

Aspectos cuantitativos del mejoramiento genético forestal

ASPECTOS GENÉTICOS Y ESTADÍSTICOS

Conceptos estadísticos

Valores genéticos

Tipos de variación genética

Heredabilidad

GENÉTICA CUANTITATIVA Y SELECCIÓN

Introducción

Selección y ganancia genética

Métodos de selección

Selección masal

Selección de familias

Selección de fratrias

Pruebas de progenie

Selección dentro de familias

Selección de los mejores individuos dentro de las mejores familias

Selección para varias características

Selección en tándem

Selección de valores independientes de caracteres

Índice de selección

Selección recurrente

BIBLIOGRAFÍA

En los tres primeros capítulos de este libro se ha estudiado ampliamente la variación que existe en las poblaciones de árboles forestales y cómo se le puede utilizar. Se ha señalado que la variación casi siempre tiene tanto un componente genético como uno ambiental, y que las pruebas genéticas son necesarias para separar ambos componentes. Una de las tareas más importantes de los genetistas forestales es evaluar esos componentes y determinar cómo pueden utilizarse de la mejor manera. Dichas evaluaciones son cruciales para los programas de mejoramiento genético forestal y, a un mayor grado, determinan la eficiencia de un programa de selección y mejoramiento. Un buen mejorador forestal debe estar al día en los diversos aspectos del manejo forestal y de la silvicultura. Además de esto, debe conocer también los principios genéticos básicos y cómo se aplican en el mejoramiento genético forestal. En este capítulo se estudian algunos detalles generales de los mecanismos hereditarios en los árboles forestales, conceptos que son cruciales para el desarrollo de un programa de selección y cruzamiento.

ASPECTOS GENÉTICOS Y ESTADÍSTICOS

En el capítulo 2 se recaló que la variación genética existente en los organismos vivos es heredada en una forma común a todas las especies. Gran parte de la investigación genética básica que elucidó los mecanismos de la herencia se llevó a cabo con organismos tales como chícharos, moscas de la fruta, ratones y maíz. La mayoría de los primeros estudios incluyeron genes con efectos mayores; es decir, la expresión de la característica está controlada por sólo uno o dos loci génicos que tienen un profundo efecto sobre el fenotipo. Los fenotipos pueden clasificarse en diferentes categorías, como alto o corto, o café o blanco, y rara vez existe sobreposición entre ellos. Estas características se conocen como *cualitativas*. Los experimentos clásicos realizados por Gregorio Mendel en el chícharo (*Pisum sativum*) trataron con características heredadas en una forma cualitativa y fueron la base de la ciencia de la genética (Strickberger, 1976). Los principios derivados de los experimentos de Mendel se incluyen en casi todos los cursos de introducción a la biología. Existen muchos otros ejemplos de características que implican efectos mayores de los genes, aparte de los chícharos. Algunos de los mejor conocidos son el color de los ojos (es decir, ojos azules u ojos cafés) y los grupos sanguíneos A, B y O del hombre.

Muy pocas características económicas de los árboles forestales son heredadas en un patrón que pueda atribuirse a los efectos de genes mayores. La mayoría de los efectos de estos genes en árboles son evidentes cuando están relacionados con la autofecundación, lo cual aumenta los niveles de homocigosidad para los alelos recesivos raros. Por ejemplo, los estudios de autofecundación llevados a cabo en el pino "loblolly" y varias otras coníferas mostraron varios alelos recesivos que producían plántulas con varios fenotipos poco comunes (Franklin, 1968, 1970). En ocasiones, una característica económicamente importante de los árboles forestales es afectada por genes con efectos mayores, especialmente en lo que respecta a la resistencia a las plagas.

Un ejemplo es la herencia de la resistencia del pino "sugar" (*P. lambertiana*) a la roya de la verruga (*Cronartium ribicola*) (Kinloch y Byler, 1981).

Casi todas las características importantes de los árboles forestales son afectadas por varios o muchos loci génicos, cada uno de los cuales tiene un efecto relativamente pequeño sobre el fenotipo. Esto da como resultado una gran diversidad de genotipos para las características afectadas por muchos genes si existe variación genética en dichos loci. Cuando los efectos ambientales se añaden a esta diversidad, se obtiene un continuo de fenotipos. Un aspecto importante de este tipo de herencia es que los individuos generalmente no pueden colocarse en diferentes grupos. Las características de este tipo, que varían continuamente, se dice que son características *cuantitativas* o métricas, y se estudian mejor a través de las *estimaciones* del número de progenies de los diferentes progenitores. Es importante señalar que muchas características que se estiman como "todo o nada", por ejemplo la presencia o ausencia de síntomas de enfermedad, son en realidad afectadas por múltiples loci génicos y son características *cuantitativas*; en consecuencia, deben tratarse como tales.

