

Procedencia, fuente de semilla y árboles exóticos

IMPORTANCIA DE LA FUENTE DE SEMILLA EN LOS PROGRAMAS DE MEJORAMIENTO GENÉTICO FORESTAL TÉRMINOS RELACIONADOS CON LA FUENTE DE SEMILLA

Variación racial

Clinas y ecotipos

DÓNDE SE DESARROLLAN MEJOR LAS RAZAS

Dónde seleccionar

Concepto de raza local introducida

Por qué las razas locales introducidas son importantes

Teoría del trastorno del equilibrio fisiológico (*Stress*)

DASONOMÍA DE ÁRBOLES EXÓTICOS

Problemas que acarrearán los árboles exóticos

Áreas donadoras y receptoras

ELECCIÓN DE ESPECIES Y PROCEDENCIAS

¿QUÉ DEBE HACERSE SI NO SE CUENTA CON LA FUENTE ADECUADA O SI ÉSTA SE DESCONOCE?

¿Qué tan lejos es posible mover la semilla?

RESUMEN: PASOS SUGERIDOS PARA SELECCIONAR

ESPECIES EXÓTICAS O PROCEDENCIAS

BIBLIOGRAFÍA

IMPORTANCIA DE LA FUENTE DE SEMILLA EN LOS PROGRAMAS DE MEJORAMIENTO GENÉTICO FORESTAL

El éxito logrado en el establecimiento y productividad de las plantaciones de árboles forestales está determinado en gran parte por la especie utilizada y la fuente de semilla dentro de la especie (Larsen, 1954; Callaham, 1964; Lacaze, 1978). La necesidad de utilizar la fuente de semilla mejor adaptada fue reconocida desde hace tiempo como un factor importante por investigadores como Tozawa (1924), Wakeley (1954) y Langlet (1967). Sin importar qué tan complejas sean las técnicas de mejoramiento genético, *las ganancias mayores, más fáciles y más rápidas en la mayoría de los programas de mejoramiento genético forestal se obtienen asegurando el uso de la especie y fuentes de semilla adecuados dentro de la especie* (figura 3.1). En este capítulo se estudia el uso y manejo de las fuentes de semilla dentro de la especie, especialmente cuando se utilizan en la plantación de árboles exóticos.

La mejor información disponible en el campo del mejoramiento genético forestal se relaciona con la fuente de semilla. Muchos estudios sobre este tema se iniciaron hace varios años. En el caso de algunas especies, se sabe ahora mucho acerca de cuáles fuentes de semilla son buenas y cuáles son malas. Se han hecho grandes esfuerzos e inversiones y se han requerido muchas ideas para llevar a cabo los estudios sobre la fuente de semilla. Los programas más exitosos de mejoramiento genético forestal son aquellos en los cuales se utilizan las procedencias y fuentes de semillas adecuadas. Las pérdidas debidas al uso de una fuente inadecuada pueden ser grandes, e incluso desastrosas.

Muchos estudios sobre las procedencias y fuentes de semilla se han llevado a cabo o generalmente están en proceso (Wright y Baldwin, 1957; Wakeley y Bercaw, 1965; Wells y Wakeley, 1970; Burley y Nikles, 1973a; Lacaze, 1977). En algunos países, casi todo el esfuerzo dedicado al mejoramiento genético forestal se ha concentrado en determinar las mejores especies y fuentes dentro de las especies. Sin embargo, a pesar del esfuerzo realizado, se desconoce cuáles son las mejores fuentes que deben utilizarse en el caso de muchas especies. Cuando se cuenta con la información relativa a la fuente, es necesario determinar la *confiabilidad y disponibilidad* de la fuente de semilla deseada. Como Anderson (1966) señaló, "una procedencia confiable sería aquella que produjera una rotación adecuada con una probabilidad del 90%, más que una cosecha sobresaliente en el 50% de los casos. Una procedencia disponible es aquella a partir de la cual la semilla se obtiene fácil y económicamente siempre que se desee".

La bibliografía sobre árboles exóticos y fuente de semilla es voluminosa y sólo es posible citar unas cuantas referencias en este libro. En publicaciones recopiladoras como las de Langlet (1938), Burley y Nikles (1972, 1973b), Dorman (1975), Nikles y colaboradores (1978), y Persson (1980), se dan los resultados de muchos estudios y se describen las técnicas utilizadas en el mejoramiento genético y en la prueba de procedencias. Muchas publicaciones no mencionadas incluyen diferentes especies de todo el mundo.

Podría escribirse un libro acerca de la historia y desarrollo de las actividades relacionadas con las procedencias en los países europeos, Australia, Sudáfrica y otras



Figura 3.1 La atención a la fuente de semilla es fundamental para un programa de mejoramiento genético forestal productivo. Es posible obtener mayores ganancias y más rápidamente, utilizando una fuente adecuada. La diferencia entre distintas fuentes de semilla es ilustrada por el pino "loblolly" de dos años en Zimbabwe (Rodesia). La hilera de árboles detrás de la persona es una fuente de *P. taeda* de tierra adentro, mientras que la que está frente a ella es una fuente de las planicies costeras del sur.

numerosas áreas. Sin embargo, no sería de utilidad discutir todos los estudios detalladamente. Se ha aprendido mucho acerca de qué tan difícil es definir las zonas de plantación o semilleras en áreas con fisiografías complejas. Se han desarrollado algunas reglas generales sobre qué debe y qué no debe hacerse. Por ejemplo, se ha dejado de cuestionar la necesidad de hacer muestreos representativos en la obtención de semillas destinadas a probar de manera confiable las fuentes de semilla. Otro descubrimiento importante es que no puede aplicarse una sola regla a todas las especies de todas las áreas.

Un ejemplo de los estudios de la fuente de semilla que mejor conocen los autores de este libro, es el estudio de la fuente de semilla de toda la región sureña para las cuatro especies más importantes de pinos del sur de los Estados Unidos. Basados en los resultados y experiencia obtenidos en Europa, estudios limitados sobre fuentes de semilla comenzaron en el sur de los Estados Unidos poco después de terminar el siglo pasado. Los primeros resultados obtenidos con *Pinus taeda*, publicados por Wakeley (1954), fueron tan sorprendentes que se iniciaron luego estimaciones mucho más detalladas. Conscientes de la importancia de la fuente de semilla, los forestales dejaron de enviar indiscriminadamente la semilla a grandes distancias y establecieron como

norma obtener semilla de lugares lo más cerca posible a las futuras áreas de plantación. Varios programas importantes de mejoramiento genético forestal se organizaron alrededor de 1950, y el uso de una adecuada fuente de semilla fue una base importante para su desarrollo (figura 3.2).

