$a_1 = A. nilotica$

$a_2 = A. raddiana$

$a_3 = A. senegal$

$a_4 = P. cineraria$

$b_{j(i)}$  = el efecto de la procedencia "j" de la especie "i"

donde  $j = 1, \dots, n_i$ ;  $n_1 = 8$ ,  $n_2 = 3$ ,  $n_3 = 2$ ,  $n_4 = 3$ ,

$(b_{1(1)}, \dots, b_{8(1)})$  = procedencias de *A. nilotica*

$(b_{1(2)}, \dots, b_{3(2)})$  = procedencias *A. raddiana*

$(b_{1(3)}, b_{2(3)})$  = procedencias *A. senegal*

$(b_{1(4)}, \dots, b_{3(4)})$  = procedencias *P. cineraria*

$c_k$  = el efecto del bloque "k",  $k = 1, 2, 3$  y  $4$ , y

$e_{ijk}$  = el residual

**Ensayos de especies/procedencia de la zona árida de la India.**  
**Ensayo de CAZRI/FAO, establecido en 1984.**

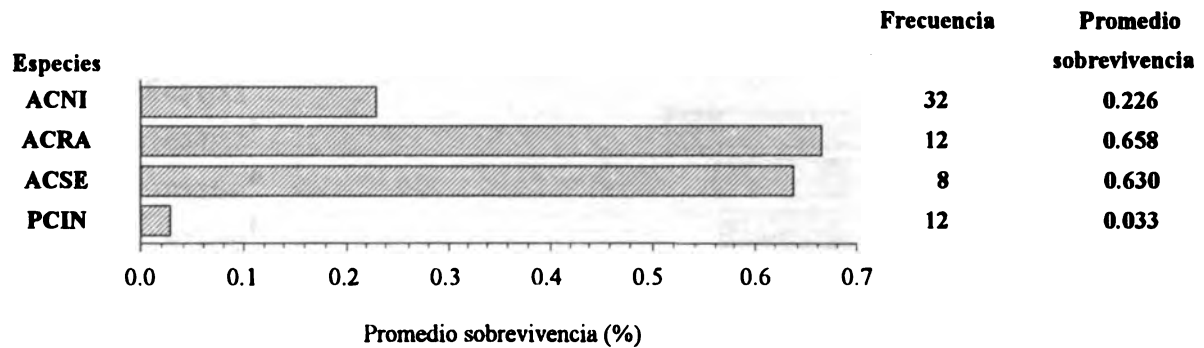


Figura 4a. Valores promedios de sobrevivencia para cada especie.

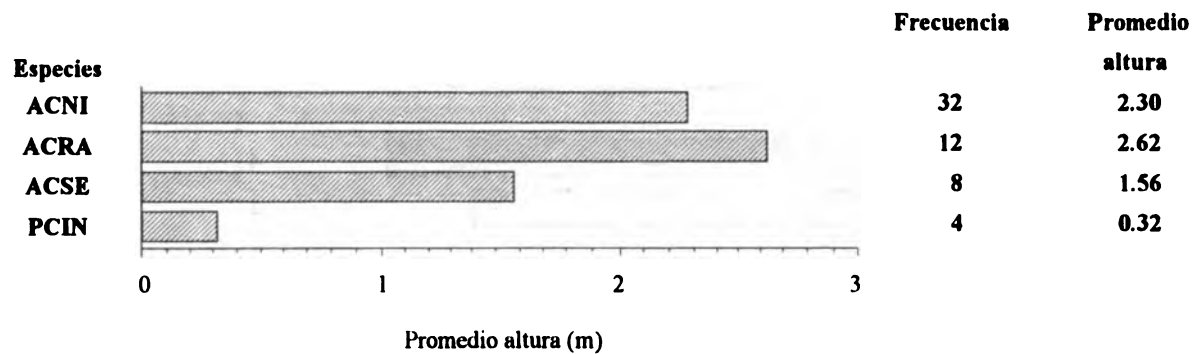


Figura 4b. Valores promedios de altura para cada especie.

**Ensayos de especies/procedencia de la zona árida de la India.**  
 Ensayo de CAZRI/FAO, establecido en 1984.

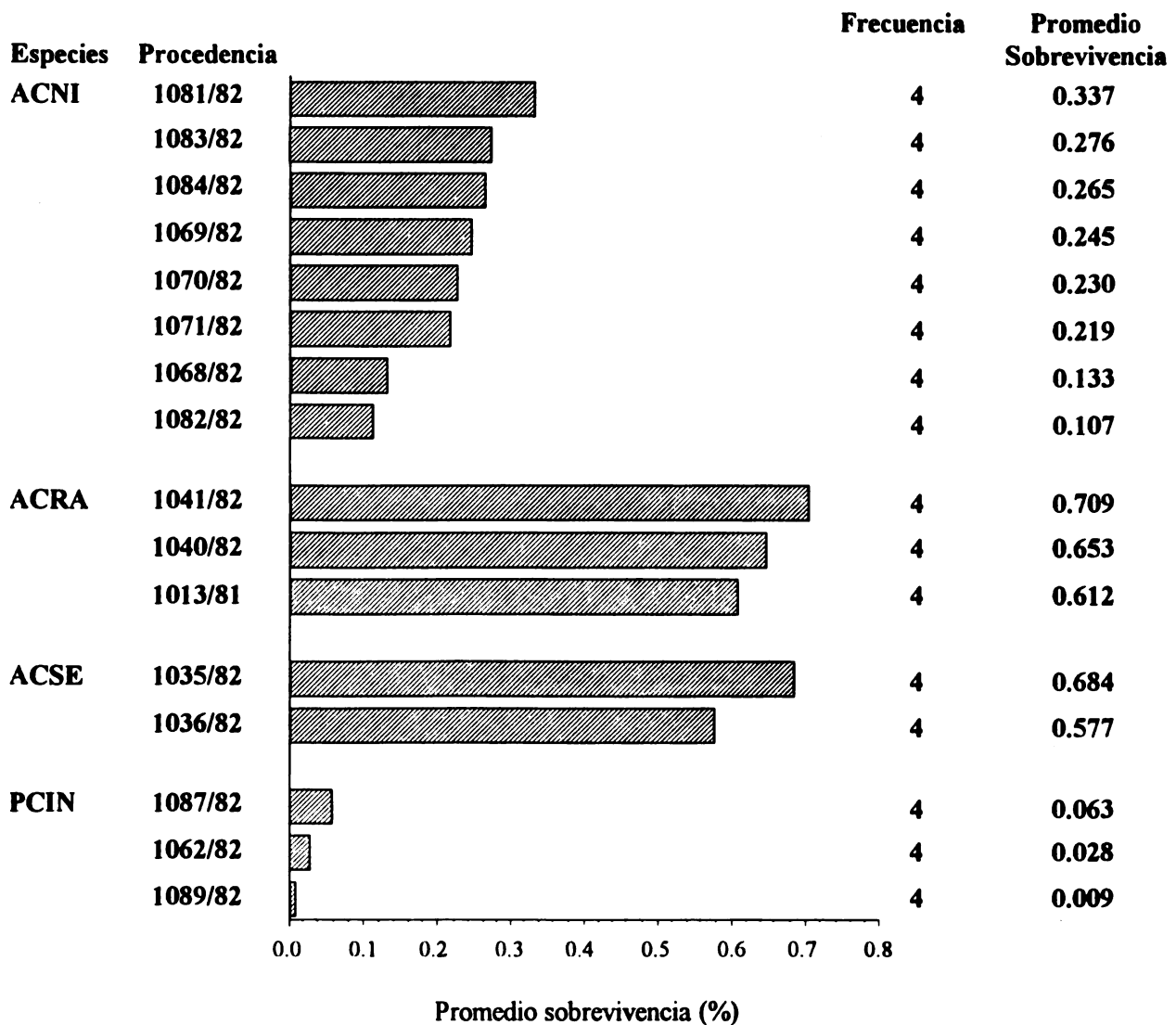


Figura 5. Valores promedios de sobrevivencia para procedencias, dados en orden descendente dentro de una especie.