En los últimos cincuenta años, surgió una rama especial de la genética llamada *genética cuantitativa* que estudia las características que son heredadas cuantitativamente y muestran variación continua. Los conceptos desarrollados por los genetistas cuantitativos forman gran parte de la base de muchos programas de mejoramiento animal y vegetal que existen hoy en día, incluyendo los programas de mejoramiento de árboles forestales. Difieren de los conceptos desarrollados para las características cualitativas en que *implican grandes números de progenie* (no pueden observarse proporciones simples) y estimaciones. No es posible cubrir completamente el campo de la genética cuantitativa en uno o dos capítulos. Además, éste no es el objetivo de este libro. Sin embargo, para comprender el mejoramiento de los árboles es necesario comprender sus conceptos. En las siguientes secciones se estudian los aspectos más básicos y pertinentes de la genética cuantitativa, que son de importancia fundamental para los programas de mejoramiento de las especies forestales maderables. Un tratamiento más completo de los principios de la genética cuantitativa se encuentra en textos como los de Kempthorne (1957), Falconer (1960) y Becker (1975). Asimismo, la relación completa de esta rama de la genética con los árboles forestales puede encontrarse en la monografía realizada por Namkoong (1979).

Conceptos estadísticos

El estudio y manejo de las características cuantitativas es esencialmente aquel que incluye la herencia de los caracteres que se analizan utilizando técnicas estadísticas. Por ejemplo, si la altura del árbol es la característica de interés, el fitomejorador comienza a hacer las estimaciones midiendo la altura de un gran número de árboles, ya sea en rodales naturales, en plantaciones provenientes de semilla silvestre o bien en árboles con pedigrí que se están probando genéticamente. Una vez que se reúnen estos datos de medición de la altura, se analizan utilizando la estadística.

Los especialistas del mejoramiento genético forestal deben tener un conocimiento profundo de los métodos estadísticos para tomar decisiones acerca de las poblaciones

de árboles y determinar cómo responderán éstas a la selección y mejoramiento. Los programas de capacitación en genética forestal para graduados y no graduados incluyen conceptos estadísticos. Aunque algunas personas son renuentes a utilizar los análisis estadísticos, éstos en realidad no son demasiado difíciles. Asimismo, se cuenta con excelentes libros de texto a nivel introductorio o avanzado de los métodos estadísticos (como por ejemplo, Cochran y Cox, 1957; Steel y Torrie, 1960; Snedecor y Cochran, 1967; Sokal y Rohlf, 1969; Neter y Wasserman, 1974). Los conceptos estadísticos presentados en este capítulo se han simplificado hasta donde ha sido posible y para algunos lectores resultarán bien conocidos. Éstos constituyen la base de gran parte de la teoría de la genética cuantitativa y son esenciales para un programa adecuado de selección y mejoramiento.

El término *población* se ha utilizado numerosas veces en capítulos anteriores. En el sentido estadístico, una población se refiere a todo el grupo de individuos, objetos o registros del cual se obtiene una muestra. Esto complementa la definición biológica de población dada en el capítulo 1 como *una comunidad de individuos interfértiles*. La población puede describirse en varias formas; los términos utilizados para describirla se denominan *parámetros*. Por lo común, la población en estudio es demasiado grande para permitir la estimación de todos los individuos que la integran. Por ejemplo, podría haber interés en la población que consta de todos los pinos "loblolly" que crecen en la planicie costera de Carolina del Norte. Si el peso específico fuera la característica de interés, no sería posible medir esta característica en todos los árboles de dicha población. Por lo tanto, para obtener una estimación del parámetro peso específico de la población, deben extraerse muestras de la población a partir de las cuales se hacen los análisis e inferencias correspondientes. Las descripciones de una población, basadas en muestras obtenidas de ella, son estimaciones de los parámetros de la población. A medida que se extraen muestras sucesivas, serán en general un poco distintas a causa del azar (aleatoriedad) del muestreo. Se ha desarrollado un gran número de métodos estadísticos que permiten decidir si la muestra obtenida proporciona una estimación suficientemente precisa del parámetro de interés de la población.

El parámetro más común y útil empleado para describir una población es la *media de la población*, o el promedio de individuos que forman la población en cuestión. Simbólicamente, este parámetro se expresa como:

$$\bar{X} = \frac{\sum X_i}{n}$$

donde \bar{X} = la media, Σ = suma de, X_i = observaciones individuales y n = número de observaciones. Definida en términos generales, la media de la población es la suma de las observaciones individuales dividida entre el número de observaciones. Para calcular la media de cualquier característica, se hacen estimaciones o se asignan valores.

