

Zobel, B. 1976. Effects of fertilization on growth and quality characteristics of loblolly pine. *Forest Management* 1(1):31-35.

W. 1977. Ten-Year Research on Thinning and Clearcutting in a Musk Swamp. International Paper Co. Technical Report No. 38.

1967. Release and pruning can improve growth and quality of white oak. *Forest Service Research Paper* 35-125.

1969. Studies on the Increase in Value of Spruce After Pruning. *Journal of Forestry* 67(1):1-10.

1969. Münden, Alemania. *Journal of Forestry* 67(1):1-10.

1969. Densidad de plantación y el efecto de la poda en el crecimiento y la calidad de la madera de pino. *Revista de Silvicultura* 21:431-442.

W. F. 1977. Effect of thinning on the production of high quality wood in a Quebec loblolly pine stand. *Can. Jour. For.* 5(1):139-142.

1967. Effects of spacing and site on the growth and yield of loblolly pine. *Forest Service Research Note* 50-63.

1971. Diameter Limit Cutting in Appalachian Hardwoods: Boon or Bane? *Forest Service Research Paper* X-208.

1973. Response to Crown Release by 7-Year-Old Stems of Yellow-Pine. *U.S. Forest Service Research Paper* NC-253.

W. D. 1952. Thinning yellow-pine in second-growth upland hardwood stands. *Forest Service Research Note* 50-63.

1979. Inheritance of Growth in American Sycamore. *15th South. For. Technol. Conf., State College, Miss.* pp. 171-175.

1974. Precommercial Thinning - Study on Management of Young Pines. *Hardwood Symp., Asheville, N.C.*, pp. 129-133.

Erismann, G. G., O'Brien, R. M. y O'Brien, R. R. 1975. Crown Release Accelerates Growth and Crown Development of Yellow Birch Saplings. *U.S. Forest Service Paper* NC-417.

Godard, R. E., Schmidt, R. A. y Verde Liade, F. 1975a. Effect of differential pressure on loblolly pine resistance in phenotypic selection of slash pine. *Phytopathology* 65(3):444-448.

Godard, R., Zobel, B. y Hollis, C. 1975b. Response of Southern Pines to Vernal Frost. *Physiological Genetics Conference, Bambrugio, Boccia, Tree Physiology and Management*, pp. 449-462.

Gruswald, H. C. 1979. An Analysis of Precommercial Thinning After Ten Years. *Forest Research Note No. 35*, Georgia Kraft Co., Rome, Ga.

Hartj, J. M. 1961. The Effect of Pruning on Respiration of Knap in Balsam Poplar. *Zentralb. Forest Research Note No. 34*.

Hofmann, J. C. 1974. Thinning in Short Rotation Plantation Forest - Will it Come? *1974 Annual Meeting, TAPPI*, pp. 189-193.

Kommand, P. P. 1966. Epicormic Branching and Sprouting in Hardwoods: A Problem in Old Growth. *Symposium on Hardwoods of the Piedmont and Coastal Plain*, Forest Research Council, Macon, Ga., pp. 21-24.

Late, N. G. 1974. "Analysis of Pre-commercial Thinning." *Georgia Kraft Co. Paper No. 44*, Rome, Ga.

Maki, T. E. 1969. Major Considerations in Thinning Southern Pines. *U.S. Forest Service Research Note* 50-63.

Programas de pruebas genéticas

DISEÑOS DE APAREAMIENTO

- Diseños de pedigrí incompleto
- Apareamiento de polinización abierta*
- Diseños de cruce múltiple (mezcla de polen)*
- Diseños de pedigrí completo
- Diseño anidado*
- Diseño factorial*
- Apareamiento de un solo par*
- Dialélico completo*
- Dialélico medio*
- Dialélico parcial*

Sistemas de población múltiple

DISEÑOS EXPERIMENTALES

- Tipos de parcelas
- Distribución de las parcelas
- Diseño completamente al azar*
- Diseño de bloques completamente al azar*
- Otros diseños
- Procedimientos de prueba
- Selección de los sitios de prueba*
- Arreglo de repeticiones y parcelas*
- Procedimientos en el vivero*
- Preparación del sitio*
- Registros*
- Mantenimiento de la prueba*
- Aclareo*

ANÁLISIS DE LAS PRUEBAS GENÉTICAS

- Análisis de varianza
- Naturaleza del análisis*
- Cálculos de heredabilidad en árboles individuales*
- Heredabilidad a nivel de familias*
- Heredabilidad a partir de la regresión progenitor-progenie*
- Correlaciones genéticas

INTERACCIÓN GENOTIPO-AMBIENTE

- Efectos de la interacción GA
- Interacción especie-procedencia
- Interacción familia y clon-ambiente
- Interacción y manejo del bosque

BIBLIOGRAFÍA

Los árboles que se eligen para utilizarlos en huertos semilleros o para fines de mejoramiento genético suelen seleccionarse porque parecen ser superiores; es decir, tienen un buen fenotipo. Una vez que se seleccionan los árboles, su valor genético se prueba cruzándolos de alguna manera, y su progenie se establece después en pruebas genéticas. La prueba genética es primordial para cualquier programa de mejoramiento genético forestal exitoso, serio y eficaz. Igualmente, establece las bases para tomar decisiones genéticas que incluyen el manejo de huertos semilleros, y proporciona el material y la información que serán la base de los esfuerzos del mejoramiento genético forestal de generación avanzada. Es esencial, por lo tanto, que se tenga extremo cuidado en asegurarse de que el programa de prueba genética esté concebido y se ponga en práctica de modo que puedan obtenerse máximas ganancias tanto a corto como a largo plazo. La prueba genética es uno de los aspectos más costosos de un programa de mejoramiento genético forestal, pero la utilidad de los esfuerzos del mejoramiento genético forestal estará directamente relacionada con la calidad del programa de prueba genética.