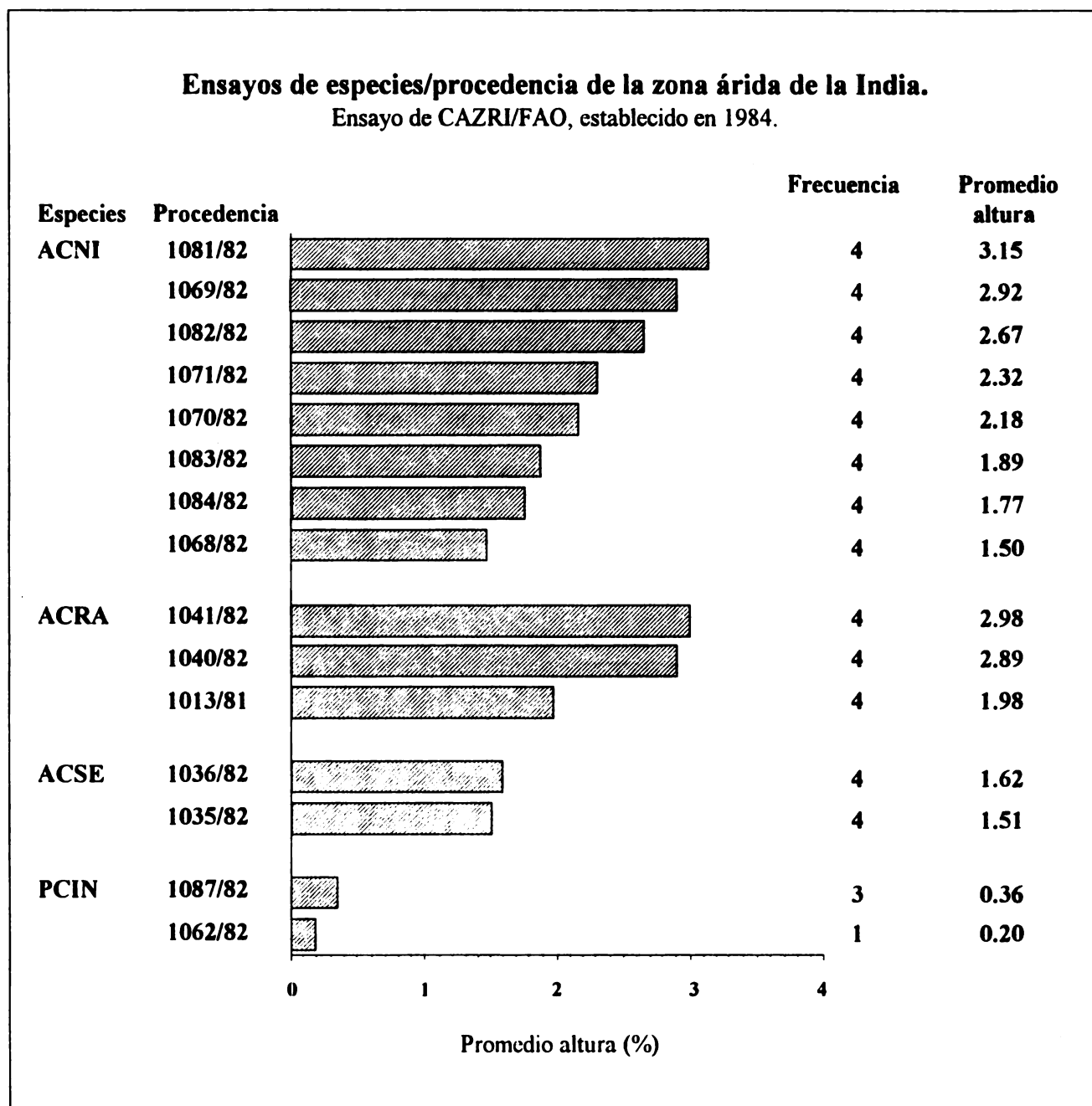


Figura 6. Valores promedios de altura en procedencias, dados en orden descendente dentro de una especie.

**Ensayos de especies/procedencia de la zona árida de la India.**  
 Ensayo de CAZRI/FAO, establecido en 1984.

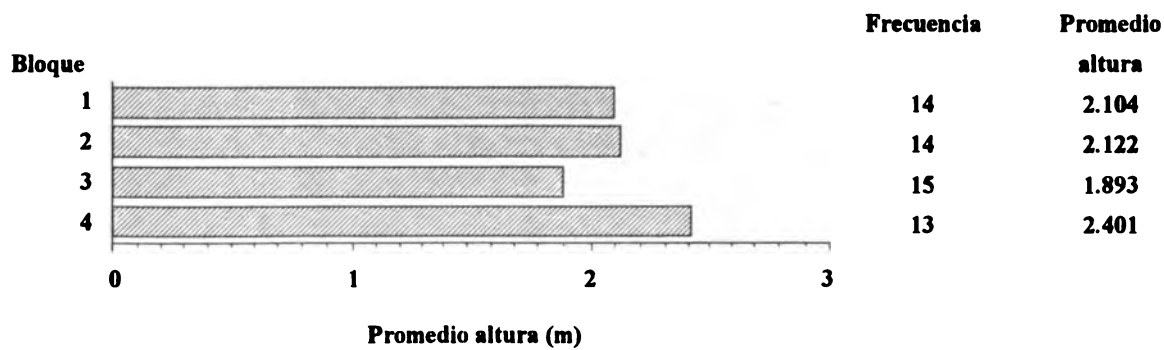
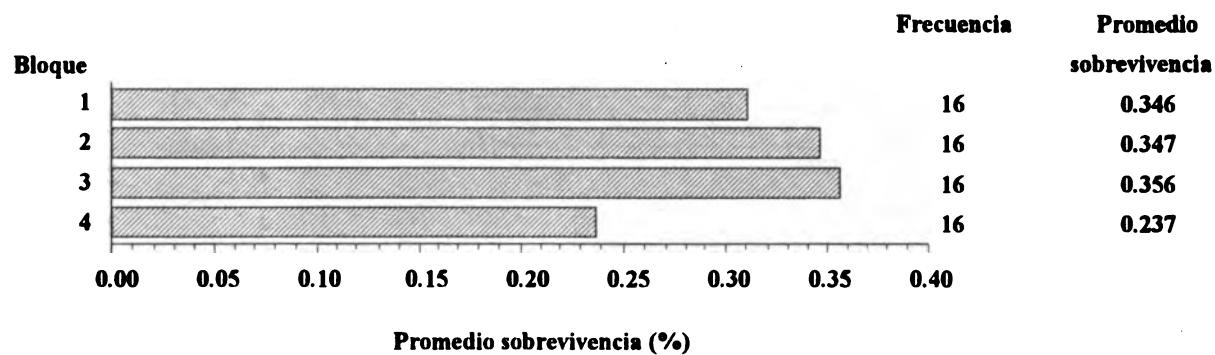


Figura 7. Valores promedios por bloque para sobrevivencia y altura.

Se asume que  $a_i$ ,  $b_j(i)$  y  $e_{ijk}$  son independientes, normalmente distribuidos, con media cero y varianzas  $\sigma_a^2$ ,  $\sigma_b^2$  y  $\sigma^2$ , respectivamente. Note que las procedencias están agrupadas dentro de las especies. Esto implica que la varianza entre procedencias, se asume es la misma dentro de las cuatro especies.

En el modelo formulado se asume que los efectos de especies y procedencias son aleatorios (contrario al modelo de efectos fijos. Ver, por ejemplo, Snedecor y Cochran, 1980, p 238 ff). Un modelo de efectos aleatorios se usa para poder estimar los componentes de varianza. Ver adelante, "Cálculo de los valores genotípicos".

Cuando se asume que el efecto de un factor es aleatorio, se considera que los tratamientos se toman al azar de una población más grande (la variable es estocástica) a la cual se pueden extender las conclusiones. Cuando un factor se asume fijo, se consideran sólo los tratamientos específicos incluidos en el ensayo. Posteriormente se discuten más detalladamente los efectos fijos y aleatorios.

Antes de realizar los análisis de varianza, generalmente se debe verificar el cumplimiento de los supuestos básicos de los modelos estadísticos. Los supuestos a revisar son (i) estructura del modelo (se incluye aquí la aditividad de los efectos), (ii) independencia, (iii) normalidad y (iv) homogeneidad de varianza. Snedecor y Cochran, 1980, p 274 ff, presentan una discusión de estos supuestos.

Respecto a (i).

La estructura del modelo de este ejemplo implica que la respuesta observada (sobrevivencia o altura total) depende solamente de los factores "especies", "procedencias" (agrupado dentro de especies) y "bloques", y que los efectos de estos factores son aditivos (es decir, se suman aritméticamente). Como cada procedencia ocurre sólo una vez en cada bloque, no es posible probar si estos dos factores interactúan. Sin embargo, se puede obtener una impresión de esa interacción "ploteando" los dos factores en un diagrama. En las Figuras 8 y 9 se grafican la sobrevivencia y la altura total respectivamente como una función de la procedencia en cada bloque. Puede ser que estos gráficos no sean fáciles de entender en primera vista. Sin embargo, lo que es importante es obtener una impresión de si las cuatro líneas que representan los bloques en las respectivas figuras se pueden considerar paralelas, con excepción de la ocurrencia de posibles fluctuaciones aleatorias. El grado de paralelismo requerido no ha sido establecido en forma general. En el ejemplo que se presenta, las fluctuaciones pueden parecer que "enredan" completamente los gráficos. Sin embargo, en vez de buscar solamente paralelismo, también se pueden buscar desviaciones sistemáticas de dicho paralelismo. En los ejemplos no se observan tales desviaciones sistemáticas. Las fluctuaciones existentes parecen ser aleatorias. De esta manera, entonces, el supuesto de aditividad en el modelo se considera razonable.

Respecto a (ii)

Raramente es posible detectar dependencia entre los residuos con sólo mirar los datos. Esto es más un asunto de considerar las circunstancias que pueden haber afectado los resultados. La causa más común de dependencia entre los residuos es la omisión de algún factor influyente en el modelo o en la planificación del ensayo. Por ejemplo, se podría pensar que la relación familiar de algunos individuos dentro de una procedencia afecta los resultados en forma decisiva. Por este motivo, resulta de suma importancia considerar todos los posibles factores (causas de variación) cuando se planifican los ensayos. En los ensayos de procedencias el posible efecto de familia se elimina recolectando la semilla de un número suficiente de árboles no emparentados. Si se desea investigar el efecto de familia, entonces se mantiene por separado la semilla de cada árbol. En general, la aleatorización es un medio efectivo contra el efecto de factores no conocidos u "olvidados".

Respecto a (iii) y (vi).

Generalmente, el cumplimiento de los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza pueden ser verificado por medio del análisis gráfico de los residuos, si el número de observaciones es suficientemente alto. Draper y Smith (1981, p 141 ff) presentan un buen capítulo sobre la evaluación de los residuos (también sobre los residuos "studentizados" o "estandarizados").