Aunque la media es el parámetro estadístico más útil y que más se utiliza, no dice nada acerca de la *distribución* de los individuos dentro de la población. En otras palabras, no puede decirse nada acerca de la *variación* que existe en la población con sólo

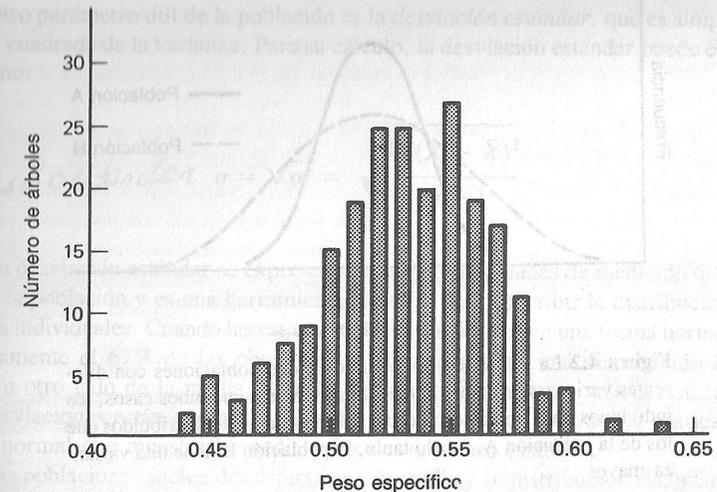


Figura 4.1 Gráfica en que se muestra la variación del peso específico de la madera en una población de pinos "loblolly". Los árboles muestreados tenían la misma edad y crecían en un suelo del mismo tipo. El eje X u horizontal denota los valores del peso específico, mientras que el eje Y o vertical indica el número de árboles que tienen un valor dado de peso específico. La distribución de los valores de peso específico de la madera se aproxima a una distribución "normal" (véase el texto).

calcular dicho parámetro. La cantidad y patrón de variación es de vital importancia en el análisis y uso de la información obtenida de una población. Por lo general, es fácil visualizar las distribuciones o patrones de variación graficando la frecuencia con que ocurre una medición en el eje vertical o Y contra el rango de valores en el eje horizontal o X. Esto se ilustra en la figura 4.1, la cual presenta la distribución de árboles muestreados que tienen diferentes pesos específicos dentro de una población de pinos "loblolly". Desde el punto de vista biológico, pueden haber numerosos tipos de distribuciones en las poblaciones, pero la que suele encontrarse con más frecuencia es la distribución "normal" (véase la figura 4.2).

En una distribución normal, la estimación o valor que se observa con más frecuencia es un valor intermedio que es igual a la media de la población cuando la distribución es exactamente "normal". Las estimaciones o valores asignados que difieren de la media ocurren con una frecuencia cada vez menor en la medida que se alejan de la media. La mayor parte de la teoría de la genética cuantitativa supone una distribución normal en las estimaciones de una población. Aunque las distribuciones exactamente normales no son frecuentes, las observaciones en general se aproximan bastante a una distribución normal, de modo que la suposición de una distribución de este tipo es válida para fines analíticos. Cuando ocurren otras distribuciones, con frecuencia se cuenta

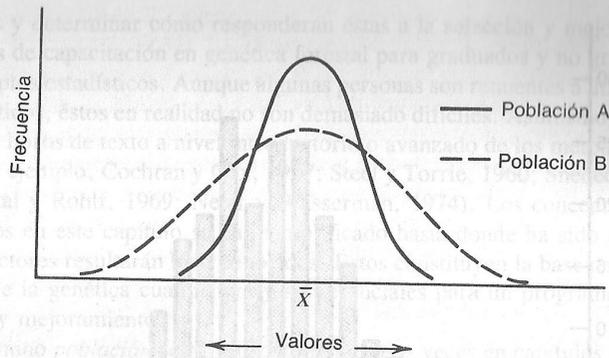


Figura 4.2 La gráfica es un ejemplo de dos poblaciones con diferentes varianzas. Aunque la media es la misma en ambos casos, los individuos de la población B están más ampliamente distribuidos que los de la población A. Por lo tanto, la población B tiene una varianza mayor.

con métodos para transformar las estimaciones, de manera que se asemejen a una distribución normal; puede utilizarse entonces el análisis común (Snedecor y Cochran, 1967).

En muchas características de los árboles se encuentra una distribución normal, especialmente en lo que se refiere a la altura y otros factores del crecimiento. A veces no pueden hacerse mediciones reales, pero se utilizan valores subjetivos para describir los fenotipos del árbol. Como ejemplo, puede analizarse la rectitud de un árbol sobre una escala de 1 a 5. Al árbol con rectitud promedio se le daría un valor de 3, mientras que únicamente a los individuos más rectos o más torcidos se les daría un valor de 1 ó 5. Dichos valores suelen tratarse como si asemejaran una distribución normal.

El parámetro que se utiliza con más frecuencia para describir la distribución de los individuos dentro de una población es la *varianza*, la cual se calcula de la siguiente manera:

Varianza $\sigma^2 = \frac{\sum(X_i - \bar{X})^2}{n - 1}$

donde σ^2 = la varianza, \bar{X} = la media, Σ = suma de, X_i = observaciones individuales y n = número de observaciones. La *varianza* es la suma de los cuadrados de las desviaciones que presentan los individuos con respecto al valor de la media, dividida entre el número total de observaciones menos 1. El término $(n - 1)$ en el denominador define lo que suele conocerse como el número de *grados de libertad* para la estimación de la varianza. El valor de la varianza es grande cuando los valores individuales muestran una gran dispersión y es pequeño cuando la distribución en torno a la media es reducida (figura 4.2).