Pueden haber varios objetivos distintos en la prueba genética, pero debe subrayarse que ningún diseño de prueba será el mejor para satisfacer todos los objetivos. En consecuencia, debe tenerse cuidado en utilizar el diseño adecuado; esto sólo puede lograrse cuando los objetivos del programa de prueba sean claros. Los objetivos de la prueba genética incluyen los siguientes puntos:

1. **Prueba de progenie.** La mejor forma de evaluar el valor genético de los progenitores seleccionados es cultivando su progenie en forma tal que permita estimar los valores parentales de cruzamiento. Esto permite distinguir entre los progenitores cuya superioridad fenotípica puede haber resultado de crecer en un buen ambiente y aquellos que son superiores debido a que tienen un buen genotipo. Si los progenitores que están siendo probados ya han sido establecidos en huertos semilleros para producción, los que resulten inconvenientes pueden eliminarse del huerto mediante aclareo genético. Con bastante frecuencia aparecen diferencias genéticas drásticas en la progenie de distintos progenitores. Por ejemplo, en ambos casos de la progenie de *Eucalyptus grandis*, de crecimiento lento y de crecimiento rápido, mostrados en la figura 8.1, los progenitores se seleccionaron debido a que presentaban fenotipos superiores. Sin embargo, obviamente tenían diferentes genotipos.
2. **Estimación de los componentes de la varianza y de la heredabilidad.** La elección de qué características mejorar en un programa de mejoramiento genético forestal depende bastante del grado de heredabilidad de aquéllas. Dicha elección sólo puede hacerse cuando el genetista forestal ha determinado la contribución relativa de la genética y del ambiente a la variación total. Sólo después de que se conoce esto es posible desarrollar el método más eficaz de selección y cruzamiento.
3. **Producción de una población base para las siguientes generaciones de selección y cruzamiento.** Quizá la función más importante de la prueba genética a largo plazo sea la de proporcionar una fuente de material a partir de la cual puedan hacerse las selecciones para la siguiente generación. La oportuni-



Figura 8.1 Cuando los progenitores son sometidos a la prueba de progenie, con frecuencia aparecen diferencias radicales entre familias. Las dos familias de *Eucalyptus grandis* provienen de progenitores con fenotipo superior; la de la izquierda presentó crecimiento lento, la de la derecha crecimiento rápido. Esta prueba de progenie dio como resultado la eliminación de la familia de crecimiento lento del programa de mejoramiento genético.

dad de lograr el mejoramiento en huertos semilleros de generación avanzada depende de los tipos de apareamiento y de los diseños de prueba adoptados en las primeras generaciones. No es posible desarrollar un programa de mejoramiento genético forestal a largo plazo sin efectuar pruebas genéticas adecuadas y bien planeadas.

4. **Demstración o estimación de la ganancia genética.** La utilidad de un programa de mejoramiento genético forestal depende de la habilidad del genetista forestal para obtener poblaciones que posean mejores características que las que poseían las poblaciones no mejoradas. La única forma de determinar con precisión los logros obtenidos en un programa de mejoramiento genético forestal, es comparar el rendimiento relativo de las líneas mejoradas y no mejoradas en la misma prueba.

Ningún diseño de prueba genética llena los requisitos para satisfacer todos los objetivos anteriores. Lo ideal es concebir pruebas específicas para lograr un objetivo; sin embargo, debido a las restricciones impuestas por el costo y la mano de obra, frecuentemente es necesario intentar satisfacer varios objetivos en una misma prueba. Esto representa un verdadero reto para el genetista forestal. El diseño utilizado debe ser el apropiado para el objetivo más importante de la prueba, pero debe producir la ma-

por cantidad posible de información acerca de los demás objetivos. El estudio cuidadoso de los objetivos de la prueba, la importancia relativa de éstos, y el diseño más conveniente, requieren bastante destreza de parte del genetista forestal para desarrollar un programa eficaz de mejoramiento genético forestal.

Una vez que se han definido los objetivos de un programa de prueba, deben tomarse dos decisiones adicionales importantes. Éstas son: la elección del diseño de apareamiento que va a utilizarse para producir la población de la progenie y el diseño experimental que va a utilizarse cuando la prueba se establezca en el campo. En general, el diseño de apareamiento determina *el tipo* de información que se obtendrá del programa de prueba, y el diseño de prueba en el campo determina *la calidad* de aquélla.

En este capítulo se describirán varios tipos de diseños de apareamiento y de prueba en el campo utilizados en el mejoramiento genético forestal; se introducirán también ciertos conceptos de los métodos utilizados para analizar las pruebas. Además, debido a su importancia para cualquier programa de prueba, se estudiará con cierto detalle la naturaleza e importancia de la interacción genotipo-ambiente. En realidad, es más pertinente estudiar las interacciones genotipo-ambiente en otros capítulos de este libro, pero su importancia para el desarrollo y puesta en práctica de las pruebas genéticas hace que el estudio de este tema sea especialmente relevante aquí.

DISEÑOS DE APAREAMIENTO

Se han propuesto numerosos diseños de apareamiento para árboles forestales que han sido estudiados con detalle por varios autores, entre ellos Burdon y Shelbourne (1971) y van Buijtenen (1976). Por conveniencia, los diseños de apareamiento pueden dividirse en dos grupos generales: (1) *diseños con pedigrí incompleto*, en los cuales sólo se conoce un progenitor de cualquier progenie dada, y (2) *diseños con pedigrí completo*, en los cuales el mejorador conoce a ambos progenitores.