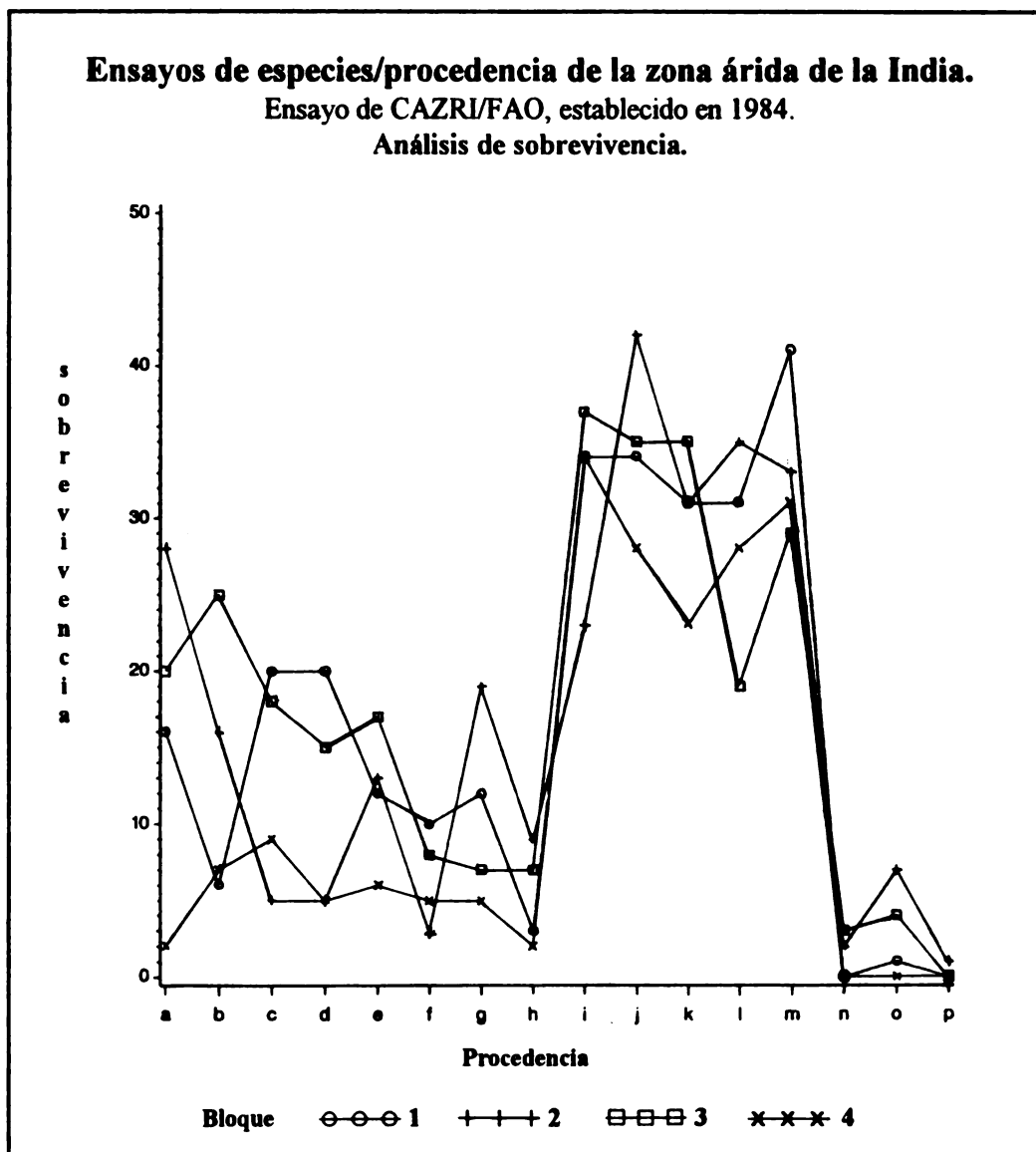


Figura 8: Sobrevivencias en función de la procedencia por bloque.

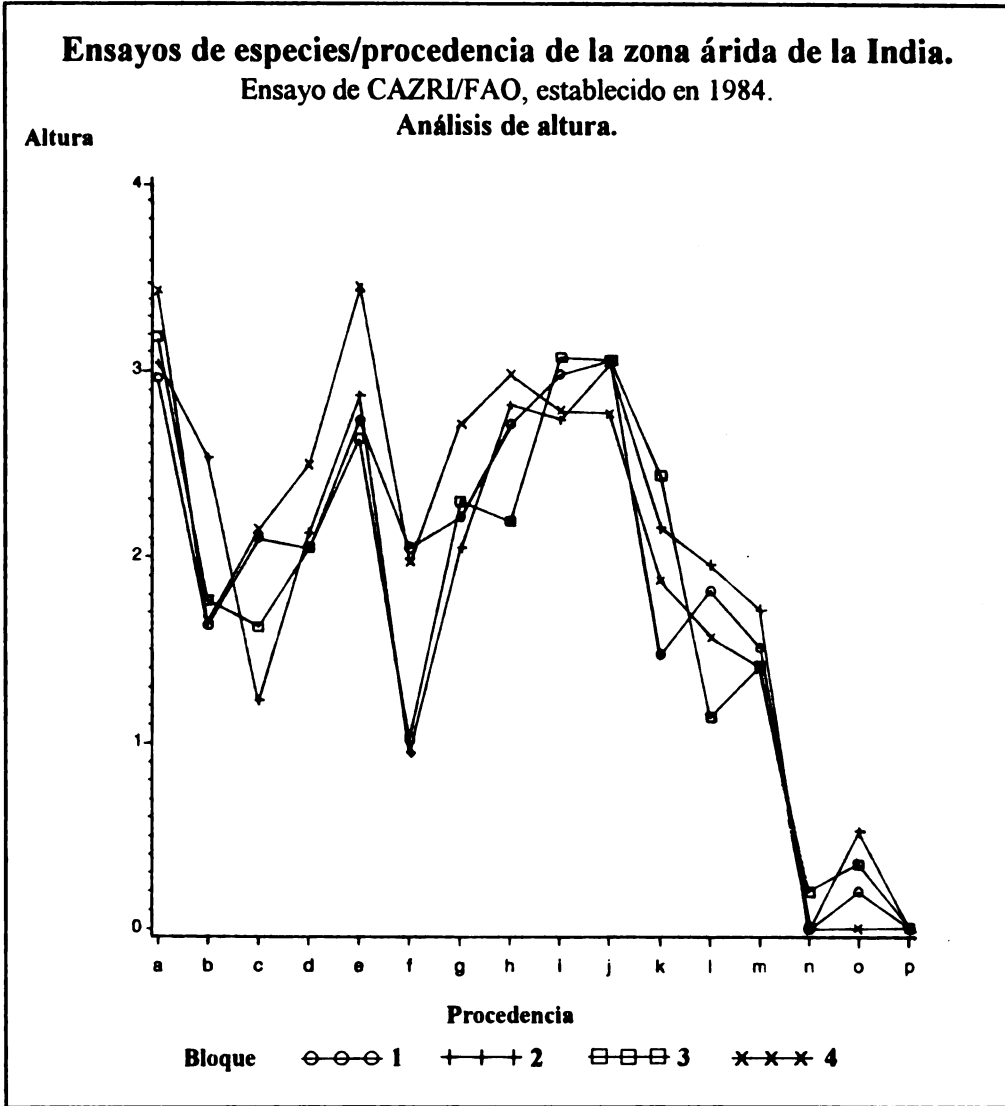


Figura 9: Altura en función de la procedencia por bloque.

## Respecto a (iii)

En el Cuadro 3 se presentan los valores de los residuos. La distribución de frecuencias de los residuos que se presenta en la Figura 10 parece normal. Por otra parte, el paquete SAS (a través del Procedimiento UNIVARIATE) realiza una prueba estadística de la normalidad, que se puede usar también con un número relativamente pequeño de observaciones. Este procedimiento provee además de gráficos, otras estadísticas descriptivas de la distribución de una variable (Guía de Procedimientos de SAS). El gráfico de probabilidad normal de los residuos se muestra en la Figura 11. Los asteriscos (\*) indican los valores de los datos y los signos más (+) brindan una línea recta de referencia. Si la distribución no sigue un patrón normal, entonces es necesario transformar los datos para poder realizar una prueba estadística confiable (Snedecor y Cochran, 1980, p 282).

## Respecto a (iv)

El supuesto de homogeneidad de varianza (la misma varianza para todos los tratamientos) puede ser evaluado revisando si existen diferencias sistemáticas entre los residuos. Estos podrían ser, por ejemplo, función de los valores predichos por el modelo (ver Cuadro 3). En la Figura 12 se muestra un gráfico de los residuos contra los valores predichos de la altura total y no parece que exista alguna relación particular. Tal vez podría parecer, a lo sumo, que existe alguna tendencia a que las procedencias intermedias sean más variables que las de los extremos.

Las procedencias "f" "k" "b" y "c" podrían parecer más variables que la otras. En los Cuadros 2 y 3 se ve que las medias de parcela para altura se basan en números diferentes de individuos (NHT). Los diferentes valores de parcela no son, pues, estimados con la misma exactitud. Un gráfico de los residuos contra NHT (Figura 13) muestra que la alta variabilidad de las procedencias "f", "b" y "c" se puede deber a la poca exactitud de los valores medios, causada por una sobrevivencia baja. Sin embargo, este no es el caso de la procedencia "k", y en general, no parece que exista tal relación. Si existiera una relación directa entre la variabilidad de las medias y el número de observaciones que las originan, se podría hacer un análisis de varianza usando NHT como factor de ponderación. Con base en la Figura 13, es difícil en este caso hacer alguna diferencia. Un análisis ponderado realmente confirma esto.

Snedecor y Cochran (1980, p. 287) brindan diferentes transformaciones estabilizadoras de la varianza. También existen pruebas reales para la homogeneidad de varianza. Frecuentemente se usa prueba de Barlett (Barlett's test) (ver Snedecor y Cochran, 1980, p. 252). Sin embargo, esta prueba es aproximada y no se recomienda su uso generalizado.

