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

PAGINA

1. INTRODUCCION 45

2. LOS PRINCIPIOS BASICOS DE LA GENETICA MENDELIANA 45

3. GENETICA DE POBLACIONES 46

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

4. GENETICA CUANTITATIVA 51

4.1 Caracteres cuantitativos (métricos)
4.2 Fenotipo, genotipo, valor de cruza y heredabilidad

5. APLICACIONES PRACTICAS 54

6. LITERATURA SELECCIONADA 56

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	
		Frecuencias	p	q	$p+q = 1$
Hembras	A_1	p	A_1A_1 p^2	A_1A_2 pq	Población descendiente
	A_2	q	A_1A_2 pq	A_1A_2 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 2 pq 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:

a. 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).

b. 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 GENOTIPICAS	
	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.

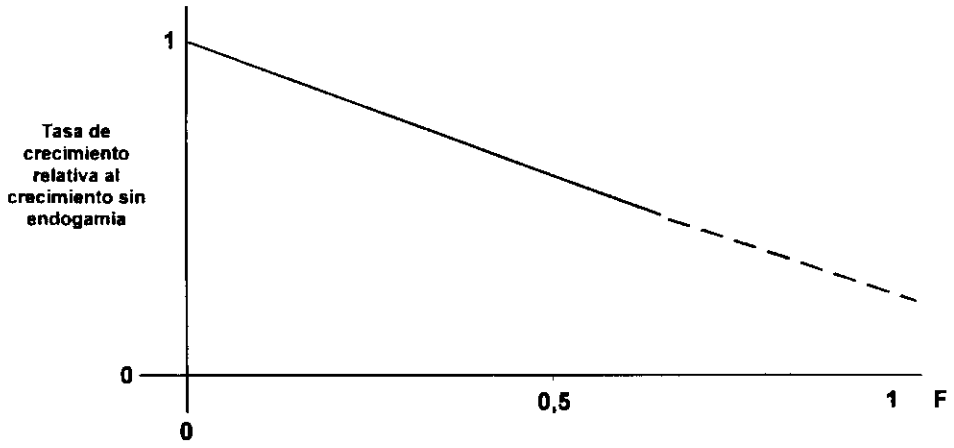

Figura 1. Efecto del coeficiente de endogamia sobre el crecimiento.

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 cruza 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).

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 intercruzan 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:

Valores	Varianzas
$F = G + A$	$V_F = V_G + V_A$

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

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

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

Donde,

C: el valor de cruza; 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 cruza 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 cruza 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).

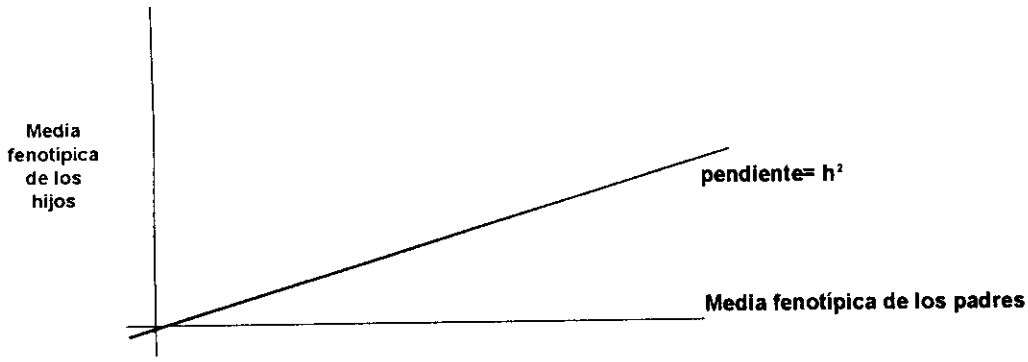

Figura 2. Heredabilidad como la regresión media padres-media hijos. La media fenotípica de los padres es el promedio del valor fenotípico de los dos padres.

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 cruza (en sentido estricto) (Fig 3).

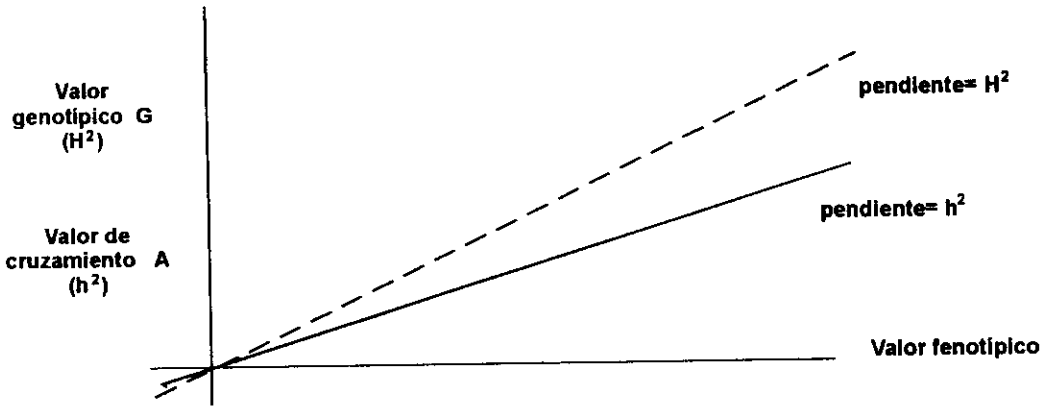

Figura 3. Heredabilidad como la regresión genotipo-fenotipo.

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:

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

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.

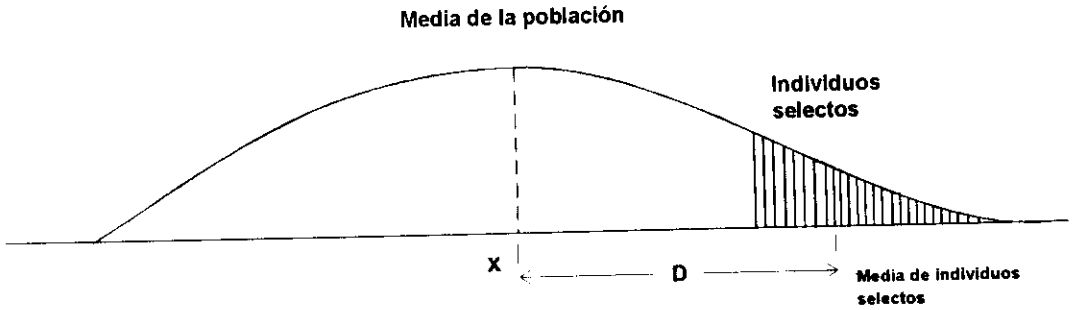

Figura 4. Diferencial de selección. Media de los individuos seleccionados menos la media de la población.

Ejemplo 1

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

a. Una heredabilidad media de las procedencias de 0,7.
b. 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:

a. Estas procedencias estén disponibles.
b. El sitio experimental sea representativo del área de reforestación.
c. El experimento haya sido evaluado hasta la edad de rotación.
d. 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 efectúo 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. Inroduction 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.