Diseños de pedigrí incompleto

Apareamiento de polinización abierta. La forma más fácil y menos costosa de desarrollar una población de descendientes, consiste en utilizar la progenie producto de la polinización por el viento o abierta de progenitores seleccionados. El método es simple, y consiste en colectar la semilla proveniente de la polinización abierta de los árboles progenitores que se van a probar. La semilla puede colectarse de árboles progenitores que crecen en rodales naturales o plantaciones y puede provenir también de pruebas genéticas, o bien de genotipos establecidos en un huerto semillero.

La semilla de polinización abierta satisface varios de los objetivos del mejoramiento genético. Puede funcionar como prueba de progenie al dar estimaciones de la aptitud combinatoria general de los progenitores, lo cual es necesario para remover los progenitores indeseables en los huertos semilleros de producción. Si los progenitores del huerto semillero van a someterse a la prueba de progenie utilizando semilla de polinización abierta colectada en el huerto, lo mejor es no colectar la semilla sino hasta que

el huerto esté en su etapa de producción óptima de semilla. Los patrones de polinización característicos de los huertos semilleros jóvenes suelen diferir bastante de los de un huerto en plena producción, debido a que una edad joven sólo algunos clones producen la mayor parte del polen; en consecuencia, la semilla colectada en huertos jóvenes puede tener sólo un número limitado de progenitores que aportaron polen. En efecto, la observación hecha por varios encargados de huertos semilleros de pino "loblolly" ha indicado que en huertos jóvenes casi el 80% de la semilla es producida por 20% de los clones, y sólo después de 10 a 12 años ocurre una distribución más uniforme. Las estimaciones de los valores de cruzamiento utilizando progenies producto de la polinización abierta en huertos jóvenes son parciales cuando existen patrones de polinización no aleatorios. Por ejemplo, si un solo clon del huerto produjo todo el polen, la estimación de la aptitud combinatoria general de los progenitores bajo prueba se confundiría totalmente con la aptitud combinatoria específica de las cruza entre aquellos progenitores y el único progenitor productor de polen. Pueden citarse varios ejemplos de producción de semilla no uniforme. Por ejemplo, Bergman (1968) señaló, para un huerto semillero, que el 50% de la semilla producida tenía uno de los clones del huerto ya sea como progenitor masculino o femenino.

Las pruebas de polinización abierta pueden dar también estimaciones de los valores de heredabilidad y de la varianza genética aditiva de la población bajo prueba. Dado que sólo se conoce un progenitor, no pueden obtenerse estimaciones de la varianza genética no aditiva.

Por otra parte, las pruebas de polinización abierta tienen una utilidad limitada en las futuras generaciones de selección. Si la progenie se obtiene a partir de semilla colectada en el huerto semillero, el mejorador no sabrá si los individuos seleccionados están emparentados a través de un progenitor masculino común. El riesgo de que ocurra endogamia cuando las selecciones de dichas pruebas se utilizan en huertos semilleros de generación avanzada es una restricción importante para utilizarse el diseño de polinización abierta. La selección de individuos de generación avanzada, sin riesgo de que las selecciones efectuadas estén relacionadas a través de un progenitor masculino común, puede hacerse a partir de pruebas que incluyan progenie proveniente de polinización abierta, si la semilla se colectó en árboles muy separados entre sí creciendo en rodales naturales o en plantaciones no mejoradas. Sin embargo, un inconveniente de utilizar este tipo de material proveniente de polinización abierta es que el progenitor que aportó el polen no es seleccionado, lo cual disminuye las ganancias del proceso de selección.

Diseños de cruce múltiple (mezcla de polen). En un diseño de cruce múltiple, cada progenitor femenino se cruza con una mezcla de polen proveniente de varios progenitores masculinos. En general, un número considerable de tipos de polen se incluyen en la mezcla para garantizar que los progenitores femeninos sean polinizados por una muestra representativa de otros progenitores. Se han propuesto varias alternativas de este diseño de apareamiento (Burdon y Shelbourne, 1971).

Al igual que el diseño de polinización abierta, el diseño de cruce múltiple puede utilizarse para estimar eficazmente las varianzas genéticas aditivas, las heredabilida-

des y los valores de cruzamiento de los progenitores femeninos implicados. Sin embargo, dado que la identidad del progenitor masculino se desconoce, no es posible hacer estimaciones de las varianzas no aditivas y de las aptitudes combinatorias específicas. Asimismo, existe un considerable riesgo de que las estimaciones de los valores de cruzamiento obtenidos puedan ser parciales debido a una polinización no aleatoria por los tipos de polen incluidos en la mezcla. Se necesitan más estudios para determinar si esta parcialidad es lo suficientemente grande para afectar en forma apreciable las estimaciones del valor de cruzamiento. Como ocurre en el diseño de polinización abierta, los esfuerzos de selección utilizando una mezcla de polen suelen ser limitados debido a que se desconoce el progenitor masculino, y la proporción de árboles sobresalientes puede inclinarse ampliamente en favor de uno o dos individuos con buena aptitud combinatoria general que hayan aparecido por azar en la mezcla de polen.

Diseños de pedigrí completo

Para cualquier diseño de apareamiento, el número máximo de familias no emparentadas que pueden obtenerse es la mitad del número de progenitores de la población en mejoramiento, suponiendo que todos los progenitores no están emparentados. Sólo cuando se utilizan números iguales de progenitores como individuos masculinos y femeninos es que puede obtenerse el máximo número de familias no emparentadas. Cuando se esquematizan las cruza, se acostumbra indicar primero al progenitor femenino.

Diseño anidado. El *diseño anidado*, conocido también como *diseño de apareamiento jerárquico*, es un diseño en el cual grupos de progenitores de un sexo (en el caso de especies monoicas, el sexo "es asignado") se cruzan con miembros del otro sexo (figura 8.2). Por lo tanto, la progenie se compone de familias de hermanos consanguíneos que tienen a ambos progenitores en común y de medios hermanos que comparten un sólo progenitor.