## HIPOTESIS ESTADISTICA

Si no existen diferencias reales, los siguientes tres enunciados deben ser válidos:

$$H_{01}: a_1 = a_2 = a_3 = a_4 \text{ (No hay diferencias entre las cuatro especies)}$$

$$H_{02}: \begin{aligned} b_{1(1)} &= \dots = b_{8(1)}, \\ b_{1(2)} &= b_{2(2)} = b_{3(2)}, \\ b_{1(3)} &= b_{2(3)}, \\ b_{1(4)} &= b_{2(4)} = b_{3(4)} \end{aligned}$$

No hay diferencias entre las procedencias dentro de cada una de las cuatro especies

$$H_{03}: c_1 = c_2 = c_3 = c_4 \text{ (No hay diferencias entre los cuatro bloques),}$$

**Cuadro 3. Valores residuales por parcela para altura total. (NH), altura total real y los símbolos (a-p) se repiten del Cuadro 2. La altura total predicha es la altura total estimada por el modelo asumido. El residuo es la diferencia entre la altura real y la altura estimada.**

**Ensayo de especies/procedencias en zonas áridas, India.  
Ensayo CAZRI/FAO establecido en 1984, A.ni./A.ra/ A.se./P.ci.  
Análisis para altura total  
Valores residuales**

| BLOQUE 1 |             |         |    |           |            |          |
|----------|-------------|---------|----|-----------|------------|----------|
| ESPECIE  | PROCEDENCIA | SIMBOLO | NH | ALT. REAL | ALT. PRED. | RESIDUAL |
| ACNI     | 1081/82     | a       | 7  | 2.95857   | 3.12700    | -0.16843 |
| ACNI     | 1083/82     | b       | 5  | 1.62800   | 1.86919    | -0.24119 |
| ACNI     | 1084/82     | c       | 10 | 2.09500   | 1.74694    | 0.34806  |
| ACNI     | 1070/82     | d       | 9  | 2.04444   | 2.15414    | -0.10969 |
| ACNI     | 1069/82     | e       | 7  | 2.73143   | 2.89616    | -0.16473 |
| ACNI     | 1068/82     | f       | 8  | 2.04500   | 1.47303    | 0.57197  |
| ACNI     | 1071/82     | g       | 8  | 2.21000   | 2.29347    | -0.08347 |
| ACNI     | 1082/82     | h       | 2  | 2.71000   | 2.65015    | 0.05985  |
| ACRA     | 1040/82     | i       | 17 | 2.98059   | 2.86821    | 0.11238  |
| ACRA     | 1041/82     | j       | 19 | 3.05316   | 2.95434    | 0.09882  |
| ACRA     | 1013/81     | k       | 14 | 1.47143   | 1.96094    | -0.48951 |
| ACSE     | 1036/82     | l       | 13 | 1.81615   | 1.59614    | 0.22001  |
| ACSE     | 1035/82     | m       | 23 | 1.51391   | 1.48571    | 0.02820  |
| PCIN     | 1062/82     | n       | 0  |           | 0.28994    |          |
| PCIN     | 1087/82     | o       | 1  | 0.20000   | 0.38225    | -0.18225 |
| PCIN     | 1089/82     | p       | 0  |           |            |          |
| BLOQUE 2 |             |         |    |           |            |          |
| ESPECIE  | PROCEDENCIA | SIMBOLO | NH | ALT. REAL | ALT. PRED. | RESIDUAL |
| ACNI     | 1081/82     | a       | 13 | 3.03769   | 3.14518    | -0.10749 |
| ACNI     | 1083/82     | b       | 6  | 2.52667   | 1.88738    | 0.63929  |
| ACNI     | 1084/82     | c       | 3  | 1.22333   | 1.76513    | -0.54179 |
| ACNI     | 1070/82     | d       | 4  | 2.12750   | 2.17232    | -0.04482 |
| ACNI     | 1069/82     | e       | 7  | 2.86429   | 2.91434    | -0.05006 |
| ACNI     | 1068/82     | f       | 1  | 0.95000   | 1.49121    | -0.54121 |
| ACNI     | 1071/82     | g       | 9  | 2.04778   | 2.31165    | -0.26388 |
| ACNI     | 1082/82     | h       | 5  | 2.81600   | 2.66833    | 0.14767  |
| ACRA     | 1040/82     | i       | 11 | 2.73273   | 2.88639    | -0.15366 |
| ACRA     | 1041/82     | j       | 19 | 3.03526   | 2.97252    | 0.06274  |
| ACRA     | 1013/81     | k       | 13 | 2.16077   | 1.97912    | 0.18165  |
| ACSE     | 1036/82     | l       | 18 | 1.95444   | 1.61433    | 0.34012  |
| ACSE     | 1035/82     | m       | 13 | 1.71077   | 1.50389    | 0.20688  |
| PCIN     | 1062/82     | n       | 0  |           | 0.30812    |          |
| PCIN     | 1087/82     | o       | 2  | 0.52500   | 0.40043    | 0.12457  |
| PCIN     | 1089/82     | p       | 0  |           |            |          |
| BLOQUE 3 |             |         |    |           |            |          |
| ESPECIE  | PROCEDENCIA | SIMBOLO | NH | ALT. REAL | ALT. PRED. | RESIDUAL |
| ACNI     | 1081/82     | a       | 13 | 3.17462   | 3.03706    | 0.13756  |
| ACNI     | 1083/82     | b       | 15 | 1.76000   | 1.77925    | -0.01925 |
| ACNI     | 1084/82     | c       | 12 | 1.61833   | 1.65700    | -0.03867 |
| ACNI     | 1070/82     | d       | 8  | 2.04750   | 2.06420    | -0.01670 |
| ACNI     | 1069/82     | e       | 11 | 2.63182   | 2.80622    | -0.17440 |
| ACNI     | 1068/82     | f       | 3  | 1.02000   | 1.38309    | -0.36309 |
| ACNI     | 1071/82     | g       | 5  | 2.29400   | 2.20353    | 0.09047  |
| ACNI     | 1082/82     | h       | 4  | 2.18750   | 2.56021    | -0.37271 |
| ACRA     | 1040/82     | i       | 20 | 3.07300   | 2.77827    | 0.29473  |
| ACRA     | 1041/82     | j       | 19 | 3.05316   | 2.86440    | 0.18876  |
| ACRA     | 1013/81     | k       | 20 | 2.43600   | 1.87100    | 0.56500  |
| ACSE     | 1036/82     | l       | 13 | 1.14154   | 1.50620    | -0.36467 |
| ACSE     | 1035/82     | m       | 19 | 1.41105   | 1.39577    | 0.01528  |
| PCIN     | 1062/82     | n       | 2  | 0.20000   | 0.20000    | -0.00000 |
| PCIN     | 1087/82     | o       | 4  | 0.35000   | 0.29231    | 0.05769  |
| PCIN     | 1089/82     | p       | 0  |           |            |          |
| BLOQUE 4 |             |         |    |           |            |          |
| ESPECIE  | PROCEDENCIA | SIMBOLO | NH | ALT. REAL | ALT. PRED. | RESIDUAL |
| ACNI     | 1081/82     | a       | 1  | 3.43000   | 3.29165    | 0.13835  |
| ACNI     | 1083/82     | b       | 2  | 1.65500   | 2.03384    | -0.37884 |
| ACNI     | 1084/82     | c       | 5  | 2.14400   | 1.91159    | 0.23241  |
| ACNI     | 1070/82     | d       | 3  | 2.49000   | 2.31879    | 0.17121  |
| ACNI     | 1069/82     | e       | 4  | 3.45000   | 3.06081    | 0.38919  |
| ACNI     | 1068/82     | f       | 5  | 1.97000   | 1.63768    | 0.33232  |
| ACNI     | 1071/82     | g       | 2  | 2.71500   | 2.45812    | 0.25688  |
| ACNI     | 1082/82     | h       | 1  | 2.98000   | 2.81480    | 0.16520  |
| ACRA     | 1040/82     | i       | 17 | 2.77941   | 3.03186    | -0.25345 |
| ACRA     | 1041/82     | j       | 15 | 2.78867   | 3.11899    | -0.35032 |
| ACRA     | 1013/81     | k       | 13 | 1.86846   | 2.12559    | -0.25713 |
| ACSE     | 1036/82     | l       | 15 | 1.56533   | 1.76079    | -0.19546 |
| ACSE     | 1035/82     | m       | 15 | 1.40000   | 1.65036    | -0.25036 |
| PCIN     | 1062/82     | n       | 0  |           | 0.45459    |          |
| PCIN     | 1087/82     | o       | 0  |           | 0.54690    |          |
| PCIN     | 1089/82     | p       | 0  |           |            |          |

**Ensayos de especies/procedencia de la zona árida de la India.**

Ensayo de CAZRI/FAO, establecido en 1984.

**Análisis de altura**

Distribución de frecuencias de los Residuos

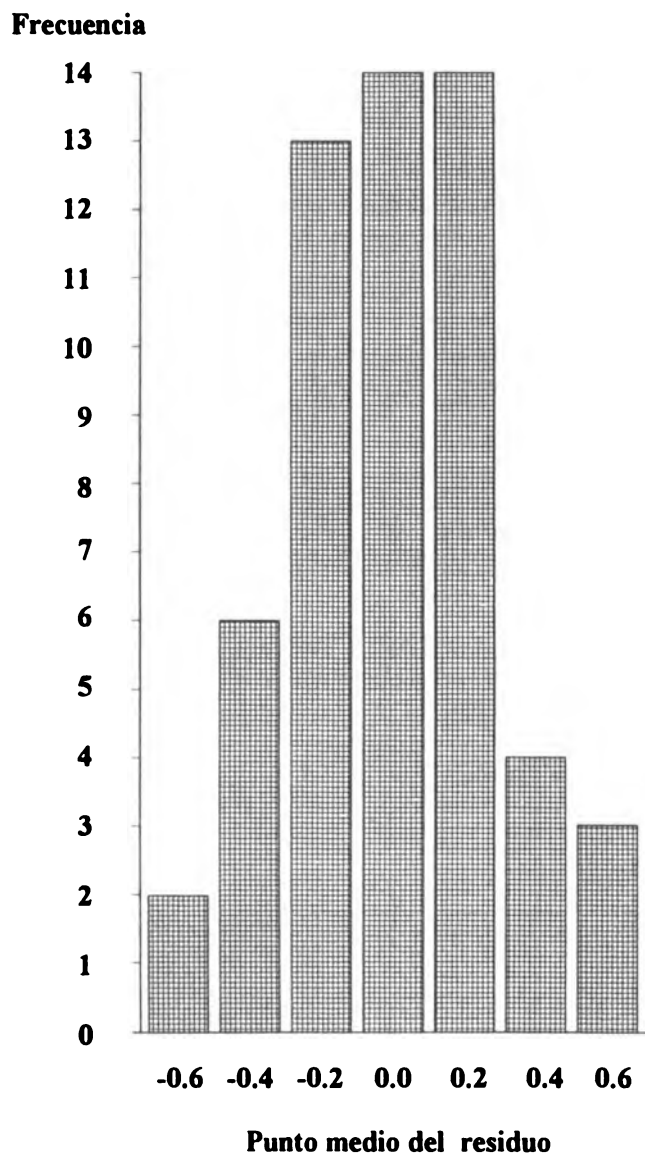


Figura 10: Distribución de la frecuencia de los residuos (RESID) de la Tabla 3. Los residuos han sido agrupados en intervalos de acuerdo al intervalo medio indicado. Los valores entre dos puntos medios fueron incluidos en el intervalo superior.