Un resultado de estudios más detallados reveló que en la parte sur del área, algunas fuentes del exterior mostraron mejores características de crecimiento que la fuente



Figura 3.2 El amplio estudio de las fuentes de semilla que incluyó todo el sur de los Estados Unidos produjo algunos resultados sobresalientes y da prueba del valor de utilizar la fuente de semilla adecuada. La fotografía muestra una de las plantaciones de Arkansas. El grupo de árboles más altos de 25 años de la derecha provienen de la fuente *P. taeda* de crecimiento rápido de la costa de Carolina del Sur; el grupo de árboles de menor tamaño de la izquierda provienen de Oklahoma. La diferencia de altura entre ambos grupos de árboles era de más de 2 m e iba acompañada de notables diferencias en diámetro. (Foto por cortesía de O. O. Wells, U. S. Forest Service, Gulfport, Mississippi).

local (Wells y Wakeley, 1966). Un descubrimiento importante fue que el pino "loblolly" de una parte de su área de distribución natural era más resistente a la roya fusiforme (*Cronartium quercuum* f. *sp. fusiforme*) que las demás especies. Esta información se utiliza ahora en áreas con un alto potencial de roya situadas hasta 1,000 millas (1,600 km) al este del límite original del material resistente (Wells, 1971). En la parte norte de su área de distribución se encontró que las fuentes locales del pino "loblolly" eran mejores, por lo que los programas de mejoramiento genético forestal dependen de esta información. La idea de que las fuentes de la costa crecían más rápidamente que las provenientes de las llanuras interiores de Piedmont se confirmó, y esta información se utiliza ahora en amplios programas de plantación. La regla general es utilizar la fuente de semilla local hasta que las pruebas hayan demostrado la utilidad, conveniencia y ventaja de las fuentes no locales.

Las decisiones acerca de cuál es la mejor fuente no deben tomarse hasta que se hayan efectuado pruebas a gran escala durante la mayor parte de la edad de rotación. Las posibles ganancias derivadas del traslado de las fuentes deben compararse con los riesgos involucrados, y esto requiere un período de prueba que produzca resultados confiables. Uno de los problemas más comunes relacionados con las pruebas de procedencias, es que se presenta un buen desarrollo inicial seguido de un retraso, falta de vigor, e incluso de la muerte. Una vez que se haya obtenido suficiente información, pueden identificarse las zonas de cruzamiento genético dentro de las cuales deben operar los programas de mejoramiento genético forestal.

En ninguna área de la dasonomía se requiere más de una cooperación internacional como en las pruebas de procedencias. En efecto, esto ha ocurrido a una escala muy amplia. Se han llevado a cabo algunas pruebas internacionales muy detalladas de la fuente de semilla en especies como *Pinus silvestris*, *P. caribaea*, *Pseudotsuga menziesii*, *Picea abies*, *Picea sitchensis*, las especies de *Populus*, *Tectona grandis*, las especies de *Eucalyptus* y muchas otras. Algunos de estos estudios son vastos y abarcan cientos de fuentes. Muchos de los estudios datan de hace muchos años, por lo que se cuenta con resultados confiables.

Los costosos y amplios estudios sobre la fuente de semilla se han podido llevar a cabo a través de la cooperación entre gobiernos e industrias. Organizaciones internacionales como IUFRO (*International Union of Forest Research Organizations*) y la FAO de las Naciones Unidas han sido especialmente útiles. Grupos específicos como el CFI (*Commonwealth Forestry Institute*) de Oxford, Inglaterra, han sido fundamentales en la organización de numerosas pruebas a gran escala. Muchas organizaciones gubernamentales tales como *Queensland*, en Australia, han encabezado estudios internacionales. La alianza de industrias y gobiernos, como la *Cooperativa CAMCORE (Central America and Mexico Coniferous Resources Cooperative)*, han tenido una influencia importante sobre las colectas y pruebas internacionales de semilla.

Aunque siempre es necesaria una mayor investigación, las actividades en las pruebas de procedencias han sido muy satisfactorias y los resultados muy provechosos. Para cualquier programa de mejoramiento genético forestal es fundamental obtener información acerca de la mejor fuente de semilla tan pronto como sea posible. Las ganancias genéticas obtenidas de un programa convencional de mejoramiento genético

forestal son determinadas o restringidas por la calidad de la raza geográfica o fuente de semilla utilizada (Squillace, 1966). Lo ideal es emprender un programa intensivo de mejoramiento genético forestal sólo después de que se conozca la mejor fuente geográfica (véase la figura 3.2). En la práctica, esto con frecuencia no es posible, pero pueden obtenerse buenas ganancias si se efectúa el desarrollo adecuado de la raza local introducida, aun cuando es posible que la procedencia original utilizada no sea muy buena.

TÉRMINOS RELACIONADOS CON LA FUENTE DE SEMILLA

Términos como *adaptado*, *árbol exótico*, *procedencia*, *fuelle geográfica*, *raza geográfica*, *fuelle de semilla* y *raza local introducida*, son comunes para el genetista forestal. Estos términos están comenzando ahora a utilizarse rutinariamente en los círculos forestales, por lo que su significado debe comprenderse claramente. Las siguientes definiciones e ilustraciones tienen como finalidad simplificar el grupo de términos muy confusos que se han relacionado con los árboles exóticos y las fuentes de semilla.

Adaptado El término *adaptado* se refiere a qué tan bien adecuados fisiológicamente están los árboles para lograr una alta tasa de supervivencia, buen crecimiento y resistencia a las plagas y ambientes adversos. En el caso de los árboles exóticos, se refiere a qué tan bien responden estos árboles a sus nuevos ambientes. Estos pueden diferir bastante de los encontrados en el área de distribución indígena de la especie o fuente de semilla. La *adaptación* se refiere comúnmente a la respuesta (rendimiento) del árbol al cabo de una rotación completa en el nuevo ambiente.

Árbol exótico El término *exótico* puede definirse de varias formas, pero para no complicar el asunto la siguiente es útil: "un árbol exótico es aquel que crece fuera de su área de distribución natural". Por ejemplo, el pino "ponderosa" (*Pinus ponderosa*) del oeste de los Estados Unidos es exótico cuando crece en el este del mismo país; *Eucalyptus* y el pino "radiata" son exóticos cuando crecen en Chile. Algunas personas restringen el término *exótico* a árboles que crecen fuera de ciertos límites geográficos o políticos, pero la definición preferida es la que aquí se utiliza.

En el capítulo anterior los principales tipos de variación natural descritos para árboles forestales fueron los relacionados con procedencia, fuente geográfica o raza geográfica. Estos términos son similares, y se utilizan indistintamente y en general significan lo mismo. Un cuarto término, *fuelle de semilla*, parece ser similar, pero tiene un significado distinto e importante que debe reconocerse y no utilizarse como sinónimo de los otros tres.

- 1. Procedencia, fuente geográfica o raza geográfica.** Estos términos denotan el área geográfica original de la cual se obtuvieron la semilla u otros propágulos (Callahan, 1964; Jones y Burley, 1973). Por ejemplo, si la semilla de *Eucalyptus grandis* se obtuviera de Coff's Harbour, Nueva Gales del Sur, Australia, y se sembrará en Zimbabwe, se clasificaría como la procedencia (o fuente geográfica o raza geográfica) de Coff's Harbour.
- 2. Fuente de semilla.** Si la semilla de los árboles que crecen en Zimbabwe se cosechara y plantara en Brasil, se clasificaría como la fuente de semilla de Zimbabwe y la procedencia de Coff's Harbour. El término *origen* es utilizado por Barner (1966) de la misma forma que *fuelle de semilla*. Cuando no se reconoce la diferencia existente entre procedencia y fuente de semilla, pueden cometerse importantes y costosos errores durante la siembra. En este libro se utilizará muy específicamente el término fuente de semilla, mientras que los términos procedencia, fuente geográfica y raza geográfica se utilizarán recíprocamente.