Este diseño se ha utilizado ampliamente en cultivos agrícolas. En el caso de árboles forestales, el mejor ejemplo de su uso es el *Loblolly Pine Heritability Study* (Estudio de la heredabilidad en el pino "loblolly"), el cual fue establecido conjuntamente por la *International Paper Company*, la *National Science Foundation*, los *National Institutes of Health* y de la *North Caroline State University* para determinar los patrones hereditarios de una población de pino "loblolly" no mejorada. Un resumen de los resultados de dicho estudio, obtenidos durante los diez primeros años, ha sido dado por Stonecypher y colaboradores (1973).

El uso del diseño anidado le permite al genetista forestal estimar tanto las heredabilidades como las varianzas genéticas aditiva y no aditiva; éste es el objetivo de prueba que mejor cumple dicho diseño. Sin embargo, tiene algunas desventajas. Como se muestra en la figura 8.2, pueden obtenerse estimaciones de la aptitud combinatoria general únicamente para los miembros del sexo menos representado, ya que los miembros del sexo más común se utilizan únicamente en una cruce. El número de selecciones no emparentadas que pueden hacerse entre las progenies está limitado por el número de progenitores utilizados como el sexo menos común.

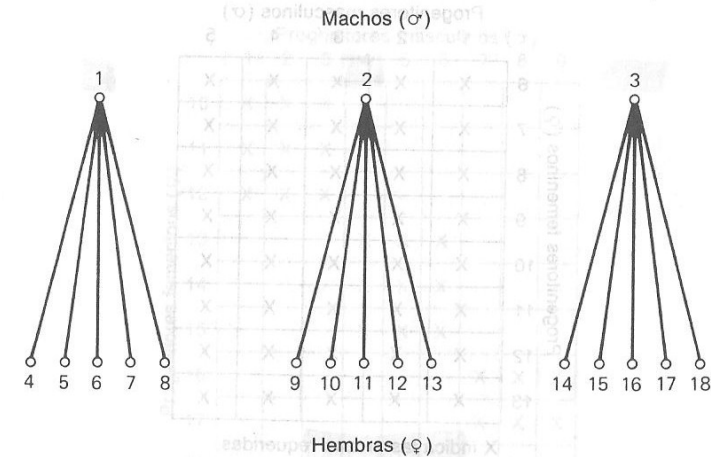


Figura 8.2 El diseño de apareamiento anidado o jerárquico es un diseño de polinización controlada que se ha utilizado en árboles forestales. En el esquema, los individuos masculinos 1, 2 y 3 se utilizan como el sexo menos numeroso, y cada uno de ellos se cruza con cinco progenitores femeninos distintos.

Diseño factorial. El *diseño factorial* es aquel en el cual los miembros de un sexo (en el caso de especies monoicas, el sexo "es asignado") se cruzan en todas las combinaciones con varios miembros del otro sexo (figura 8.3). La forma más común en que este diseño se ha utilizado en dasonomía es cuando de cuatro a seis progenitores se designan como probadores y se cruzan con todos los demás progenitores de la población bajo prueba. Por lo tanto, el diseño factorial se conoce también como el *diseño del probador*.

El diseño factorial es muy útil para efectuar pruebas de progenie, ya que los valores de cruzamiento pueden estimarse para todos los genotipos de la población bajo prueba. Permite también hacer una estimación razonable de los componentes de la varianza y de las heredabilidades. Puede estimarse también la aptitud combinatoria específica de las cruza reales que se hacen. Una desventaja de este diseño es que el número de progenie no emparentada que puede utilizarse como progenitores para la siguiente generación está limitado por el número de progenitores utilizados como probadores. Si se utilizaran cinco probadores (como en la figura 8.3), sólo podrían producirse cinco familias no emparentadas sin importar el número de progenitores utilizados en el programa de cruzamientos.

Una derivación del esquema de cruzamiento factorial es el *diseño factorial desconectado*. En este diseño, la población en mejoramiento se divide en varios grupos de progenitores y un diseño de apareamiento factorial se utiliza en cada grupo. Por ejemplo, los 18 progenitores mostrados en la figura 8.3 pueden dividirse en tres grupos de seis progenitores, y en cada grupo utilizar factoriales que abarquen tres progenito-

Progenitores femeninos (♀)	Progenitores masculinos (♂)				
	1	2	3	4	5
6	X	X	X	X	X
7	X	X	X	X	X
8	X	X	X	X	X
9	X	X	X	X	X
10	X	X	X	X	X
11	X	X	X	X	X
12	X	X	X	X	X
13	X	X	X	X	X

X indica las cruzas requeridas.

Figura 8.3 Con el diseño de apareamiento factorial, los progenitores de un sexo se cruzan con varios miembros del otro sexo. A este diseño a veces se le llama *diseño del probador* cuando, como se muestra en el esquema, unos pocos miembros de un sexo se utilizan como probadores y se cruzan con todos los demás progenitores de la población.

res que funcionen como progenitores masculinos y tres como progenitores femeninos. Esto se muestra esquemáticamente en la figura 8.4. Los dialelos desconectados tienen la ventaja de aumentar al máximo (si se utilizan números iguales de individuos masculinos y femeninos) el número de familias no emparentadas que se producen, al mismo tiempo que mantienen a niveles aceptables el número de cruzas que deben hacerse. En consecuencia, si la selección es el objetivo principal de la prueba, el factorial desconectado es el diseño de apareamiento más apropiado. No es tan eficaz como el diseño del probador en lo que respecta a la prueba de progenie, ya que los individuos de los distintos grupos se cruzan con diferentes progenitores, por lo que las estimaciones de la aptitud combinatoria general se verán favorecidas al grado de que la calidad genética de los progenitores diferirá de grupo en grupo. Esto deja de ser un problema si se incluyen más progenitores en cada grupo.