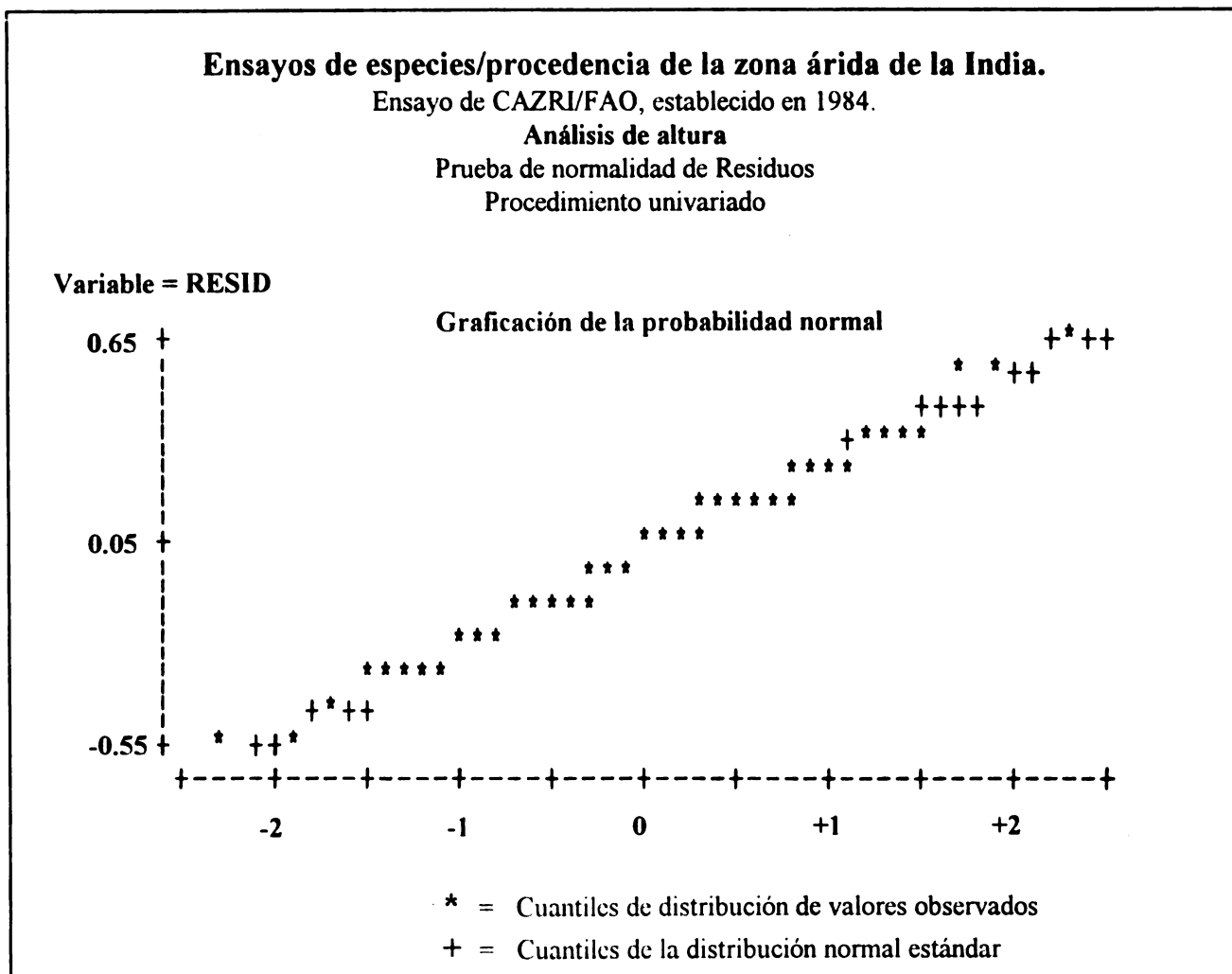


Figura 11: Gráfico de probabilidad normal de los residuos.

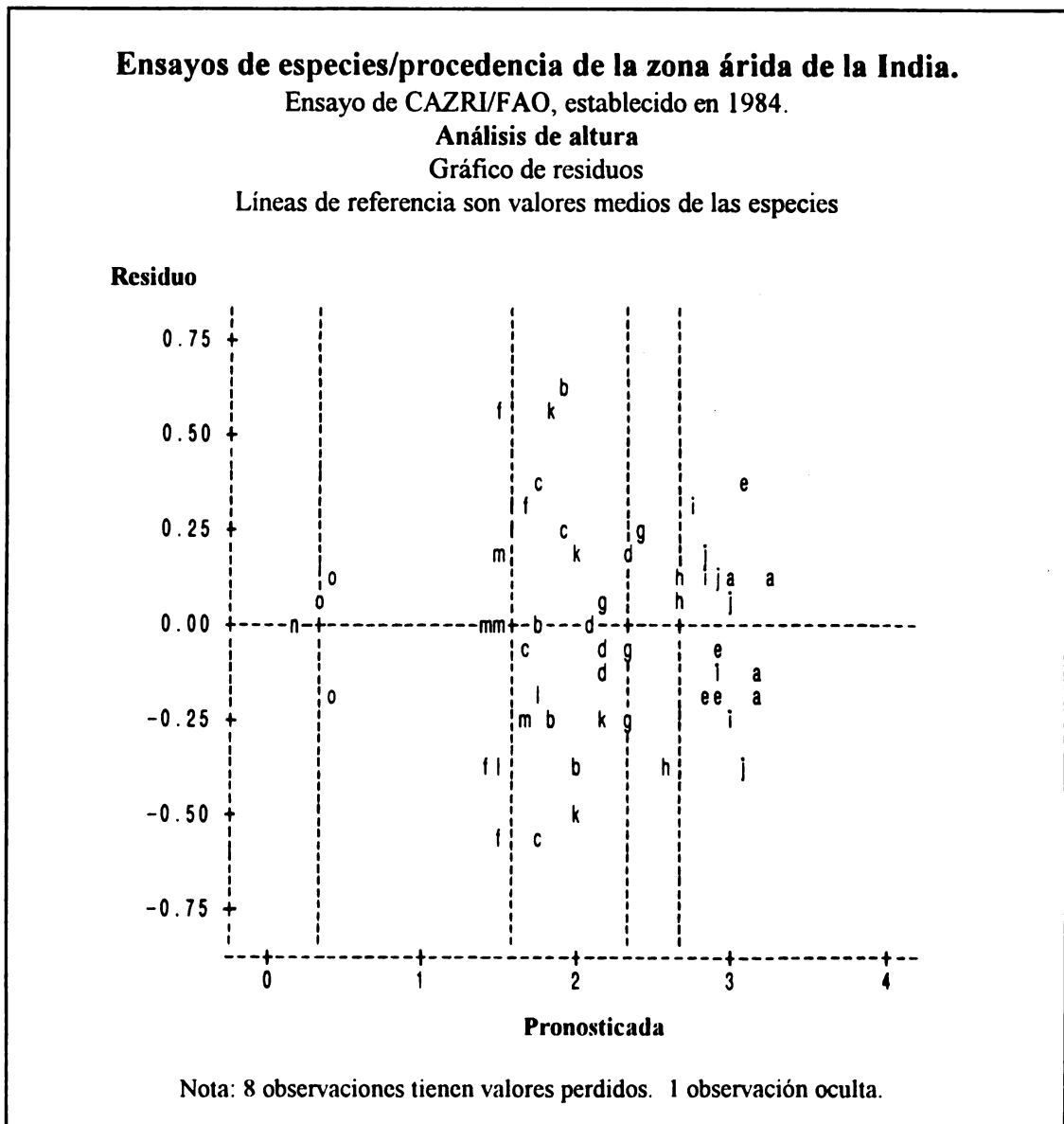


Figura 12: Gráfica de residuos contra altura pronosticada. Las letras en la gráfica representan las diferentes procedencias. (Ver Tabla 3).