Otro parámetro útil de la población es la *desviación estándar*, que es simplemente la raíz cuadrada de la varianza. Para su cálculo, la desviación estándar puede expresarse como:

Desviación estándar $\sigma = \sqrt{\sigma^2} = \sqrt{\frac{\sum(X_i - \bar{X})^2}{n - 1}}$

La desviación estándar se expresa en las mismas unidades de medición que la media de la población y es una herramienta muy útil para describir la distribución de los valores individuales. Cuando las estimaciones se distribuyen en una forma normal, aproximadamente el 67% de las observaciones cae dentro de una distribución estándar a uno u otro lado de la media, y el 95% de las observaciones se localiza dentro de dos desviaciones estándar de la media. En la figura 4.3 se muestra la gráfica de una curva normal que muestra la media y las desviaciones estándar.

Las poblaciones suelen describirse por su media y su distribución estándar o, simbólicamente, como sigue:

$\bar{X} \pm \sigma$

Por ejemplo, si la altura de los árboles en una prueba genética fuera descrita por los términos 14 ± 2 m, indicaría que la altura promedio de esos árboles en la plantación

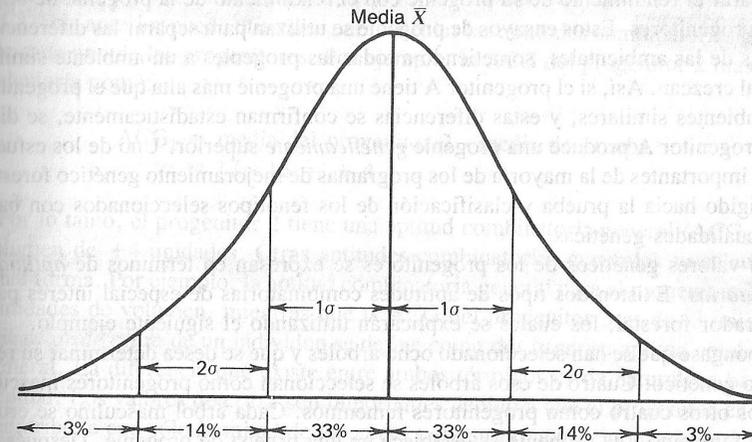


Figura 4.3 La gráfica representa un resumen de los parámetros de la población: distribución normal, media y desviación estándar, y la proporción de valores dentro del número indicado de desviaciones estándar a partir de la media.

es de 14 m y que la desviación estándar es de 2 m (la varianza sería de 4 m). Si las alturas en la prueba estuvieran distribuidas normalmente, aproximadamente el 67% de los árboles estaría entre desviaciones estándar de +1 y -1 de la media o entre 12 y 16 m de altura.

Aunque la media y la varianza, o la desviación estándar, son los parámetros estadísticos que se utilizan con más frecuencia para describir una población, no describen los mecanismos de la herencia o la proporción de la variación de origen genético. Por tanto, la varianza observada o estimada debe separarse en sus componentes genético y ambiental. El cálculo de estos componentes implica separar los valores fenotípicos en fuentes de variación genéticas y ambientales.

Valores genéticos

La fase de selección de un programa de mejoramiento genético forestal tiene como objetivo la selección de los mejores genotipos utilizables como progenitores para obtener material para plantación mejorada y como base para los futuros programas de mejoramiento. Se sabe que nada puede asegurarse en torno al genotipo de un árbol con base en su aspecto o fenotipo, ya que aquél es afectado tanto por su potencial genético como por la calidad del ambiente en el cual crece el árbol. En términos simples, puede decirse que:

$$F = G + A, \text{ o fenotipo} = \text{genotipo} + \text{ambiente.}$$

La mejor forma de decir si un árbol progenitor tiene una calidad genética superior es comparar el rendimiento de su progenie con el rendimiento de la progenie de otros árboles progenitores. Estos ensayos de progenie se utilizan para separar las diferencias genéticas de las ambientales, sometiendo a todas las progenies a un ambiente similar en el cual crezcan. Así, si el progenitor A tiene una progenie más alta que el progenitor B en ambientes similares, y estas diferencias se confirman estadísticamente, se dice que el progenitor A produce una progenie *genéticamente* superior. Uno de los esfuerzos más importantes de la mayoría de los programas de mejoramiento genético forestal está dirigido hacia la prueba y clasificación de los fenotipos seleccionados con base en sus cualidades genéticas.

Los valores genéticos de los progenitores se expresan en términos de *aptitudes combinatorias*. Existen dos tipos de aptitudes combinatorias de especial interés para el mejorador forestal, los cuales se explicarán utilizando el siguiente ejemplo.

Supóngase que se han seleccionado ocho árboles y que se desea determinar su rendimiento genético. Cuatro de esos árboles se seleccionan como progenitores masculinos y los otros cuatro como progenitores femeninos. Cada árbol masculino se cruza con uno femenino y la progenie se establece en una prueba de progenie. Después de varios años en el campo, se valoran las progenies. El rendimiento promedio de cada cruce se mide en unidades de volumen, como se muestra en la tabla de la página siguiente. Se indica también el rendimiento promedio de la progenie de cada progenitor, así como la media total de prueba.