Apareamiento de un solo par. En el esquema de *apareamiento de un solo par*, cada progenitor se cruza con otro miembro de la población (figura 8.5); esto permite obtener el número máximo de familias no emparentadas en cada generación utilizando el menor número de cruzas. Su uso permite mantener el tamaño de la población a un nivel grande y conveniente.

Progenitores femeninos (♀)	Progenitores masculinos (♂)								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
10	X	X	X						
11	X	X	X						
12	X	X	X						
13				X	X	X			
14			X	X	X				
15				X	X	X			
16							X	X	X
17							X	X	X
18							X	X	X

X indica las cruzas requeridas.

Figura 8.4 En el diseño de apareamiento factorial desconectado, la población bajo mejoramiento genético se divide en pequeños grupos y las cruzas factoriales se aplican a cada grupo. En el esquema se muestran tres factoriales desconectados que podrían utilizarse para una población en mejoramiento genético de 18 progenitores.

Las cruzas de un solo par no son apropiadas para practicar el aclareo genético de los huertos semilleros. Dado que cada progenitor participa en una sola craza, no es posible estimar la aptitud combinatoria general necesaria como base del aclareo genético. Asimismo, este diseño no puede utilizarse para estimar las varianzas genéticas aditiva y no aditiva. Si se han estimado previamente las aptitudes combinatorias generales de los progenitores mediante otros tipos de pruebas genéticas, las cruzas de un solo par con progenitores genéticamente probados serán útiles en un programa de mejoramiento genético para producir poblaciones donde se efectúe la selección de generación avanzada.

Dialéctico completo. El sistema de apareamiento más completo con que se cuenta es el *dialéctico completo*, en el cual cada progenitor se cruza con los otros progenitores en cualquier combinación, incluyendo cruzas recíprocas. Las *cruzas recíprocas* son dos cruzas que incluyen a dos progenitores y en las cuales, en la primera craza, el primer progenitor se utiliza como individuo femenino y el segundo progenitor como individuo masculino; en la segunda craza, el segundo progenitor se utiliza como indi-

		Progenitores masculinos (σ)									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Progenitores femeninos (ϕ)	1		X								
	2										
	3				X						
	4										
	5						X				
	6										
	7								X		
	8										
	9										X
	10										

X indica las cruzas requeridas.

Figura 8.5 El esquema de apareamiento de un par requiere que cada progenitor se cruce con otro progenitor de la población. En el esquema, 10 progenitores se han cruzado de acuerdo con este modelo de apareamiento, y para ello se requirieron cinco cruzas. En el ejemplo que aquí se muestra, se supone que la especie es monoica y que los progenitores pueden utilizarse ya sea como individuos masculinos o femeninos en el esquema de cruzamiento.

viduo femenino y el primero como individuo masculino. Las cruzas recíprocas pueden esquematizarse como: $A \phi \times B \sigma$, $B \phi \times A \sigma$. En la figura 8.6 se muestra un diseño dialélico completo que incluye 10 progenitores.

El diseño dialélico completo da información acerca de la aptitud combinatoria general de todos los progenitores, de la aptitud combinatoria específica de todas las cruzas y del componente de la varianza; produce también el número máximo de familias no emparentadas disponibles para la futura selección. Así, podría parecer que éste es el diseño ideal de apareamiento. Sin embargo, una de las principales desventajas de este diseño es que el gran número de cruzas requeridas lo hace costoso y tardado, especialmente cuando se incluyen grandes números de progenitores. Además, suelen no haber suficientes estructuras reproductivas para llevarlo a cabo. Por ejemplo, un diseño dialélico completo que incluyera $n = 10$ progenitores (como en la figura 8.6) requeriría $n^2 = 10^2 = 100$ cruzas separadas. Un diseño del mismo tipo que incluyera

		Progenitores masculinos (σ)									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Progenitores femeninos (ϕ)	1	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
	2	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
	3	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
	4	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
	5	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
	6	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
	7	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
	8	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
	9	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
	10	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X

X indica las cruzas requeridas.

Figura 8.6 El esquema de cruzamiento dialélico completo requiere que todos los progenitores se crucen entre sí en todas las combinaciones, incluyendo autofecundaciones. El esquema dialélico completo de 10 progenitores que aquí se muestra requiere 100 cruzas.

200 progenitores, el cual es un tamaño de población más realista para mejoramiento, requeriría 40,000 cruzas. Como resultado, se han propuesto varias modificaciones de este diseño, las cuales están concebidas para disminuir el número de cruzas requeridas, pero también para mantener muchos de los atributos convenientes del sistema. Obviamente, los dialelos no pueden utilizarse en especies dioicas, puesto que el diseño requiere que los individuos sean utilizados tanto como progenitores masculinos como femeninos.

Dialélico medio Los *dialélicos medios* se asemejan en diseño a los dialélicos completos, excepto que no se llevan a cabo las cruzas recíprocas (y por lo general, tampoco las autofecundaciones). Un dialélico medio que incluyera 10 progenitores, excluyendo a las autofecundaciones, requeriría las cruzas mostradas por arriba y por abajo de la línea diagonal de la figura 8.6.

Los dialélicos medios proporcionan casi tanta información como los dialélicos completos, pero con menos de la mitad de costo y esfuerzo. Sin embargo, cuando se incluyen muchos progenitores se requiere todavía un gran número de cruzas. En un diseño dialélico medio de 200 progenitores, sin incluir las autofecundaciones, se requerirían

$n(n - 1)/2 = 19,900$ cruzas. Como resultado, rara vez se utilizan diseños dialélicos medios de gran tamaño en los programas de mejoramiento genético forestal, excepto para realizar estudios de naturaleza muy básica.