Comúnmente se emplean variantes del término fuente de semilla que son mejores que este mismo término y el de procedencia. Hay con frecuencia una confusa abundancia de términos como *raza altitudinal*, *raza climática*, *raza fisiológica*, *raza fisiográfica*, *raza edáfica* y muchos otros. Todos estos términos se utilizan en la bibliografía para describir la variación dentro de la especie y se refieren a las razas. Estos términos no sólo son confusos, sino que suelen combinarse también con palabras como *variedad*, *línea*, *ecotipo* y *clina*. La siguiente descripción es un intento por reconocer y simplificar los términos que suelen encontrarse a lo largo del libro.

Variación racial

Como se mencionó en la discusión sobre procedencia, los términos fuente geográfica y raza geográfica son sinónimos. Barner (1966) discute el concepto de raza; piensa que este término sólo debe utilizarse cuando se describan poblaciones naturales. Las razas aparecen en respuesta a las fuerzas evolutivas, como la selección natural, que varían en las diferentes partes del área de distribución natural de una especie. Las poblaciones así desarrolladas mostrarán diferencias que van de pequeñas a grandes cuando crecen juntas en un ambiente uniforme. Esta es la variación racial. Dado que los términos procedencia, fuente geográfica y raza geográfica significan lo mismo, las completas descripciones de razas en árboles forestales elaboradas por Wakeley¹ son muy útiles. Algunas de sus descripciones se enuncian de la siguiente manera:

- 1. Una raza geográfica es una subdivisión de una especie, que difiere de tal manera que es posible demostrarlo mediante la observación y la experimentación con otra raza o razas dentro de la misma especie.**

¹Wakeley, P.C. 1959. En "Proceedings of Forest Genetics Short Course", North Carolina State University, Raleigh, junio de 1959 (mimeografiado sin publicar).

2. Una raza geográfica ha evolucionado dentro de la especie de la cual forma parte a través del proceso de selección natural, y los individuos que la integran están relacionados entre sí por descender de un ancestro común o de un grupo de ancestros emparentados.
3. Las características que distinguen a una raza están genéticamente controladas; es decir, son heredables en el proceso común de la reproducción.
4. Como su nombre lo indica, la raza geográfica existe naturalmente en un ambiente muy bien definido al cual en general está bien adaptada como resultado de la selección natural, y tiene la capacidad de sobrevivir y reproducirse en ese ambiente.

Con base en estas definiciones, Wakeley definió a la *raza geográfica* como la subdivisión de una especie que consta de individuos genéticamente similares, relacionados entre sí por un ancestro común, y que ocupa un territorio particular al cual se ha adaptado por selección natural.

Si el territorio o ambiente específico al cual la raza está adaptada es una zona altitudinal o climática, o una provincia de suelo bien definido, la raza puede denominarse *altitudinal*, *climática* o *edáfica*, en vez del término más general de *raza geográfica*. Sin embargo, las diferencias existentes en el suelo, altitud e incluso en el clima, no determinan en general las características específicas de una raza. Por ejemplo, de la migración de las plantas de alguna montaña a un sitio de la costa que recientemente ha emergido del mar, puede resultar una determinada raza, de modo que las características de ésta pueden ser determinadas por las tasas o por las barreras de migración, así como por las condiciones extremas de calor, frío, sequía u otras características del ambiente. En estos casos, el término general de *raza geográfica* es más apropiado que los de *raza altitudinal*, *edáfica* u otras categorías específicas de raza.

Las razas geográficas ocurren con más frecuencia en especies que tienen una amplia área de distribución natural y, por tanto, existen en una amplia variedad de ambientes (figura 3.3). Son determinadas por diferencias de latitud, altitud, patrones de precipitación u otras condiciones ambientales que exponen los árboles a variaciones considerables de temperatura, humedad, suelo, duración del día o cualesquiera otras variables ambientales (Holzer, 1965). La mayoría de las especies forestales tienen razas geográficas distinguibles. Las especies que poseen la mayor divergencia racial proporcionan una mayor oportunidad de obtener ganancias genéticas a través de la selección de procedencias, pero son también las únicas con las cuales el genetista forestal debe tomar las mayores precauciones para asegurarse que las fuentes adecuadas se identifiquen antes de utilizarlas. No es raro que existan menos diferencias entre especies que entre las razas de una determinada especie, la cual existe en ambientes bastante distintos. Esto se ha observado en varios géneros, como los pinos de México, donde a veces las diferencias entre el material de grandes y bajas altitudes son mayores dentro de una especie que entre dos especies que crecen en ambientes y altitudes similares.

Cuando dos especies ocupan la misma o un área de distribución similar, pueden aparecer razas dentro de ellas que fisiológicamente sean bastante parecidas. La mayoría de las fuentes de altas latitudes crecen lentamente, pero tienen mejores árboles

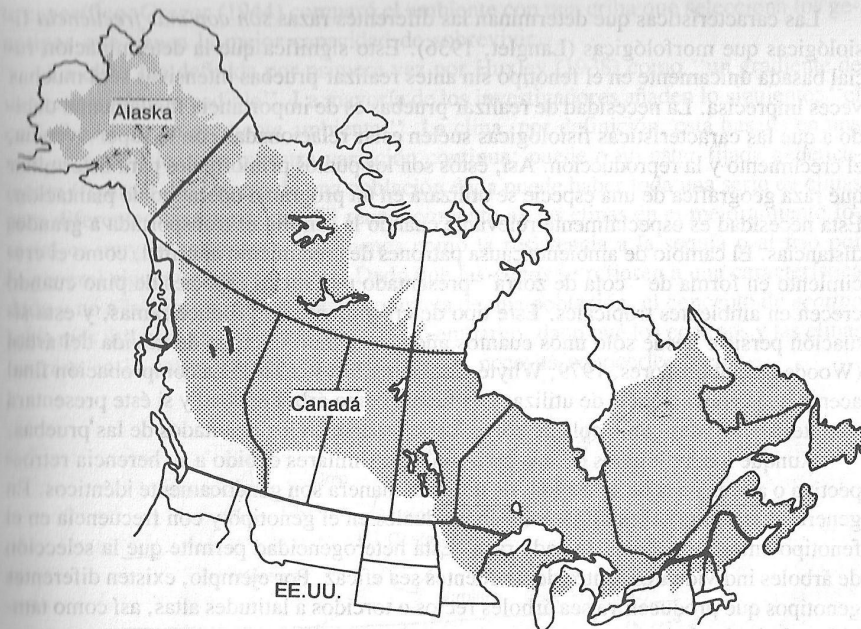


Figura 3.3 Las razas geográficas casi siempre se desarrollan a partir de especies que tienen áreas de distribución geográficas muy amplias, como se muestra en el caso de la picea "white" (*Picea glauca*). Las diversas procedencias encontradas permiten que el genetista forestal encuentre líneas de árboles que sean las más adaptables al área en la cual establecerá la plantación.

con fustes rectos y ramas más pequeñas que los de latitudes más bajas. Además, soportan el clima frío que mataría o dañaría a los árboles adaptados a las bajas latitudes. Estas tres características: crecimiento lento, buena forma y buena resistencia al frío, son comunes a la mayoría de las fuentes de grandes altitudes y latitudes sin importar la especie.