Progenitores femeninos	Progenitores masculinos				Medias de la progenie
	1	2	3	4	
5	9	17	12	14	13
6	10	16	12	10	12
7	11	20	10	15	14
8	14	15	6	17	12
Medias de la progenie	11	17	10	14	Media de prueba 13

Nótese que el rendimiento promedio de la progenie de la cruce específica 5 × 1 es 9 unidades de volumen, mientras que el rendimiento promedio de la progenie de todas las cruces con el progenitor 5 es de 13 unidades. La media de prueba, o rendimiento promedio de todos los árboles que crecen en la prueba, es de 13 unidades.

La *aptitud combinatoria general* (ACG) se define como el rendimiento promedio de la progenie de un individuo cuando se cruza con otros individuos de la población (Falconer, 1960). Aunque las aptitudes combinatorias generales pueden expresarse en unidades absolutas, en general es más conveniente y útil expresarlas como desviaciones de la media total. Así, un progenitor con ACG de 0 tiene una aptitud combinatoria general promedio. Una ACG positiva indica un progenitor que produce una progenie que se comporta por arriba del valor promedio, mientras que un progenitor con una ACG negativa tiene una progenie cuyo desempeño está por debajo del promedio de la población.

La tabla anterior puede utilizarse para calcular las aptitudes combinatorias generales de cada uno de los progenitores. Por ejemplo, la ACG del progenitor 2 masculino se calcularía como:

$$\begin{aligned} ACG_2 &= \text{media del progenitor 2} - \text{media de prueba} \\ &= 17 - 13 = +4 \end{aligned}$$

Por lo tanto, el progenitor 2 tiene una aptitud combinatoria general (ACG₂) para el volumen de +4 unidades. Otras aptitudes combinatorias generales se calcularían de igual forma. Por ejemplo, la aptitud combinatoria general para el progenitor 4 es de +1 unidades de volumen, mientras que la ACG del progenitor 3 es de -3 unidades.

El *valor de cruce* de un individuo se define como *dos veces* su aptitud combinatoria general. La diferencia que existe entre ambos términos es de naturaleza bastante conceptual. Los valores de cruce son importantes debido a que el progenitor en cuestión contribuye con sólo la mitad de los genes para su progenie, ya que la otra mitad proviene de otros miembros de la población. El valor de cruce del progenitor 2 se calcularía como:

$$2 (ACG_2) = 2 \times (4) = 8$$

La *aptitud combinatoria específica* (ACE) es un término que se refiere al rendimiento promedio de la progenie de una *cruza* entre dos progenitores específicos que difieren de lo que se esperaría exclusivamente sobre la base de sus aptitudes combinatorias generales. Puede tener un valor positivo o negativo. La aptitud combinatoria específica *siempre* se refiere a una *cruza* específica y *nunca* a un determinado progenitor.

La aptitud combinatoria específica para la *cruza* entre los progenitores 3 y 6 (un valor de *cruza* de 12) se calcularía como sigue:

1. Calcúlense las aptitudes combinatorias generales para ambos progenitores.

$$ACG_3 = -3; ACG_6 = -1$$

2. Las aptitudes combinatorias generales se añaden a la media de la población, dando el valor anticipado de la *cruza* 3 × 6 basado en las aptitudes combinatorias generales.

$$\begin{aligned} \text{Valor anticipado} &= \text{media de prueba} + ACG_3 + ACG_6 \\ &= 13 + (-3) + (-1) = 9 \end{aligned}$$

3. Réstese el valor calculado en (2) del valor observado de la *cruza*. El resultado es la aptitud combinatoria específica.

$$\begin{aligned} ACE_{6 \times 3} &= \text{valor observado} - \text{valor anticipado} \\ &= 12 - 9 = +3 \end{aligned}$$

Esto significa que la *cruza* 6 × 3 rinde 3 unidades de volumen más que lo que se esperaría con base en las ACG de los progenitores 3 y 6.

Debe subrayarse que *nada* puede decirse en torno a la utilidad de una *cruza* basándose únicamente en su aptitud combinatoria específica. Dado que la ACE es una desviación de lo que se esperaría con base en las aptitudes combinatorias generales, una *cruza* puede tener una ACE positiva y sin embargo no tener un buen desempeño respecto de otras *cruzas*, como en el ejemplo de los progenitores 6 y 3. La *cruza* tiene una ACE de +3, pero su rendimiento promedio de 12 está todavía por debajo de la media de la población el cual es de 13, debido a las bajas aptitudes combinatorias generales de los dos progenitores en cuestión. Debe subrayarse aquí que la ACG, el valor de *cruza* y la ACE son descripciones de características específicas del valor genético de un progenitor o una *cruza*. Por ejemplo, un progenitor podría tener una ACG superior al promedio para el volumen y al mismo tiempo una ACE para el peso específico de la madera por debajo del promedio.