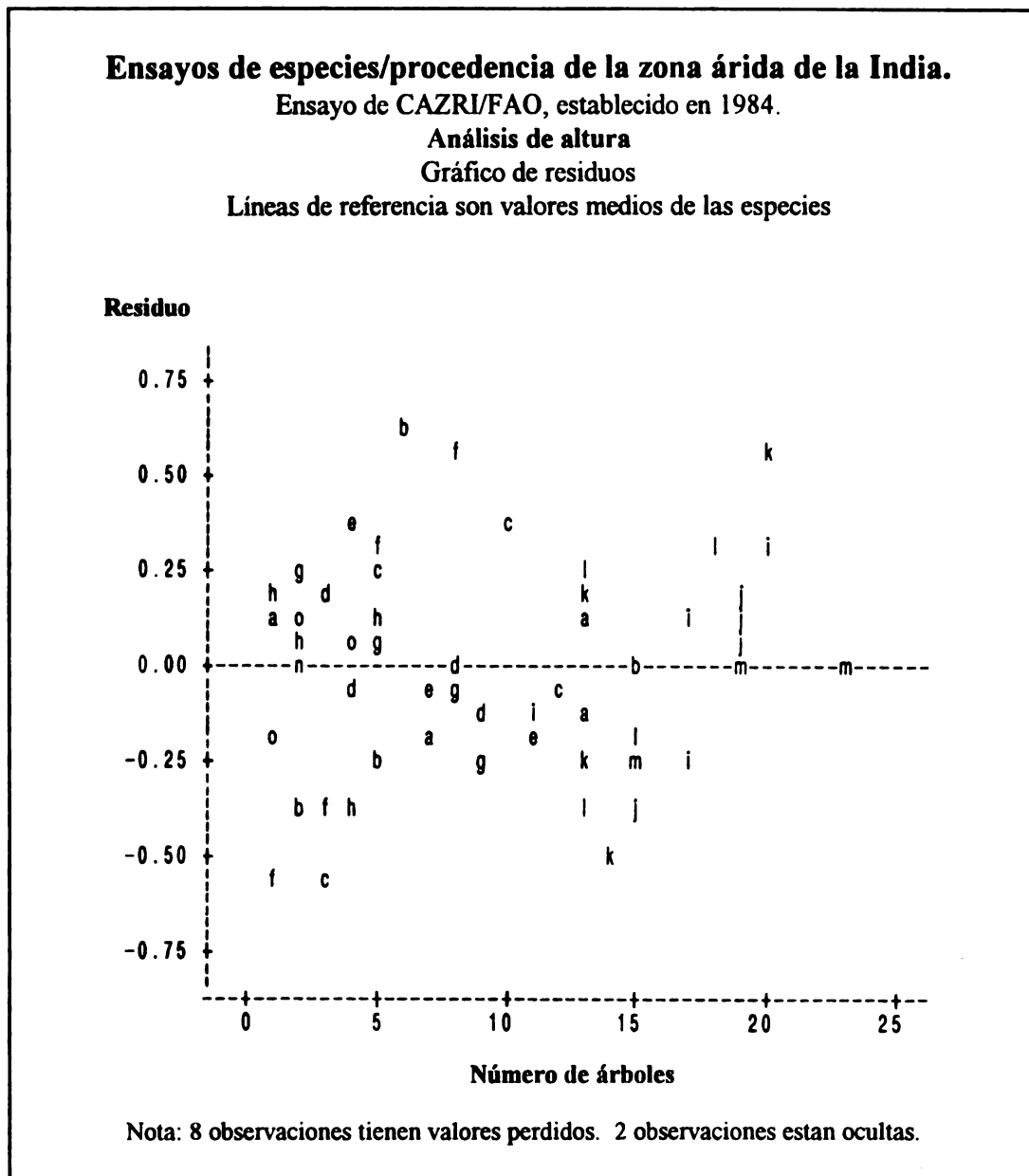


Figura 13: Gráfico de los residuos contra número de árboles evaluados para altura. Las letras en el gráfico representan las diferentes procedencias. (Ver Tabla 3).

Las tres hipótesis formuladas son realmente las correspondientes a un modelo de efectos fijos. Anteriormente se establecieron los efectos de especie y procedencia como aleatorios. Con un modelo aleatorio se asume que los tratamientos son muestras representativas de una población dada y la hipótesis de que "no existen diferencias" entre especies y entre procedencias, respectivamente, se formulan correctamente como sigue:

$$H_{01} : \sigma^2_a$$

$$H_{02} : \sigma^2_b$$

Analizando estas hipótesis resulta más claro que en el modelo utilizado se asume que las varianzas entre procedencias dentro de especies son iguales. La discusión sobre la homogeneidad de varianza, referida antes a la varianza de los tratamientos individuales (especies), aplica también a la varianza entre procedencias dentro de especies. Las Figuras 5 y 6 pueden dar una impresión sobre esta variación. Sin embargo, es difícil obtener una impresión precisa de las diferencias en variación debido a que en tres de las cuatro especies se están evaluando menos de 4 procedencias. Esta situación imposibilita además realizar una prueba confiable sobre la homogeneidad de varianza. Una solución a este problema puede ser realizar análisis separados por especies (ver más adelante).

Cuando se extraen conclusiones de un modelo aleatorio, es importante especificar los efectos aleatorios de las poblaciones correctamente. De otra forma, las conclusiones pueden ser muy generales. En el ejemplo que se presenta no es razonable asumir que las procedencias incluidas son una muestra representativa del conjunto total de procedencias de las respectivas especies. Solamente se podrían considerar a lo sumo como muestras de subconjuntos limitados de procedencias. Las conclusiones que se presentan posteriormente están limitadas a las procedencias específicas bajo estudio. Si no existe interés particular en estimar componentes de varianza, a menudo, entonces, se considera más correcto usar modelos de efectos fijos.

Sin embargo, aunque el modelo se limite a las procedencias específicas, no son los lotes particulares bajo estudio los que son de interés, sino más bien, el abastecimiento continuo de semilla de los rodales de origen de dichos lotes. Entonces, la elección lógica es también un modelo de efectos aleatorios.

Para cada especie se puede considerar como una población, los rodales particulares (procedencias) en los que la semilla fue recolectada. Cada rodal constituye un "estrato" de la población. Un lote de semilla recolectado en un rodal es pues una muestra de ese estrato y las muestras de todos los estratos constituyen una muestra de los diferentes niveles de la población. La población a la que se pueden extender las conclusiones cuando se utiliza un modelo de efectos aleatorios es, en principio, el infinito número de lotes de semillas que se pueden cosechar de los árboles madre o de los rodales semilleros derivados de estos. Este argumento de usar un modelo de efectos aleatorios, generalmente no se considera en los libros de texto sobre estadística que discuten los efectos aleatorios y fijos en relación con los diferentes tipos de ensayo, incluyendo ensayos de campo sobre crecimiento. Sin embargo, se acerca a la línea de pensamiento intuitivo de muchos mejoradores forestales. Como es más difícil conseguir significancia estadística con modelos aleatorios que con fijos (ver adelante), se puede considerar la interpretación que se presenta como precavida. Con la variación en la producción de semilla que se presenta en los rodales de año a año, tanto en términos de cantidad como de los individuos (genotipos) que contribuyen a la cosecha, no hay duda de que es más razonable usar un modelo de efectos aleatorios.

Las tres hipótesis establecidas antes, se prueban calculando la probabilidad de que las variables de respuesta, ilustradas gráficamente en las Figuras 4, 5 y 6, se hallan dado por pura casualidad, si las hipótesis son verdaderas y los supuestos del modelo son correctos. Para calcular estas probabilidades se realiza un análisis de varianza.

## ANALISIS DE VARIANZA

Los resultados de los análisis de varianza para sobrevivencia y altura total se resumen en los Cuadros 4 y 5, respectivamente.

La sobrevivencia de un árbol sólo puede obtener dos valores, muerto o vivo. Este es un carácter llamado binomial que sigue una distribución binomial (por tanto, no normal). Para obtener normalidad se han transformado los porcentajes de sobrevivencia usando la transformación del arcoseno (vea, por ejemplo, Burley y Wood, 1976, p. 114).

El análisis de varianza fue realizado usando un programa de computadora. Burley y Wood (1976) y Snedecor y Cochran (1980), por ejemplo, brindan más detalles sobre como realizar los cálculos.

El programa de computación es el "Statistical Analysis System" (SAS). El procedimiento utilizado es el General Linear Model (GLM). Para mayores detalles acerca del GLM vea la guía de usuarios (Users Guide) SAS/STAT. El GLM es un procedimiento muy poderoso que puede realizar, entre otros, análisis de varianza, especialmente con datos no balanceados, situación muy común en ensayos de especies y procedencias. En el ejemplo que se presenta aquí, los datos están balanceados solamente para las procedencias de *Prosopis cineraria*, por lo que no se da ninguna instrucción de ponderación en la ejecución del programa. La instrucción "random" (aleatoria) en GLM ofrece una opción para probar cada efecto efectuando la prueba estadística de F apropiada de acuerdo a los cuadrados medios esperados correspondientes.

En este contexto se debe poner atención especial a la primera y última columna de los Cuadros. La primera columna muestra las diferentes fuentes de variación. La última columna brinda las probabilidades de haber obtenido los valores observados por pura casualidad, si las hipótesis anteriores son ciertas.

La segunda columna muestra los grados de libertad de cada fuente de variación. Los grados de libertad son el número de comparaciones independientes que se pueden efectuar.

La tercera columna muestra la suma de cuadrados para cada fuente de variación, la cual expresa la variabilidad total observada en cada fuente. La cuarta columna es el cuadrado medio (la suma de cuadrados dividida por los grados de libertad), la cual expresa la cantidad relativa de variabilidad total de cada fuente. La quinta columna es la variable de prueba (llamada F), la cual es el cociente de los cuadrados medios comparados. El tamaño de la variable de prueba "F" indica la probabilidad de obtener las observaciones por puro azar, si las hipótesis formuladas son ciertas.

La diferencia entre los modelos fijos y aleatorios se expresa en la columna de cuadrados medios esperados (CME) (Cuadro 7) y en la columna del estadístico "F" de la tabla de análisis de varianza. En lo restante, el análisis de varianza es el mismo. Generalmente, los modelos de efectos aleatorios permiten inferir conclusiones más amplias que los modelos de efectos fijos (la conclusión aplica a una población mayor). Sin embargo, al mismo tiempo, la probabilidad de lograr significancia estadística en un modelo de efectos aleatorios es generalmente menor que en un modelo de efectos fijos. El estadístico "F" para una fuente de variación será más pequeña o igual cuando se especifica como aleatorio que cuando se especifica como fijo.

Los valores de probabilidad que se derivan de "F" se muestran en la sexta columna.