Con frecuencia, es difícil determinar los límites de una raza geográfica. La gradación puede ser repentina y evidente donde existen barreras para el área de distribución de la especie (como desiertos o montañas), o bien puede ser gradual en aquellos casos en los cuales la especie existe continuamente de sur a norte o de altitudes bajas a elevadas. Cuando la variación es continua, la distinción entre las razas geográficas se torna una cuestión de juicio o punto de vista (Langlet, 1959a; Farmer y Barnett, 1972); ésta es la situación más común. La definición de lo que constituye exactamente una raza no es el punto importante; lo esencial es el conocimiento de los patrones de variación y cómo este conocimiento puede utilizarse en un programa de mejoramiento genético forestal.

Las características que determinan las diferentes razas *son con más frecuencia* fisiológicas que morfológicas (Langlet, 1936). Esto significa que la determinación racial basada únicamente en el fenotipo sin antes realizar pruebas intensivas será muchas veces imprecisa. La necesidad de realizar pruebas es de importancia fundamental debido a que las características fisiológicas suelen estar relacionadas con la supervivencia, el crecimiento y la reproducción. Así, éstos son los puntos primordiales para determinar qué raza geográfica de una especie se utilizará en un programa operativo de plantación. Esta necesidad es especialmente relevante cuando la semilla es transportada a grandes distancias. El cambio de ambiente causa patrones de crecimiento anormal, como el crecimiento en forma de “cola de zorra” presentado por varias especies de pino cuando crecen en ambientes tropicales. Este tipo de crecimiento no produce ramas, y esta situación persiste desde sólo unos cuantos años hasta todo el curso de la vida del árbol (Woods y colaboradores, 1979; Whyte y colaboradores, 1980). La comprobación final acerca de la conveniencia de utilizar una fuente como árbol exótico y si éste presentará características tales como cola de zorra, debe basarse en los resultados de las pruebas.

Aunque los individuos de una raza son algo similares debido a su herencia retrospectiva o a presiones de selección, de ninguna manera son genéticamente idénticos. En general, existen grandes diferencias individuales en el genotipo y con frecuencia en el fenotipo entre los árboles de cada raza. Esta heterogeneidad permite que la selección de árboles individuales dentro de las fuentes sea eficaz. Por ejemplo, existen diferentes genotipos que producen ya sea árboles rectos o torcidos a latitudes altas, así como también a latitudes bajas.

Clinas y ecotipos

Se ha propuesto y utilizado toda una serie de categorías para describir los patrones de variación genética. Entre ellas, las más importantes son el *ecotipo* y la *clina*, las cuales se estudian muy brevemente en este capítulo. Estos términos se utilizan más ampliamente en las áreas normalmente conocidas como *especiación* y *evolución*, las cuales constituyen por sí mismas una “ciencia” integral. Se han escrito muchos libros y artículos en los cuales estos conceptos se han estudiado; por ejemplo: Turesson (1922), Stebbins (1950), Mettler y Gregg (1969), Grant (1971) y Endler (1977). La especiación y la evolución son temas complejos que y suelen ser controvertibles, y en este libro no se estudian detalladamente. Sin embargo, dado que los conceptos del ecotipo y la clina se utilizan con bastante frecuencia, se hará un intento por definirlos claramente como se aplican a los árboles forestales.

Un *ecotipo* es un grupo de plantas de genotipo similar que ocupan un nicho ecológico específico. En dasonomía, el ecotipo se utiliza a veces como sinónimo de raza, pero por lo general consiste en una población separada más pequeña. Con frecuencia, los ecotipos no son distinguibles mediante características morfológicas y sólo pueden separarse a través de diferencias fisiológicas, las cuales están relacionadas por lo general a la capacidad de supervivencia (Rehfeldt, 1979). El concepto del ecotipo fue sugerido por Turesson (1922), quien lo definió como “la respuesta genotípica de una especie a un hábitat particular”. Todo el concepto está basado en la adaptabilidad a un ambiente

específico. Gregor (1944) comparó el ambiente con una criba que selecciona los genotipos que tienen la mejor capacidad de sobrevivir.

La *clina* fue definida por primera vez por Huxley (1938) como “un gradiente de una característica medible”. La mayoría de los investigadores añaden lo siguiente: “el cual obedece a un gradiente ambiental”. La clina, por definición, está basada en una sola característica que muestra variación continua; puede o no estar fijada genéticamente (figura 3.4). Dentro de una población dada puede haber toda una serie de clinas para diferentes características. El reconocimiento de las clinas en el mejoramiento forestal es muy importante, y fenómenos como la resistencia a la sequía o al frío por lo general siguen un patrón clinal. Dado que las *clinas* se refieren a una característica dada y no a la constitución genética completa de una población, el concepto de *ecotipo* sería más útil para el genetista forestal. Sin embargo, dado que los ecotipos y las clinas ocurren en la naturaleza, el genetista forestal necesita conocerlos bien.

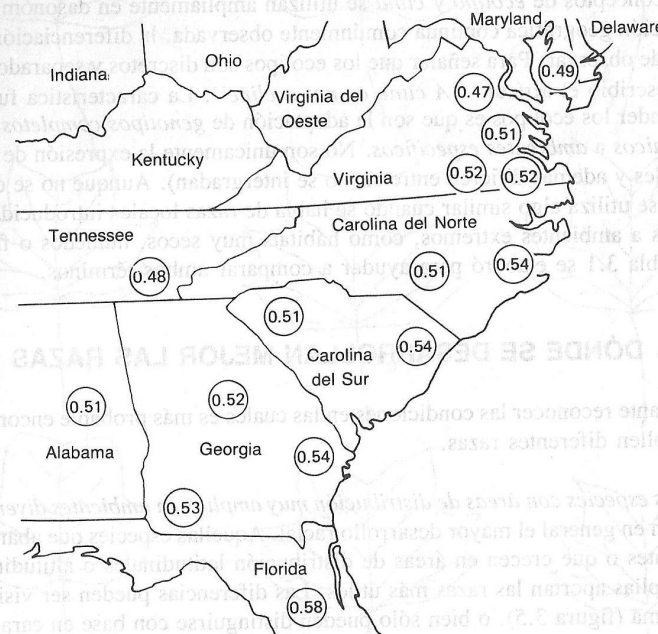


Figura 3.4 El peso específico de la madera indica perfectamente el cambio gradual de una característica conjuntamente con un gradiente ambiental. Por ejemplo, existe un cambio clinal en el peso específico de la madera del pino “loblolly”, desde valores altos en la planicie costera del sur hasta valores bajos en las áreas del norte. Existe también un patrón muy notable, el cual se indica en el mapa, que va desde las fuentes costeras de alto peso específico a las de bajo peso específico provenientes de tierra adentro.

Tabla 3.1. Comparación de clinas y ecotipos.

	Clina	Ecotipo
Número de características	Una	Muchas (el genotipo o complejo génico)
Patrón	Continuo	Poblaciones distintas
Genética	Puede estar o no genéticamente controlada	Genéticamente controlado
Causa	Resultado de un gradiente ambiental	Adaptación a un ambiente específico
Uso	Descriptivo	Descriptivo y como unidad de mejoramiento genético, similar a la raza.