Ambos tipos de aptitudes combinatorias son un reflejo de los diferentes tipos de interacciones entre los alelos en los loci. La aptitud combinatoria general representa el rendimiento promedio de la progenie de un progenitor cuando éste se *cruza* con muchos otros progenitores. Por lo tanto, es un reflejo del *valor genético aditivo* del progenitor; es decir, refleja aquella porción de su genotipo para una característica específica que el progenitor puede transmitir a su progenie, no importando que otro progenitor participe en la *cruza*. Representa el tipo aditivo de la interacción génica estudiada en el capítulo 2. Los progenitores que se sabe tienen una alta ACG para una característica se dice que son *buenos combinadores generales*, pero no siempre son convenientes.

Alguno puede tener una alta ACG para susceptibilidad a una enfermedad, para fustes torcidos o para otras características indeseables.

Dado que representa un efecto aditivo que puede predecirse, a veces se considera a la aptitud combinatoria general como la porción "confiable" de la constitución genética de un árbol. Es el tipo de aptitud combinatoria que se utiliza en los huertos semilleros de árboles forestales que están constituidos por muchos progenitores. El desempeño superior del material mejorado obtenido del huerto, se debe a la acumulación de alelos favorables que tienen un efecto genético aditivo sobre los fenotipos de los árboles obtenidos de dicho huerto.

La aptitud combinatoria específica presentada por una determinada *cruza*, refleja la interacción de los dos alelos de los loci génicos que afectan aquella característica (acción genética de dominancia) y de las interacciones entre los alelos de los diferentes loci génicos que afectan la característica (acción genética epistática). Como se indicó en el capítulo 2, estos dos tipos de efectos genéticos se conocen en general como efectos genéticos no aditivos. Por lo general, la ACE puede atribuirse en gran parte al tipo dominante de interacción génica. Puesto que la aptitud combinatoria específica ocurre debido a las interacciones entre alelos específicos, o bien entre los loci génicos, su valor no puede predecirse a partir de los fenotipos de los progenitores antes de que se haga la *cruza*. Igualmente, no es posible utilizarla en un programa de huertos semilleros que abarque a muchos progenitores, porque la polinización abierta da como resultado muchas combinaciones distintas de alelos a través de los loci génicos.

Existen dos formas principales de utilizar la aptitud combinatoria específica en un programa de mejoramiento genético forestal. Una consiste en utilizar la propagación vegetativa para obtener cantidades comerciales de propágulos que sean genéticamente idénticos al árbol del cual se obtienen. En la propagación vegetativa, la constitución genética del progenitor permanece intacta y se mantienen las combinaciones específicas de alelos en todos los loci del gene. La segunda forma de utilizar la aptitud combinatoria específica es hacer *cruzas* para obtener grandes cantidades de semilla a partir de combinaciones parentales específicas; esto puede hacerse a través de polinizaciones controladas o por métodos tales como los huertos semilleros de dos clones. Ambos métodos, especialmente la propagación vegetativa (capítulo 10), se han utilizado en algunas especies para obtener material de plantación mejorado. Sin embargo, para la mayoría de las especies, los costos y dificultades tecnológicas asociados con el uso de la ACE han hecho que la aptitud combinatoria general sea el aspecto central de los programas operativos de mejoramiento genético forestal.

Tipos de variación genética

La variación existente en las poblaciones de árboles puede separarse en componentes genéticos y ambientales. El modelo simple descrito anteriormente para valores de árboles individuales, puede extenderse a la variación existente en una *población* de individuos. Si el fenotipo de un individuo se describe como:

$$F = G + A$$

entonces la variación se define como:

variación fenotípica = variación genética + variación ambiental

o bien como:

$$\sigma_P^2 = \sigma_G^2 + \sigma_E^2$$

Los valores genéticos (σ_G^2) son afectados por efectos aditivos y no aditivos. Por lo tanto, la variación genética puede dividirse en componentes aditivos y no aditivos. Simbólicamente, se tiene que:

$$\sigma_G^2 = \sigma_A^2 + \sigma_{NA}^2$$

Por lo tanto, el modelo de la variación fenotípica puede ampliarse así:

$$\sigma_P^2 = \sigma_A^2 + \sigma_{NA}^2 + \sigma_E^2$$

La varianza genética aditiva (σ_A^2) surge de las diferencias entre los progenitores en lo que respecta a su aptitud combinatoria general y es simplemente la varianza de los valores de cruce (valor de cruce = $2 \times \text{ACG}$) de la población. La varianza no aditiva (σ_{NA}^2) es el resultado de los efectos de la aptitud combinatoria específica. Es posible demostrar que la varianza de las aptitudes combinatorias específicas en una población no endogámica es igual a $\frac{1}{4}\sigma_{NA}^2$.