Dialélico parcial. Se han desarrollado otras modificaciones más útiles del sistema dialélico; éstas se conocen por lo general como diseños *dialélicos parciales*. En la figura 8.7 se muestra un tipo de diseño dialélico parcial, denominado por Wright (1976) es-

		Progenitores masculinos (σ)																		
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	
Progenitores femeninos (σ)	1		X	X						X	X	X							X	X
	2			X	X						X	X	X							X
	3				X	X						X	X	X						
	4					X	X					X	X	X						
	5						X	X					X	X	X					
	6							X	X					X	X	X				
	7								X	X					X	X	X			
	8									X	X					X	X	X		
	9										X	X					X	X	X	
	10	X										X	X					X	X	
	11	X	X										X	X						X
	12	X	X	X										X	X					
	13		X	X	X										X	X				
	14			X	X	X										X	X			
	15				X	X	X										X	X		
	16					X	X	X										X	X	
	17						X	X	X											X
	18							X	X	X										

X indica las cruzas requeridas.

Figura 8.7 Un diseño dialélico sistemático o progresivo es una modificación de un esquema dialélico completo en el que se hace que las cruzas caigan sobre diagonales particulares. En el esquema se ilustra un dialélico sistemático con 18 progenitores que incluyen a cada progenitor en 10 cruzas.

quema de apareamiento sistemático o progresivo. En este diseño se hace que las cruzas caigan en diagonales particulares. Las diagonales se eligen de modo que ningún progenitor participe en muchas cruzas. Este diseño tiene muchas de las ventajas de un dialélico completo o de un dialélico medio en el sentido de que permite el máximo número de cruzas no emparentadas, permite estimar la aptitud combinatoria general de cada progenitor, las varianzas genéticas aditiva y no aditiva y la aptitud combinatoria específica de una parte de las posibles combinaciones.

		Progenitores masculinos (σ)																		
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	
Progenitores femeninos (σ)	1	X	X	X	X	X														
	2		X	X	X	X														
	3			X	X	X														
	4				X	X														
	5					X	X													
	6						X	X												
	7							X	X											
	8								X	X										
	9									X	X									
	10										X	X								
	11											X	X							
	12												X	X						
	13													X	X					
	14														X	X				
	15															X	X			
	16																X	X		
	17																	X	X	
	18																		X	X

X indica las cruzas requeridas.

Figura 8.8 El esquema de apareamiento dialélico desconectado es una modificación del esquema dialélico completo, en el cual la población se divide en grupos y se realizan cruzas de dialélicos completos o medios en cada grupo. Los tres dialélicos medios desconectados de seis progenitores que aquí se muestran requerirían 45 cruzas.

Un segundo tipo de modificación del dialélico es el diseño *dialélico desconectado*, mostrado en la figura 8.8. En este diseño, los progenitores se dividen en pequeños grupos de 5 a 10 árboles y se hacen cruza dialélicas o dialélicas medias dentro de cada grupo. Por ejemplo, en la figura 8.8, la población en mejoramiento de 18 progenitores se ha dividido en tres grupos de seis individuos, y cada uno de estos tres grupos se ha cruzado en un diseño dialélico medio, excluyendo las autofecundaciones. El diseño dialélico desconectado conserva la mayoría de las ventajas de los dialélicos más completos pero, en general, disminuye el número de cruza requeridas. Por ejemplo, un dialélico completo que incluya 18 progenitores requiere $n^2 = 18^2 = 324$ cruza; un dialélico medio, excluyendo las autofecundaciones, con los mismos progenitores, requeriría $n(n-1)/2 = 153$ cruza. Los tres dialélicos medios desconectados de seis progenitores requerirían $n(n-1)/2 = (6 \times 5)/2 = 15$ cruza por dialélico, o bien $3 \times 15 = 45$ cruza para toda la población de 18 progenitores.

Sistemas de población múltiple

Un tipo de esquema de mejoramiento genético que se utiliza cada vez más entre los genetistas forestales, es el del mejoramiento genético de poblaciones múltiples. Éste no es realmente un diseño de apareamiento por sí mismo, puesto que puede incluir uno o varios de los diseños de apareamiento estudiados anteriormente. En el diseño de poblaciones múltiples, una gran población para mejoramiento genético se divide en varios grupos de cruzamiento más pequeños. El cruzamiento se hace sólo dentro de cada grupo y nunca se hace entre individuos de grupos diferentes, mucho menos provenientes de distintos huertos semilleros de producción. Una vez establecidos, los grupos de cruzamiento mantienen su integridad genética y los individuos seleccionados permanecen siempre en los mismos grupos de mejoramiento genético, sin importar si son selecciones de primera o segunda generación o de generaciones más avanzadas. La endogamia ocurre rápidamente dentro de los grupos debido a su pequeño tamaño. Los grupos de cruzamiento contienen por lo general hasta 25 individuos. Para satisfacer las necesidades y restricciones del genetista forestal se pueden seleccionar diseños de apareamiento específicos dentro de los grupos.

Uno de los usos del cruzamiento de poblaciones múltiples es el de "sublíneas", un sistema desarrollado para evitar permanentemente la endogamia en los huertos semilleros de producción (van Buijtenen, 1976; Burdon y colaboradores, 1977; Namkoong, 1977). En este sistema se forman numerosos grupos pequeños de cruzamiento. Aunque la endogamia ocurre pronto dentro de los grupos, se establecen huertos semilleros de producción que sólo utilizan al mejor individuo de cada grupo de cruzamiento. Para asegurar una base genética adecuada en el huerto, se requieren varios grupos. Utilizar sólo un árbol de cada grupo en el huerto semillero de producción asegura el cruzamiento libre para producir una cantidad comercial de semillas.