Los conceptos de *ecotipo* y *clina* se utilizan ampliamente en dasonomía. Debido a la variación geográfica continua comúnmente observada, la diferenciación ecotípica es difícil de observar. Para señalar que los ecotipos son discretos y separados, Langlet (1959a) escribió el artículo "A cline or not a cline". La característica fundamental para entender los ecotipos es que son la adaptación de *genotipos completos* o de *complejos génicos* a *ambientes específicos*. No son únicamente la expresión de caracteres individuales y además difieren entre sí (no se intergradan). Aunque no se denominan *ecotipos*, se utiliza algo similar cuando se habla de razas locales introducidas que son adaptables a ambientes extremos, como hábitats muy secos, húmedos o fríos.

La tabla 3.1 se elaboró para ayudar a comparar ambos términos.

DÓNDE SE DESARROLLAN MEJOR LAS RAZAS

Es importante reconocer las condiciones en las cuales es más probable encontrar o que se desarrollen diferentes razas.

1. *Las especies con áreas de distribución muy amplias en ambientes diversos* muestran en general el mayor desarrollo racial. Aquellas especies que abarcan continentes o que crecen en áreas de distribución latitudinales o altitudinales muy amplias aportan las razas más útiles. Las diferencias pueden ser visibles en la forma (figura 3.5), o bien sólo pueden distinguirse con base en características fisiológicas que se detectan mediante pruebas. En general, ocurren diferencias tanto morfológicas como fisiológicas, pero las últimas, que suelen ser las más importantes para el genetista forestal debido a que afectan la supervivencia y el crecimiento, aparecen a veces sin diferencias visibles entre los árboles. Así, es posible que se desarrollen dentro de una especie razas tolerantes al frío, sequía o humedad, aun cuando los árboles parezcan ser fenotípicamente similares. Ejemplos de especies de amplia distribución con gran desarrollo racial son: *Pseudotsuga menziesii*, *Pinus banksiana*, *Pinus silvestris*, *Eucalyptus camaldulensis*, *Pi-*

nus caribaea (donde se reconocen variedades), *Pinus oocarpa* (donde variedades y nuevas especies son discutibles), *Tectona grandis*, *Pinus taeda* y muchas otras (figura 3.6). Sólo unas cuantas especies de amplia distribución no muestran un notable desarrollo racial. Por ejemplo, se ha sugerido que el álamo (*Populus tremuloides*), de amplia distribución; tiene una variabilidad geográfica limitada a lo largo de su área de distribución cuando se le compara con la mayoría

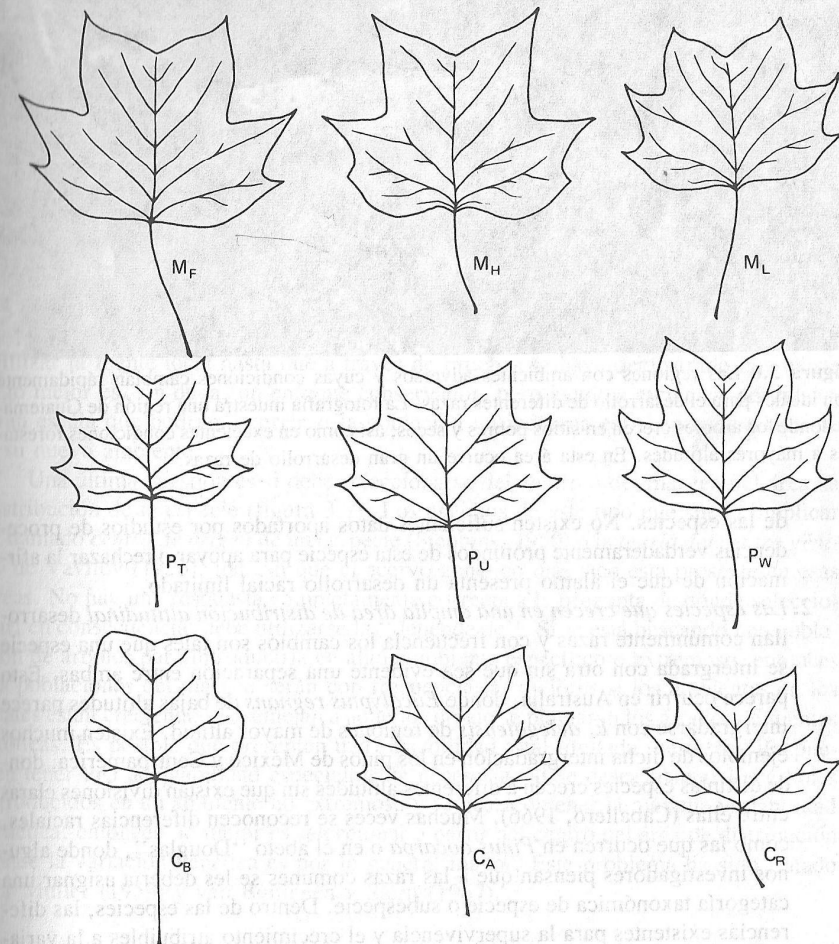


Figura 3.5 Muchas especies muestran variación anatómica con la fuente geográfica. Aquí se muestran hojas de *Liriodendron tulipifera* de diferentes fuentes. La forma no lobulada extrema de la parte inferior izquierda se asocia comúnmente con suelos ácidos de la costa. (Cortesía de Bob Kellison, North Carolina State University).



Figura 3.6 Las regiones con ambientes adversos y cuyas condiciones cambian rápidamente son ideales para el desarrollo de diferentes razas. La fotografía muestra una región de Guatemala donde los árboles crecen en sitios pobres y secos, así como en excelentes condiciones forestales a mayores altitudes. En esta área ocurre un gran desarrollo de razas.

de las especies. No existen suficientes datos aportados por estudios de procedencias verdaderamente profundos de esta especie para apoyar o rechazar la afirmación de que el álamo presenta un desarrollo racial limitado.

2. Las especies que crecen en una amplia área de distribución altitudinal desarrollan comúnmente razas y con frecuencia los cambios son tales que una especie se intergrada con otra sin que sea evidente una separación entre ambas. Esto parece ocurrir en Australia, donde *Eucalyptus regnans* de bajas altitudes parece intergradarse con *E. delegatensis* de regiones de mayor altitud. Existen muchos ejemplos de dicha intergradación en los pinos de México y Centroamérica, donde distintas especies crecen a diferentes altitudes sin que existan divisiones claras entre ellas (Caballero, 1966). Muchas veces se reconocen diferencias raciales, como las que ocurren en *Pinus oocarpa* o en el abeto "Douglas", donde algunos investigadores piensan que a las razas comunes se les debería asignar una categoría taxonómica de especie o subespecie. Dentro de las especies, las diferencias existentes para la supervivencia y el crecimiento atribuibles a la variación geográfica pueden ser muy grandes, como en el caso del álamo "yellow" (*Liriodendron tulipifera*) (Kellison, 1967). Un ejemplo bien documentado es el de las razas altitudinales que se desarrollaron en los pinos de las montañas de la Sierra Nevada, en California (Callahan y Liddicoet, 1961).