La mayoría de los programas de mejoramiento genético forestal tienen como objetivo seleccionar progenitores con altas aptitudes combinatorias generales o con altos valores de cruce. En estos casos, la varianza aditiva es el "tipo" de variación genética que se utiliza para obtener propágulos mejorados. El uso satisfactorio de la varianza no aditiva depende de la propagación vegetativa o del uso de cruza específicas.

Heredabilidad

El concepto de heredabilidad es uno de los más importantes y más utilizados en genética cuantitativa. Los valores de *heredabilidad* expresan la proporción de la variación en la población que es atribuible a diferencias genéticas entre los individuos. Por lo tanto, es una proporción que indica el grado al cual los progenitores transmiten sus características a su descendencia. La heredabilidad es de importancia fundamental para estimar los beneficios que pueden obtenerse de los programas de selección. Aquí se analizará la heredabilidad de árboles individuales. Otro tipo de heredabilidad, la heredabilidad de la media a nivel de familia, se estudiará en el capítulo sobre pruebas genéticas (capítulo 8).

Dos tipos de heredabilidad a nivel de árbol individual son de gran importancia en el mejoramiento genético forestal. La *heredabilidad en sentido amplio* (H^2) se define

como la proporción de la variación genética total de una población respecto de la variación fenotípica, o:

Heredabilidad amplia

$$H^2 = \frac{\sigma_G^2}{\sigma_P^2} = \frac{\sigma_A^2 + \sigma_{NA}^2}{\sigma_A^2 + \sigma_{NA}^2 + \sigma_E^2}$$

La heredabilidad en sentido amplio puede ir de 0 a 1. Si la variación de una población no fuera atribuible a la genética, existiría un límite inferior igual a 0. Si *toda* la variación se debiera a la genética, entonces la heredabilidad en sentido amplio sería igual a 1. La heredabilidad de este tipo tiene una aplicación limitada en el mejoramiento genético forestal y es de importancia fundamental cuando la variación tanto aditiva como no aditiva puede ser transferida del progenitor a la descendencia, como cuando se utiliza la propagación vegetativa.

La *heredabilidad en sentido estricto* es la proporción de la varianza genética aditiva respecto de la varianza total. Simbólicamente, se expresa como:

Heredabilidad estricta

$$h^2 = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_P^2} = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_A^2 + \sigma_{NA}^2 + \sigma_E^2}$$

El límite inferior para la heredabilidad de este tipo también es 0 (varianza no aditiva) y el límite superior es 1 (varianza no ambiental o no aditiva). La heredabilidad en sentido estricto *nunca* es mayor que la heredabilidad en sentido amplio; si toda la varianza genética es de tipo aditivo, ambos tipos de heredabilidad son iguales. La mayoría de las estimaciones de heredabilidad dadas en la bibliografía sobre genética forestal corresponden a la heredabilidad en sentido estricto, ya que la mayoría de los programas de mejoramiento genético forestal de hoy en día tienen como objetivo mejorar la aptitud combinatoria general y utilizan así únicamente la porción aditiva de la varianza genética. Esto indudablemente cambiará a medida que se cuente con métodos de propagación vegetativa y métodos económicos para realizar cruza específicas, como la polinización masal suplementaria, pero hasta ahora la heredabilidad en sentido estricto es la de mayor uso entre los mejoradores forestales.

Un aspecto importante, pero con frecuencia ignorado, de las estimaciones de heredabilidad es que sólo se aplican a una población particular que crece en un ambiente particular y en un período particular. Por ejemplo, las estimaciones de heredabilidad de un grupo de árboles que crecen en un invernadero no serían aplicables a los mismos árboles creciendo en condiciones de campo. La altura de los árboles en el invernadero puede no ser determinada exactamente por los mismos genes que afectan esta característica en el campo. Sin embargo, aun cuando las dos características fueran la misma, las estimaciones de la h^2 obtenidas en el invernadero serían por lo general mayores que las observadas en el campo, ya que existe una menor variación ambiental en el invernadero. Como puede apreciarse en la fórmula de la h^2 , los cambios que ocurren en el componente ambiental de la varianza (σ_E^2) del denominador tienen un efecto di-

recto sobre la proporción de la h^2 . Debido al efecto del ambiente sobre la proporción de la heredabilidad, las estimaciones de la h^2 para una característica dada en una especie de un área geográfica, quizá no sean las mismas que las encontradas en otra región. Los valores de heredabilidad de una determinada característica de una población, suelen cambiar con la edad cuando el ambiente cambia y cuando el control genético de la característica cambia a medida que los árboles maduran. El grado de cambio con la edad ha levantado controversia, pero a medida que las plantaciones de prueba de progenie crecen y se desarrollan, se están acumulando pruebas que sugieren que las heredabilidades cambian bastante y, quizá, de una manera predecible (Namkoong y colaboradores, 1972; Namkoong y Conkle, 1976; Franklin, 1979).