Se han desarrollado sistemas de cruzamiento genético por sublíneas para varias especies importantes de árboles, incluyendo el nogal "black" (McKeand, 1982) y el pino "loblolly" (van Buijtenen y Lowe, 1979). En la figura 8.9 se muestra un ejemplo del esquema de cruzamiento por sublíneas propuesto para el nogal "black" y que in-

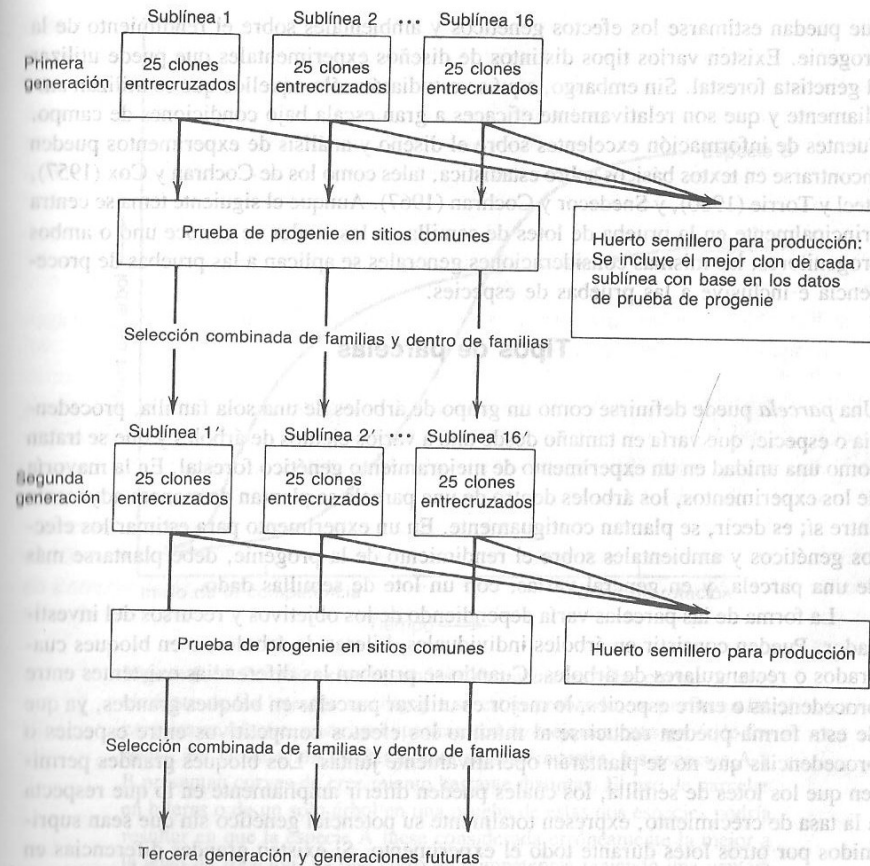


Figura 8.9 Las sublíneas se han propuesto como un sistema de mejoramiento genético para varias especies de árboles forestales. El esquema mostrado para el nogal "black" abarca 16 sublíneas, cada una de las cuales está formada por 25 clones (McKeand y Beineke, (1980).

cluye 16 grupos de cruzamiento, cada uno con 25 progenitores. Existen varios problemas relacionados con el uso de sublíneas. El primero es la dificultad para seleccionar el mejor árbol de cada grupo, ya que se han realizado cantidades variables de cruza emparentadas. Asimismo, es probable que los árboles endogámicos utilizados en el huerto semillero para producción de algunas especies sean de crecimiento lento y produzcan pocas estructuras reproductivas.

DISEÑOS EXPERIMENTALES

Una vez que se ha obtenido la progenie deseada, el siguiente paso de la prueba genética es sembrar los lotes de semillas en el vivero, invernadero o en el campo, de modo

que puedan estimarse los efectos genéticos y ambientales sobre el rendimiento de la progenie. Existen varios tipos distintos de diseños experimentales que puede utilizar el genetista forestal. Sin embargo, aquí se estudiarán sólo aquellos que se utilizan ampliamente y que son relativamente eficaces a gran escala bajo condiciones de campo. Fuentes de información excelentes sobre el diseño y análisis de experimentos pueden encontrarse en textos básicos sobre estadística, tales como los de Cochran y Cox (1957), Steel y Torrie (1960), y Snedecor y Cochran (1967). Aunque el siguiente tema se centra principalmente en la prueba de lotes de semilla en los cuales se conoce uno o ambos progenitores, las mismas consideraciones generales se aplican a las pruebas de procedencia e inclusive a las pruebas de especies.

Tipos de parcelas

Una *parcela* puede definirse como un grupo de árboles de una sola familia, procedencia o especie, que varía en tamaño desde uno a varios cientos de árboles y que se tratan como una unidad en un experimento de mejoramiento genético forestal. En la mayoría de los experimentos, los árboles dentro de una parcela se plantan de manera adyacente entre sí; es decir, se plantan contiguamente. En un experimento para estimar los efectos genéticos y ambientales sobre el rendimiento de la progenie, debe plantarse más de una parcela, y en general varias, con un lote de semillas dado.