Cuadro 4. Análisis de varianza para sobrevivencia (transformación arcoseno). El ensayo combinado de especies y procedencias <sup>1</sup>

| Fuente de variación | GL | SC    | CM    | F <sub>obs</sub> | P (F ≥ F <sub>obs</sub> ) | Nivel de significancia |
|---------------------|----|-------|-------|------------------|---------------------------|------------------------|
| Especies            | 3  | 5,080 | 1,693 | 64,61            | 0,0001                    | ***                    |
| Proc (Esp.)         | 12 | 0,314 | 0,026 | 1,50             | 0,1584                    | NS                     |
| Bloque              | 3  | 0,279 | 0,093 | 5,33             | 0,0032                    | **                     |
| Error               | 45 | 0,784 | 0,017 |                  |                           |                        |

Cuadro 5. Análisis de varianza para altura total. El ensayo combinado de especies y procedencias <sup>1</sup>

| Fuente de variación | GL | SC     | CM    | F <sub>obs</sub> | P (F ≥ F <sub>obs</sub> ) | Nivel de significancia |
|---------------------|----|--------|-------|------------------|---------------------------|------------------------|
| Especies            | 3  | 15,189 | 5,066 | 5,45             | 0,0145                    | *                      |
| Proc (Esp.)         | 11 | 11,870 | 1,079 | 9,33             | 0,0001                    | ***                    |
| Bloque              | 3  | 0,441  | 0,147 | 1,35             | 0,2723                    | NS                     |
| Error               | 38 | 4,130  | 0,330 |                  |                           |                        |

#### 1: Simbología

GL = grados de libertad

SC = suma de cuadrados

CM = cuadrado medio

F<sub>obs</sub> = "F" estadístico observado

P (F ≥ F<sub>obs</sub>) = Probabilidad de que ocurra un valor igual o mayor de F<sub>obs</sub> por azar.

\*\*\* = P (F ≥ F<sub>obs</sub>) ≤ 0,1% (alta significancia)

\*\* = 0,1% < P (F ≥ F<sub>obs</sub>) ≤ 1% (significancia 1%)

\* = 1% < P (F ≥ F<sub>obs</sub>) ≤ 5% (significancia 5%)

NS : no significativo, P (F ≥ F<sub>obs</sub>) > 5%

Las líneas verticales en la columna del "F" estadístico indican con cuál cuadrado medio se han calculado los valores de F<sub>obs</sub><sup>2</sup>. En el texto se brinda información adicional.

Si la probabilidad es baja, se rechaza la hipótesis y se concluye que existen diferencias estadísticamente significativas. Normalmente, una probabilidad del 5% o menos se considera baja. Si la probabilidad se encuentra entre 1% y 5%, la significancia usualmente se indica con una asterisco (\*), si se encuentra entre 0,1" y

1% se indica con dos asteriscos (\*\*) y si es menos de 0,1% con tres asteriscos (\*\*\*).

Otro estadístico que provee el análisis de varianza es el valor  $R^2$  (Cuadrado del coeficiente de correlación múltiple).  $R^2$  mide que tanto de la variación de la variable dependiente explica el modelo.  $R^2$  es el cociente de la suma de cuadrados del modelo y la suma de cuadrados total.  $R^2$  varía entre 0 y 1. En general, cuanto mayor sea  $R^2$ , mayor es la proporción en que el modelo explica los datos. De esta manera,  $R^2$  puede ser usado para interpretar cuan bueno es el modelo. Sin embargo, este no es el único estadístico que mide el grado de adaptación del modelo, y no debe ser el único que se use ya que puede por sí mismo llevar a conclusiones erróneas. Los supuestos del modelo deben verificarse tal como se describió antes, el número de grados de libertad del modelo debe compararse con el número total de grados de libertad disponibles. Siempre es posible obtener arbitrariamente un  $R^2$  cercano a 1 incluyendo una gran cantidad de factores en el modelo. Si el modelo tiene demasiados grados de libertad, los resultados, sin embargo, tienden a perder significado. No existe un número "mágico" de grados de libertad que se deben usar en el modelo, pero como "regla empírica" se tiene que al menos la mitad del total de grados de libertad se deben usar para estimar el error residual.

## CONCLUSIONES DEL ANALISIS DE VARIANZA

Según los resultados del Cuadro 4 existen diferencias significativas en sobrevivencia entre las cuatro especies y entre los bloques. Sin embargo, no hay diferencias significativas entre procedencias dentro de especies.

La sobrevivencia de *A. raddiana* y *A. senegal* es relativamente alta (60-70%), la de *A. nilotica* es baja (10-30%) y la de *P. cineraria* es muy baja (Figuras 4 y 5).

El Cuadro 5 muestra que existen diferencias significativas en altura total entre especies y entre procedencias dentro de especies. *A. raddiana* y *A. nilotica* son las especies con mejor crecimiento (Ver Figuras 4 y 6).

Considerando su alta sobrevivencia y crecimiento, *A. raddiana* es probablemente entre las cuatro, la especie más adecuada para la producción de madera en el desierto de Thar.

Dentro de *A. raddiana* las dos procedencias de Senegal son mejores que las de Israel (Ver Figura 6). Este es un aspecto de interés particular ya que una introducción anterior de Israel se ha comportado bien en Rajahstan. Esto sugiere que la introducción de nuevo material, por ejemplo del Senegal, representa una posibilidad de mejoramiento.

Como se indicó antes, el cumplimiento de uno de los supuestos del modelo (igualdad de varianzas entre procedencias dentro de especies) es dudoso. Si este supuesto es falso, se podría llegar a conclusiones erróneas relacionadas con las diferencias entre procedencias. Sin embargo, el análisis hecho considerando sólo especies confirma el resultado del análisis combinado.

Aunque las conclusiones parecen correctas, es importante notar que no se ha probado que alguna de las tres restantes especies no sea adecuada.

*Acacia senegal* es de crecimiento lento, pero sólo se han probado dos procedencias. Además, el principal producto de esta especie dentro de su rango de distribución natural es goma, no madera. Por este motivo, si el objetivo de producción fuera goma se deberían realizar ensayos adicionales con el propósito de evaluar el rendimiento en este producto, probablemente también con un régimen de manejo diferente.

*Acacia nilotica* tiene baja sobrevivencia, pero todas las procedencias son originarias de áreas con alta precipitación en comparación con Jodhpur. Una excepción es la procedencia de Sudán, subespecie *nilotica*, que en su origen requiere de inundaciones anuales. El crecimiento razonablemente bueno de *A. nilotica* sugiere la realización de ensayos de procedencias adicionales.

*Prosopis cineraria* ha sido la especie más desalentadora. Sin embargo, es muy común y popular en Rajahstan. Entonces, ¿Por qué su mal comportamiento en el ensayo? Existen varias posibles razones. La precipitación al momento del establecimiento fue inusualmente baja y ninguna de las tres procedencias es local. Las dos procedencias hindúes son de áreas de mayor precipitación y la procedencia de Yemen, aunque proviene de un sitio de baja precipitación, tiene un régimen de lluvias diferente. Sin duda, los ensayos de procedencias con esta especie deberían continuar.

En resumen, las conclusiones son que existe una buena posibilidad para usar y evaluar bajo condiciones normales de plantación las procedencias de *A. raddiana* del Senegal, aunque debe continuar la evaluación de procedencias de las otras tres especies. El documento "Mejoramiento Genético a nivel de Especies y Procedencias" de Pedersen, Olesen y Graudal (1993) brinda lineamientos sobre la planificación de las diferentes fases de evaluación.

## **ANALISIS ADICIONALES Y CALCULO DE LOS VALORES GENOTIPICOS**

Se encontró que existen diferencias significativas entre procedencias dentro de especies para la variable altura total. En la Figura 6 se ve que estas diferencias parecen estar presentes dentro de *A. nilotica* y *A. raddiana*. Un análisis estadístico más detallado confirma este hecho.

El análisis de varianza es sólo el primer paso en el estudio de los resultados. El paso siguiente es examinar las medias de los tratamientos y la magnitud de las diferencias entre ellas (Snedecor y Cochran, 1980, p. 224, 233). Anteriormente esto se realizó simplemente a través de gráficos relevantes. Un análisis más detallado (que no se reproduce aquí) se realiza con la opción de comparaciones múltiples de procedimiento GLM de SAS.



Anteriormente se concluyó que procedencias del Senegal de *A. raddiana* son probablemente las mejores. Pero, ¿cuánto se espera ganar realmente con la selección de la mejor procedencia? Para responder a esta pregunta se estiman los valores genotípicos y la ganancia genética.

El valor genotípico es el valor esperado de la procedencia en el sitio del ensayo. Sin embargo, cada procedencia está representada solamente mediante muestras y sólo en partes del área del ensayo. La media fenotípica observada, entonces, puede estar desviada del valor genotípico, debido a (1) la variación aleatoria de factores ambientales entre parcelas dentro de bloques y (2) el material de plantación representa una muestra de la composición genética de la procedencia que puede desviarse del valor genotípico de la misma.

En los ensayos donde las medias de las procedencias se estiman con una varianza pequeña (error experimental), las diferencias entre el valor fenotípico y genotípico son muy reducidas. Sin embargo, cuando aumenta el error experimental existe una tendencia de que los mayores valores fenotípicos se vuelvan más grandes que los valores genotípicos y que, en la misma forma, los menores se vuelvan más pequeños.

Las diferencias fenotípicas observadas entre las procedencias son pues más grandes que las que se pueden esperar si se plantan dichas procedencias. A continuación se muestra como se calculan los valores genotípicos, usando como ejemplo las tres procedencias de *A. raddiana*.

En el Cuadro 6 se muestra un análisis de varianza realizado solamente con *A. raddiana*. El modelo estadístico usado para este análisis es:

$$(2) X_{ij} = m + a_i + b_j + e_{ij}$$

Donde:

$X_{ij}$  = el valor observado (Ej. Altura total)

$m$  = la media general

$a_i$  = el efecto de la procedencia "i",  $i = 1, 2, 3,$

$a_1 = 1041/82$  Keur Mbaye,

$a_2 = 1040/82$  Rao, y

$a_3 = 1013/81$  Ein-Hazeva

$b_j$  = el efecto del bloque "j",  $j = 1, 2, 3, 4$

$e_{ij}$  = es el residual.

Se asume que  $a_i$  y  $e_{ij}$  son independientes, normalmente distribuidos, con media cero y varianzas  $\sigma_a^2$  y  $\sigma^2$ , respectivamente.

El valor fenotípico de la procedencia "i" ( $F_i$ ) es:

$$F_i = m + a_i \quad i = 1,2,3$$

El valor genotípico de la procedencia "i" ( $G_i$ ) es:

$$G_i = m + H^2_{BS} (F_i - m)$$

Donde  $H^2_{BS}$  es la heredabilidad en sentido amplio de los valores medios de las procedencias (o simplemente, la heredabilidad de procedencias en sentido amplio).