La técnica que más se utiliza en genética forestal para estimar la heredabilidad, consiste en cultivar la progenie de un grupo de progenitores o bien cruza, juntos en la misma plantación de prueba genética. Las estimaciones de heredabilidad se derivan entonces del rendimiento relativo de las progenes dentro y entre los árboles progenitores. Los esquemas y diseños experimentales de mejoramiento que pueden utilizarse para estimar las varianzas y heredabilidades necesarias, se estudian en el capítulo 8. Otro método para estudiar las heredabilidades es a través de las técnicas de regresión de la progenie con el progenitor (Falconer, 1960).

Las estimaciones de la heredabilidad en sentido estricto de las características tales como altura, peso específico de la madera y forma, para varias especies se muestran en la tabla 4.1. Existe evidentemente una gran variación en el grado al cual las características están bajo control genético aditivo. Algunas características, como el peso específico de la madera, parecen estar genéticamente controladas sin importar la especie y son uniformes en ambientes un poco distintos. Otras características, como el crecimiento en altura, están bajo un menor grado de control genético y son afectadas notablemente por el ambiente en el cual crecen los árboles.

Incluso en amplios experimentos con muchas familias, las heredabilidades se estiman con algún error. Todas las estimaciones de la h^2 deben considerarse como valores que dan una idea general de la intensidad de la herencia. Por ejemplo, no debe pensarse que una heredabilidad de 0.15 difiere mucho de una heredabilidad de 0.20. La imprecisión de muchas estimaciones de heredabilidad puede observarse en la tabla 4.1, donde la heredabilidad de la altura de *Juglans nigra* en la edad 8 tuvo un valor de $h^2 = 1.25$. Anteriormente se indicó que la heredabilidad no puede ser mayor de uno; como consecuencia, el valor de $h^2 = 1.25$ es una estimación exagerada. Las estimaciones absolutas de heredabilidad son necesarias para muchos propósitos, como la estimación de las ganancias, donde la h^2 forma parte integral de la fórmula de ganancia. Sin embargo, para el mejorador forestal el valor principal del concepto de heredabilidad, es indicar la intensidad general del control genético y la mejor forma de utilizarlo en los programas de mejoramiento genético forestal. A pesar de su utilidad, debe recordarse siempre que la heredabilidad no es un valor invariable ligado a una población. La heredabilidad por sí sola es una proporción variable y está sujeta a cambios. Por lo tanto, siempre que la heredabilidad se utilice para determinar la cantidad de ganancia genética o las estrategias de mejoramiento, los valores deben considerarse con un nivel de confianza menor del 100%.

El punto fundamental en torno a la heredabilidad es que es una proporción entre la varianza genética y la fenotípica; por ello, no es un valor fijo para una característica dada de una determinada especie. Las estimaciones de heredabilidad se estiman con algún error; por lo tanto, las proporciones obtenidas son sólo una indicación relativa del control genético y no deben interpretarse como valores absolutos o invariables.

Tabla 4.1 Estimaciones de la heredabilidad en sentido estricto de árboles forestales individuales.

Característica	Heredabilidad	Referencia
Altura		
<i>Pseudotsuga menziesii</i> (Mirb.)		
Franco	0.10-0.30	Campbell (1972)
<i>Pinus taeda</i> L.	.44	Matziras y Zobel (1973)
<i>Pinus taeda</i> L.	0.14-0.26	Stoneypher y colaboradores (1973)
<i>Pinus elliotii</i> Engelm.	0.03-0.37	Barber (1964)
<i>Pinus palustris</i> Mill. Edad 5	0.18	Snyder y Namkoong (1978)
Edad 7	0.12	Snyder y Namkoong (1978)
<i>Liriodendron tulipifera</i> L.	0.42-0.84	Kellison (1970)
<i>Juglans nigra</i> L. Edad 1	0.55	McKeand (1978)
Edad 8	1.25	McKeand (1978)
<i>Liquidambar styraciflua</i> Edad 2	0.25	Ferguson y Cooper (1977)
Edad 11	0.08	Ferguson y Cooper (1977)
Peso específico de la madera		
<i>Pinus taeda</i> L.	0.76-0.87	Goggans (1961)
<i>Pinus taeda</i> L.	0.41	Chuntanaparb (1973)
<i>Pinus silvestris</i> L.	0.46-0.56	Personn (1972)
<i>Pinus elliotii</i> Engelm.	0.50	Goddard y Cole (1966)
<i>Eucalyptus deglupta</i> Blume.	0.44	Davidson (1972)
<i>Eucalyptus viminalis</i> Labill.	0.55	Oteybye y Kellison (1980)
Forma		
<i>Pinus taeda</i> L.—rectitud del fuste.	0.14-0.21	Stoneypher y colaboradores (1973)
<i>Pinus taeda</i> L.—forma de la copa	0.08-0.09	Stoneypher y colaboradores (1973)
<i>Pinus elliotii</i> Engelm.—altura de poda	0.36-0.64	Barber (1964)
<i>Pseudotsuga menziesii</i> (Mirb.) Franco—vigor	0.26	Silen (1978)

Nota. Las estimaciones de heredabilidad varían con la especie, las poblaciones dentro de la especie, la edad y las características estimadas.