3. Las especies que crecen en regiones con gran diversidad de suelos, humedad, de los mismos o pendiente (Squillace y Silen, 1962), desarrollan diferencias raciales muy distintas. Un buen ejemplo de suelos bastante distintos que están próximos, son los suelos graníticos y de serpentina en la Sierra Nevada de California; esto también es cierto en el caso de los ambientes bastante distintos de los lados occidental y oriental de la Cascade Mountain Range, en Oregon. Allí, a distancias relativamente cortas, la selección natural causada por los distintos ambientes climáticos y del suelo ha dado como resultado diferencias raciales dentro de las especies.

Dónde seleccionar

Un problema importante que enfrenta el genetista forestal que trabaja con especies indígenas es la decisión entre utilizar fuentes de semilla locales o foráneas. Existe una tendencia natural a preferir fuentes del exterior, por lo que esto suele resultar en el uso de fuentes exóticas. Sin embargo, el método más seguro es utilizar la fuente local hasta que se haya demostrado que una fuente foránea es mejor (Krygiel, 1958). Con frecuencia, la fuente local resulta ser la mejor (Long, 1980), y en ocasiones parece ser poco importante (Talbert y colaboradores, 1980). Existen también ejemplos de fuentes provenientes de regiones distantes que han probado ser superiores (Namkoong, 1969). Utilizar la fuente local hasta que a través de pruebas se haya demostrado que existe algo mejor es, sin duda, un enfoque conservador, pero ayuda a evitar las pérdidas a gran escala que podrían ocurrir si la población no indígena es incapaz de adaptarse a su nuevo ambiente.

Una última cuestión es si debe seleccionarse del centro o del margen del área de distribución de la especie (figura 3.7). Los estudios de este tipo que suelen implicar al llamado *centro de origen* de una especie (Stebbins, 1950) o la *teoría del centro génico* de Vavilov (1926), indican que el acervo genético más rico está presente en esas áreas. No hay una respuesta completamente correcta a la pregunta de dónde seleccionar; en consecuencia, debe utilizarse la "depende de". Si se está buscando una población de árboles para introducirla en algún ambiente específico o extremo, entonces las poblaciones del margen serán con frecuencia las mejores si los ambientes en los cuales están creciendo se asemejan a aquéllos donde se plantarán los árboles de fuentes exóticas. Es posible que presenten una variabilidad total limitada, pero también pueden tener una adaptabilidad especialmente necesaria. Si se desea plantar los árboles introducidos en un ambiente no extremo y se desea obtener la máxima variabilidad genética, entonces lo mejor es seleccionar a partir del centro del área de distribución donde la variación genética es por lo general mayor. Este problema ha sido tratado por Muller (1959) y van Buijtenen y Stern (1967).

Concepto de raza local introducida

El concepto de *raza local introducida* es simple, pero de gran importancia cuando se trabaja con procedencias plantadas fuera de sus ambientes normales (Marsh, 1969);

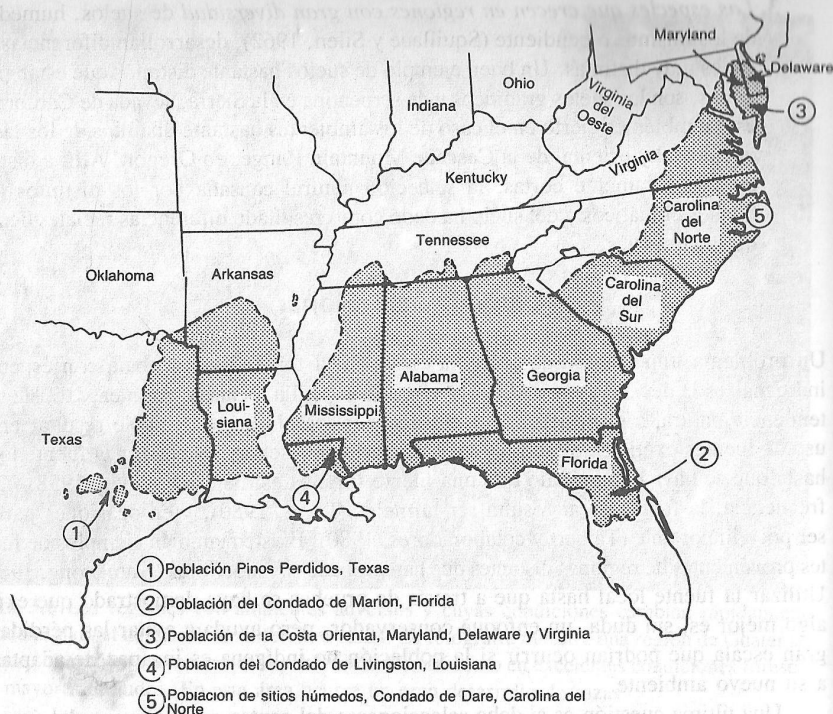


Figura 3.7 Área de distribución natural del pino "loblolly" (*P. taeda*). Existen muchas poblaciones "alejadas del área de distribución", como los pinos perdidos en Texas y el pino "loblolly" de lugares húmedos del condado de Dare, Carolina del Norte, que al parecer genéticamente difieren bastante de la especie general. Existe controversia en torno a qué tanta selección debe practicarse en las áreas en cuestión.