La ganancia genética  $\Delta G_i$  debida a la selección de procedencias con índice "i" entre todas las procedencias probadas es:

$$\Delta G_i = H^2_{BS} (F_i - m)$$

A menudo es más relevante comparar la ganancia obtenida con respecto de una procedencia estándar en uso en el área de plantación ("control local"), que con respecto a la media general. En este ensayo no se incluyó una procedencia local. Se podría considerar tentativamente la procedencia israelí como el "control local", debido a que la procedencia que se ha usado antes en Rajahstan, proviene de Israel. Sin embargo, este ejemplo sólo permite una conclusión poco sólida. El material introducido probablemente sea de otra fuente israelí, y no es definitivamente la primera generación en la India.

El valor de la heredabilidad de procedencias en sentido amplio ( $H^2_{BS}$ ) varía entre 0 y 1. Comparado con  $P_i$ ,  $G_i$  es "empujado" hacia la media general. En otras palabras, las diferencias entre las procedencias se "contraen". Por ese motivo,  $H^2_{BS}$  es llamado el factor de "contracción" (Kung, 1979).

La heredabilidad de procedencias en sentido amplio se calcula de la siguiente manera (ver por ej. Burley y Wood, 1979):

$$H^2_{BS} = V_G/V_F = S^2_a/(S^2_a + S^2/4)$$

Donde "S" es el estimador de " $\sigma$ ".

La variación residual ( $S^2$ ) se divide por el número de repeticiones de cada procedencia (en este caso 4) para obtener la heredabilidad de las medias de procedencias en sentido amplio (Nanson, 1970). La variación entre

procedencias  $S^2_a$  es la variación de los valores medios de un conjunto de procedencias y se considera entonces la variación genética ( $V_G$ ). La variación residual ( $S^2$ ) es la variación ambiental de parcela a parcela dentro de bloques. Cada procedencia se repite cuatro veces y el componente de varianza ambiental ( $V_G$ ) de la varianza fenotípica entre procedencias es entonces un cuarto (1/4) de la variación residual.

Burley y Wood (1976) mencionan que hay que tratar de aplicar con cautela los valores de heredabilidad. También llaman la atención sobre el hecho de que en estudios sobre procedencias generalmente no se calculan los valores de heredabilidad. Sin embargo, con el incremento de la capacidad computacional la estimación de los valores de heredabilidad de procedencias en sentido amplio se ha vuelto cada vez más común. Aún así, esto se tiene que hacer con cuidado, dado que la exactitud de las estimaciones es generalmente baja, especialmente en ensayos con pocas procedencias. La estimación de heredabilidad probablemente se debe limitar a los casos donde el análisis de varianza muestra diferencias significativas (Madsen, 1989).

Los componentes de varianza  $S^2_a$  y  $S^2$  se derivan del análisis de varianza (Cuadro 6).

Cada cuadrado medio (CM) del análisis de varianza es la suma de uno o más de los componentes causados por las diferentes fuentes de variación identificadas. La composición de los valores de los cuadrados medios se muestran en la columna de los cuadrados medios esperados (CME) (Cuadro 7). Del conjunto de ecuaciones de CM-CME, se pueden estimar los diferentes componentes de varianza.

Cuadro 6. Análisis de varianza para altura total. Análisis separado para *Acacia raddiana*<sup>1</sup>.

| Fuente de variación | GL | SC    | CM    | $F_{obs}$ | $P (F \geq F_{obs})$ | Nivel de significancia |
|---------------------|----|-------|-------|-----------|----------------------|------------------------|
| Procedencia         | 2  | 2,423 | 1,212 | 19,37     | 0,0024               | **                     |
| Bloque              | 3  | 0,273 | 0,091 | 1,46      | 0,3173               | NS                     |
| Error               | 6  | 0,375 | 0,063 |           |                      |                        |

Cuadro 7. Componentes de varianza y heredabilidad de procedencias para altura total en *Acacia raddiana*<sup>1</sup>.

| Fuente de variación  | GL | CM    | CME                      | Componentes de varianza |
|--|----|-------|--------------------------|-------------------------|
| Procedencia  | 2  | 1,212 | $\sigma^2 + 4\sigma_a^2$ | $\sigma_a^2 = 0.29$     |
| Bloque   | 3  | 0,091 | $\sigma^2 + 3\sigma_b^2$ |                         |
| Error  | 6  | 0,063 | $\sigma^2$               | $\sigma^2 = 0.063$      |
| $H^2 (\text{Proc.}) = \frac{\sigma_a^2}{\sigma_a^2 + \sigma^2/4} = \frac{0.29}{0.29 + 0.063/4} = 0.95$ |    |       |                          |                         |

En el Cuadro 8 se resumen los diferentes valores genotípicos y fenotípicos de las tres procedencias. Las diferencias en ganancia genética que se presentan ilustran la importancia de seleccionar la procedencia correcta.

Cuadro 8. Altura total para las tres procedencias de *Acacia raddiana*. Valores fenotípicos y genotípicos y ganancia genética producto de la selección de cada procedencia entre las tres <sup>1</sup>.

| Procedencia<br>(No. lote) | Valor<br>Fenotípico<br>(m) | Valor<br>Genotípico<br>(m) | Ganancia genética |      |
|---------------------------|----------------------------|----------------------------|-------------------|------|
|                           |                            |                            | (m)               | %    |
| 1041/82                   | 2,98                       | 2,96                       | 0,34              | + 13 |
| 1040/82                   | 2,89                       | 2,88                       | 0,26              | + 10 |
| 1013/82                   | 1,98                       | 2,01                       | 0,61              | - 23 |

#### 1: Simbología

GL = grados de libertad

SC = suma de cuadrados

CM = cuadrado medio

CME = cuadrados medios esperados

$F_{obs}$  = "F" estadístico observado

$P(F \geq F_{obs})$  = probabilidad de que ocurra un valor igual o mayor de  $F_{obs}$  por azar.

\*\*\* :  $P(F \geq F_{obs}) \leq 0,1\%$  (alta significancia)

\*\* :  $0,1\% < P(F \geq F_{obs}) \leq 1\%$  (significancia 1%)

\* :  $1\% < P(F \geq F_{obs}) \leq 5\%$  (significancia 5%)

NS : no significativo,  $P(F \geq F_{obs}) > 5\%$

#### COMENTARIOS FINALES

Este anexo ha presentado un caso de la vida real. Muestra la gran cantidad de trabajo analítico que se requiere para interpretar los ensayos de campo, del cual, sin embargo, ha menudo los resultados se presentan en unas pocas líneas.

Con frecuencia los análisis son más complejos que los de este caso; por ejemplo, cuando se evalúa más de una característica y se investiga la correlación que pueda existir entre ellas o cuando se comparan varios ensayos establecidos en

diferentes sitios. En los análisis de correlación es importante no mal interpretar relaciones causales o empíricas. (Ej. Como la sobrevivencia puede estar tanto positiva como negativamente correlacionada con el crecimiento).

Siempre se debe mantener presente que cualquier ensayo es único y que en general el mejor método de comenzar a analizar los datos es simplemente "mirarlos", tal como se hizo con las varias ilustraciones que se presentaron en este ejemplo (Figuras 2 a 7).

Estas ilustraciones son útiles tanto cuando se formulan los modelos y las hipótesis como cuando se interpretan los resultados, debido a que pueden revelar relaciones causales. Las ilustraciones permiten los análisis preliminares y pueden ser realizadas por investigadores con un conocimiento limitado sobre estadística. Generalmente, este tipo de análisis es suficiente para inferir conclusiones preliminares. Mirando la variación en términos de rangos de valores máximos y mínimos, se puede ver en principio cuán ciertas son estas conclusiones. En términos estadísticos, cuanto mayor sea el traslape entre los rangos de los diferentes tratamientos (o bloques), menor probabilidad habrá de que las diferencias entre las medias sean ciertas. De esta manera, el investigador no se debe detener en el establecimiento y medición de ensayos aduciendo falta de conocimientos estadísticos más avanzados. El análisis simple y un verdadero sentido común generalmente generan los resultados principales. Los métodos estadísticos se necesitan para cuantificar la confiabilidad de los resultados y la correcta aplicación de dichos métodos como regla general puede ser consultada.

## LITERATURA SELECCIONADA

- Burley, J.; Wood, P.J.** (eds.) 1976. A manual on species and provenance research with particular reference to the tropics. Tropical Forestry Papers No. 10 and 10A. University of Oxford.
- Draper, N.; Smith, H.** 1981. Applied regression analysis. Second edition. John Wiley, New York. 709p.
- FAO.** 1988. Final statement on the FAO/IBPGR/UNEP Project on genetic resources of arid and semi-arid zone arboreal species for the improvement of rural living, 1979 -1987. Forest Genetic Resources Information No. 16.
- Kung, F.H.** 1979. Improved estimators for provenance breeding values. *Silvae Genetica* 2-3, 114-116. J.D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt a.M.

- Madsen, S. F1.** 1989. Stand progenies of danish norway spruce, reports of the danish forest experiment station. Copenhagen. Vol. 42, 3, 147-21.
- Nanson, A.** 1970. L'Héritabilité et le gain d'origine génétique dans quelques types d'experiences. *Silvae Genética* 19, 114-121. J.D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt a.M.
- Pedersen, A.P.; Olesen, K.; Graudal, L.** 1993. Tree improvement at species and provenance level. Danida Forest Seed Centre. Humlebaek, Denmark. Lecture Note D-3, 12p.
- SAS Procedures Guide.** 1988. Release 6.03 Edition. Cary, NC: Sas Institute Inc., 441p.
- SAS/STAT User's Guide.** 1988. Release 6.03 Edition. Cary, NC: Sas Institute Inc., 1028p.
- Snedecor, G.W.; Cochran, W.G.** 1980. Statistical methods. Seventh edition. The Iowa State University Press.