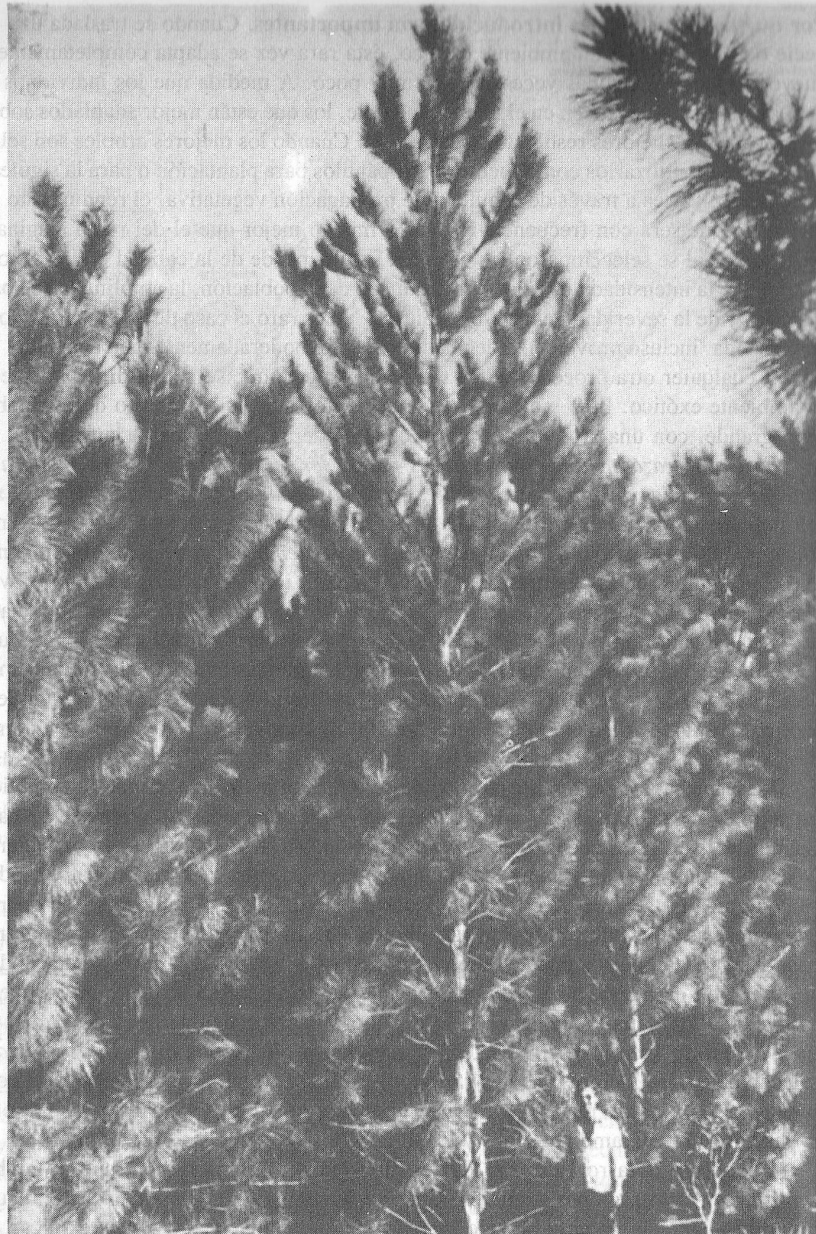
Pellate, 1969). Una raza local introducida es una población de individuos que se ha adaptado al ambiente específico en el cual se ha plantado. Los pasos necesarios para el desarrollo de este tipo de raza consisten en plantar los árboles en el nuevo ambiente, dejando que la naturaleza los seleccione mediante selección natural de acuerdo con su adaptabilidad. Esto va seguido por la selección de los mejores árboles seleccionados naturalmente y el uso posterior como fuente de semilla para replantar el área. Esto puede hacerse después de una sola generación, pero las mejores razas locales introducidas se desarrollan después de varias generaciones de crecimiento y selección en el nuevo ambiente. Al grupo de individuos mejor adaptados con crecimiento y forma convenientes se le conoce en conjunto como *raza local introducida*. En realidad, este concepto podría aplicarse también a los individuos más aptos de los rodales indígenas, pero el uso y la manera como se aplica se ha limitado a los mejores árboles de las procedencias de especies adecuadas, después de haberlas sometido a prueba cuando se utilizan como árboles exóticos.

Por qué las razas locales introducidas son importantes. Cuando se traslada una especie o procedencia a un ambiente exótico, ésta rara vez se adapta completamente al nuevo ambiente y algunas veces lo hace muy poco. A medida que los individuos de la población exótica crecen en el nuevo ambiente, los que están mejor adaptados sobreviven y dan los mejores resultados (figura 3.8). Cuando los mejores árboles son seleccionados para utilizarlos como fuente de propágulos para plantación o para la siguiente generación, ya sea a través de semilla o de propagación vegetativa, el rendimiento del nuevo bosque será con frecuencia regular o mucho mejor que el del rodal original a partir del cual se seleccionaron los árboles. Esto depende de la calidad de los árboles originales, la intensidad de selección, el tamaño de la población, la amplitud de su base genética y de la severidad del nuevo ambiente. No es raro el caso de que una raza local introducida, incluso proveniente de una fuente sólo moderadamente bien adaptada, supere a cualquier otra procedencia de la misma especie que se plante directamente en el ambiente exótico. Esto indica que la selección es muy eficaz dentro de una población grande, con una amplia base genética y moderadamente bien adaptada.

El uso de razas locales introducidas puede ser la mejor y más fácil manera de obtener ganancias genéticas importantes en la dasonomía de especies exóticas. Existen numerosos ejemplos en los cuales las razas locales introducidas han dado rendimientos muy por arriba del nivel esperado y casi siempre dan mejores rendimientos que cualesquiera de las fuentes de la especie recién importada. Por ejemplo, Owino (1977) encontró que para *P. patula* y *Cupressus lusitanica* las selecciones anticipadas de "razas locales introducidas" fueron bastante superiores. Para el noroeste de Europa, Edwards (1963) señaló que es posible obtener grandes avances cuando la semilla de especies exóticas se colecta en rodales de árboles plus que crecen en el ambiente exótico. La distinción que se hace entre las especies nativas y exóticas puede entonces desaparecer.

Lo primero que debe buscarse cuando se inicia un programa amplio que implique especies exóticas, son las plantaciones previamente establecidas de la especie deseada. Cuando existen éstas, ocasionalmente pueden encontrarse individuos sobresalientes (véase la figura 3.8) aun cuando las plantaciones presenten más bien poca calidad en su conjunto. La semilla de estos individuos puede utilizarse en plantaciones operativas, mientras se establecen huertos semilleros y se hacen más introducciones y pruebas. Si se aplica intensivamente, el procedimiento de la raza local introducida conduce al desarrollo de nuevas líneas de una especie que son de gran utilidad en los nuevos ambientes. Por ejemplo, en el sur de los Estados Unidos actualmente se desarrolla una línea de eucalipto resistente al frío, plantando la especie exótica *Eucalyptus viminalis*, seleccionando los mejores árboles que sobreviven al frío intenso y reuniéndolos como fuente de semilla para plantar *Eucalyptus* en una región donde anteriormente no se pudo hacerlo operativamente (Hunt y Zobel, 1978).

Cuando se desarrollan razas locales introducidas en una región, suelen también ser útiles en otras regiones similares (Nikles y Burley, 1977). Con demasiada frecuencia, esta fuente de material ha sido ignorada para efectuar plantaciones exóticas. Un buen ejemplo de un uso amplio es la aparente buena adaptabilidad de la raza local introducida bastante mejorada de *P. caribaea* var. *hondurensis*, desarrollada en Queens-



land, Australia. Esta raza ha dado resultados muy buenos en Fiji, Nueva Caledonia, partes de Brasil, Zambia y otros países².

En resumen, el desarrollo de una raza local introducida es más factible cuando se satisfacen las condiciones siguientes:

1. La procedencia original se adapta razonablemente bien al ambiente en el cual se planta. Esto se facilita considerando cuidadosamente las similitudes climáticas existentes entre el ambiente exótico y el ambiente donde se desarrolló la procedencia original.
2. Las poblaciones a partir de las cuales se seleccionan los árboles de la raza local introducida deben tener una base genética amplia. Por lo común, varios cientos de árboles progenitores deben aportar semilla para la plantación a partir de la cual se van a hacer las selecciones de la raza local introducida.
3. Las plantaciones de las cuales se hacen las selecciones deben ser razonablemente grandes, por lo general del orden de 400 ha (1,000 acres) o más. Esto no siempre es posible, pero las plantaciones pequeñas carecen de suficientes árboles para hacer una intensidad de selección razonablemente alta.
4. Es necesario seleccionar bastantes árboles plus locales para formar una raza local introducida. Para un huerto semillero para producción basta con 30 de estos árboles, pero para un programa de desarrollo se necesitan de 200 a 300 o más. Las poblaciones pequeñas llevan pronto a dificultades en las cruza emparentadas y restringen la base genética necesaria para el desarrollo de una generación avanzada.
5. El sistema de selección utilizado para elegir los progenitores de la raza local introducida debe ser bien planeado y riguroso para asegurar la selección de únicamente los árboles más sobresalientes.

Teoría del trastorno del equilibrio fisiológico (stress)

Esta teoría es de gran importancia debido a que los árboles plantados como exóticos por lo general no están bien adaptados al nuevo sitio; en consecuencia, crecerán con su equilibrio fisiológico trastornado. Si existe un problema con la adaptación, al-

Figura 3.8 Ocasionalmente, algunos individuos de las plantaciones de árboles exóticos crecen excepcionalmente bien, comparados con el promedio de la plantación. La fotografía muestra un individuo sobresaliente de 7 años de la especie *P. caribaea* creciendo en un área bastante desfavorable de los llanos de Guyano, en la cuenca del Orinoco en Venezuela. Un grupo de estos árboles se utiliza para establecer una raza local introducida mejor adaptada al nuevo ambiente que la población utilizada para la plantación original.

²Comunicación personal, Garth Nikles, *Queensland Forest Service*, Brisbane, Australia.

gunos de los árboles poco adaptados pueden morir de inmediato, pero el resto crecerá normalmente hasta que entren en un período de desequilibrio fisiológico extremo causado por fluctuaciones ambientales severas o ataque de plagas. En ese momento, muchos de los árboles desarrollan muerte descendente en el tallo principal y en las ramas o incluso mueren, y sólo aquellos que están bien adaptados sobreviven y crecen normalmente (figura 3.9). Estos pocos individuos mejor adaptados son los que deben utilizarse para desarrollar la raza local introducida con la suposición de que la mayoría son genotipos superiores y que su superioridad fenotípica no se debe de manera principal a un ambiente accidentalmente favorable.

En todas las partes del mundo donde se plantan árboles en ambientes que provocan trastornos de equilibrio fisiológico, como los llanos (pastizales) de la Cuenca del Orinoco en Colombia y Venezuela, puede aparecer muerte descendente en una forma u otra en algún momento de la vida del rodal (figura 3.10). El trastorno fisiológico aumenta después de la sequía o a medida que los árboles crecen y compiten fuertemente entre sí por la humedad disponible. La muerte descendente es una respuesta al desequilibrio fisiológico de la planta y una vez que este trastorno aminora, los árboles que no mueren se recuperan hasta cierto grado. Cuando experimentan nuevamente este trastorno, los árboles pasan otra vez por el mismo ciclo; de modo que si no se modifica esta situación mediante prácticas silvícolas como el aclareo, los niveles de deformación y muerte aumentan en cada ciclo. El *aclareo* reduce el desarreglo fisiológico y elimina a los individuos poco adaptados, por lo que es una forma muy efectiva de evitar los daños provocados por esa respuesta fisiológica a las influencias ambientales en las plantaciones exóticas hasta que se pueda desarrollar una raza local introducida. La clave para trabajar con especies exóticas es desarrollar una raza local introducida que en condiciones adversas crezca mejor que la plantación proveniente de la introducción original.

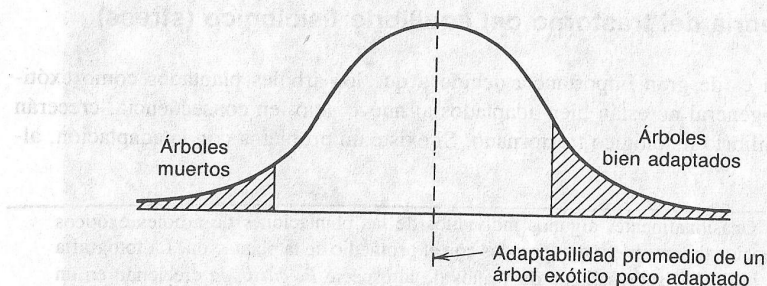


Figura 3.9 La tolerancia de un árbol a los trastornos fisiológicos causados por las influencias ambientales, es lo que determina si una raza geográfica o una especie crecerá bien en un área. Una raza local introducida está constituida por aquellos individuos que toleran mejor dichos trastornos, como lo representa esquemáticamente una población de árboles exóticos plantada en un ambiente adverso.

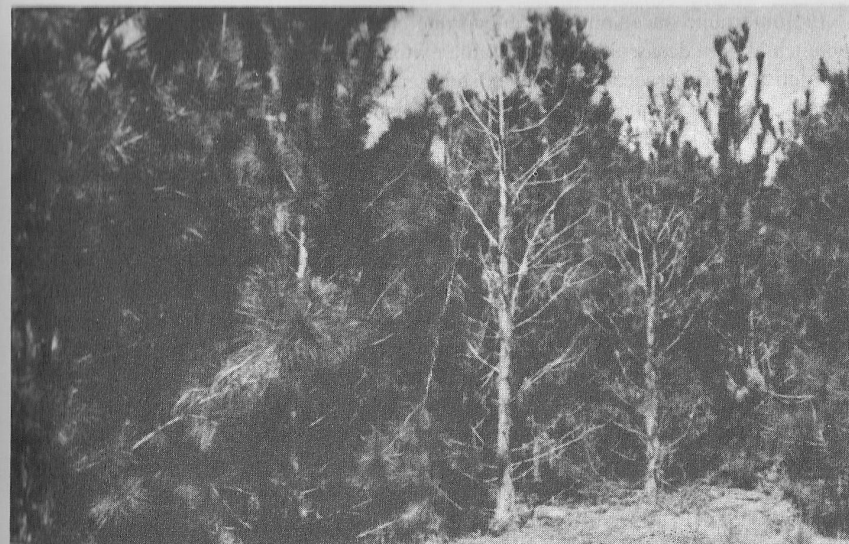


Figura 3.10 Cuando se plantan árboles exóticos, algunos individuos no se adaptan bien al nuevo ambiente (exótico). Cuando hay trastornos fisiológicos provocados por el ambiente, mueren o quedan deformados. La fotografía muestra a la especie *P. caribaea* en los llanos de Venezuela después de haber sido dañada por una sequía prolongada. Otros árboles vecinos se han desarrollado y crecen bien a pesar de la sequía.

DASONOMÍA DE ÁRBOLES EXÓTICOS

Las especies exóticas se utilizan cuando los bosques indígenas locales no pueden producir o no producen la cantidad y calidad deseada de productos forestales. En los países que tienen muy pocas especies disponibles, como en el norte de Europa, las especies exóticas cubren una necesidad especial (Edwards, 1963). En los trópicos existe con frecuencia una gran demanda de madera de coníferas, debido a que los bosques indígenas frecuentemente carecen de este tipo de madera. Para cubrir las necesidades, se han utilizado ampliamente plantaciones exóticas. Muchas especies exóticas se plantan en los pastizales de las áreas tropicales, como en los llanos de la Cuenca del Orinoco en Venezuela y Colombia, y en el centro de África Oriental. Grandes plantaciones de especies exóticas también se han establecido en bosques de matorrales, como en el estado de Minas Gerais, Brasil, o en grandes áreas de Colombia y Chile. En muchas otras regiones, como Australia, Nueva Zelanda, India, Indonesia y el Oriente Medio, se utilizan especies exóticas gran parte del tiempo. En muchas áreas, especialmente en el hemisferio sur, no hay otra opción más que utilizar coníferas exóticas debido a que no existen especies indígenas adecuadas (Zobel, 1961, 1964, 1979).