La forma de las parcelas varía dependiendo de los objetivos y recursos del investigador. Pueden consistir en árboles individuales, hileras de árboles, o en bloques cuadrados o rectangulares de árboles. Cuando se prueban las diferencias existentes entre procedencias o entre especies, lo mejor es utilizar parcelas en bloques grandes, ya que de esta forma pueden reducirse al mínimo los efectos competitivos entre especies o procedencias que no se plantarán operativamente juntas. Los bloques grandes permiten que los lotes de semilla, los cuales pueden diferir ampliamente en lo que respecta a la tasa de crecimiento, expresen totalmente su potencial genético sin que sean suprimidos por otros lotes durante todo el experimento. Si existen grandes diferencias en los patrones de crecimiento y se utilizan parcelas de árboles individuales o de hileras de árboles, los lotes de semilla más grandes y más vigorosos, al momento de iniciarse la competencia entre los árboles durante la prueba, pueden suprimir e incluso matar finalmente a los lotes de semilla adyacentes menos vigorosos; por lo que los lotes de semilla que crecen libremente se desarrollan con un mínimo de competencia. Esto da como resultado diferencias exageradas entre los lotes de semilla, cuando el que muestra un patrón de crecimiento lento no tiene oportunidad de expresar su potencial genético. En el ejemplo hipotético mostrado en la figura 8.10, el uso de parcelas consistentes en árboles individuales o hileras de los mismos podría dar la impresión que la especie A es la mejor a la edad de rotación, debido a que al iniciarse la competencia es de mayor tamaño que la especie B de crecimiento inicial lento y la cual sería en realidad más grande a la edad de rotación si no hubiera sido reprimida. Cuando el objetivo es estimar el rendimiento de ganancias genéticas por unidad de área, las parcelas en bloques grandes son el único tipo que debe utilizarse, sin importar si los lotes de semilla son o no especies, procedencias, familias de polinización libre o controlada, o bien clo-

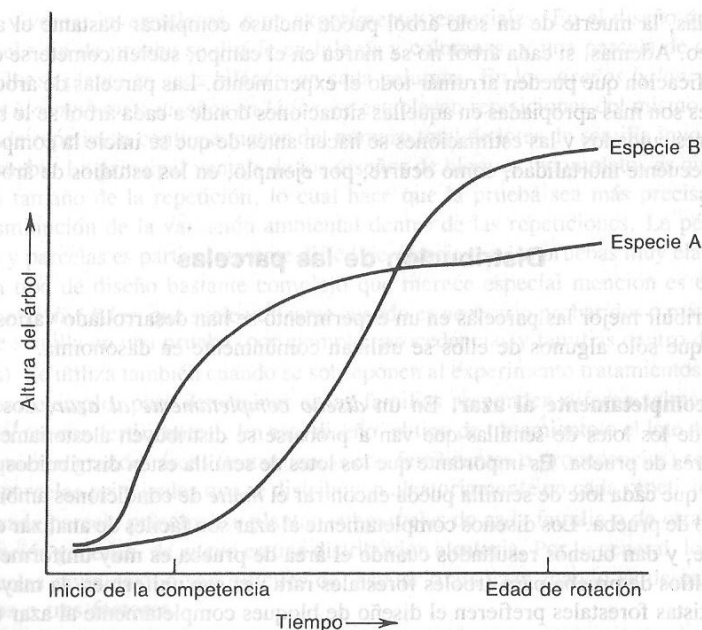


Figura 8.10 Cuando existen grandes diferencias entre las curvas de crecimiento de los lotes de semilla que se están probando, se prefieren las parcelas en bloques para los experimentos de mejoramiento genético forestal. En la situación hipotética que aquí se muestra, las especies A y B presentan curvas de crecimiento bastante distintas. El uso de parcelas en hileras o de un solo árbol en una prueba de estas dos especies podría resultar en que la especie A fuese considerada erróneamente la mejor a la edad de rotación, ya que entró en competencia teniendo una ventaja de crecimiento sobre la especie B. Esta última no habría tenido la oportunidad de expresar su potencial genético.

nes. Cuando se utilizan parcelas en bloques, la hilera exterior de árboles de cada parcela se considera en general como una hilera límite, por lo que las estimaciones se hacen sólo en los árboles del interior. Para probar materiales que se cultivarán operativamente juntos, la regla a seguir es utilizar parcelas en bloques. Por ejemplo, rara vez se entremezclarían procedencias (o especies); éstas se utilizarían como discretas, mientras que las plántulas de clones individuales de un huerto semillero normalmente se plantarían juntas.

Las parcelas consistentes en hileras de árboles suelen utilizarse para probar diferencias genéticas entre familias de polinización libre y controlada. En algunos casos, se utilizan parcelas de árboles individuales; estadísticamente, las parcelas de árboles individuales suelen ser el tipo más eficiente. Sin embargo, cuando se utiliza este tipo

de parcelas, la muerte de un solo árbol puede incluso complicar bastante el análisis estadístico. Además, si cada árbol no se marca en el campo, suelen cometerse errores de identificación que pueden arruinar todo el experimento. Las parcelas de árboles individuales son más apropiadas en aquellas situaciones donde a cada árbol se le brindan los mejores cuidados y las estimaciones se hacen antes de que se inicie la competencia y la subsecuente mortalidad, como ocurre, por ejemplo, en los estudios de árboles de Navidad.

Distribución de las parcelas

Para distribuir mejor las parcelas en un experimento se han desarrollado varios métodos, aunque sólo algunos de ellos se utilizan comúnmente en dasonomía.

Diseño completamente al azar. En un *diseño completamente al azar*, dos o más parcelas de los lotes de semillas que van a probarse se distribuyen aleatoriamente por toda el área de prueba. Es importante que los lotes de semilla estén distribuidos al azar, de modo que cada lote de semilla pueda encontrar el *límite* de condiciones ambientales en el sitio de prueba. Los diseños completamente al azar son fáciles de analizar estadísticamente, y dan buenos resultados cuando el área de prueba es muy uniforme. Dado que los sitios de prueba para árboles forestales rara vez son uniformes, la mayoría de los genetistas forestales prefieren el diseño de bloques completamente al azar (que se estudia a continuación) en vez de los diseños completamente al azar.

Diseño de bloques completamente al azar. En esta clase de diseño experimental, cada familia o lote de semilla está representado por una sola parcela en una subunidad de prueba denominada *repetición* o *bloque*. Para cada prueba se establecen varias repeticiones, y las parcelas se distribuyen aleatoriamente dentro de cada repetición. Los objetivos de la experimentación en bloques son: ajustar estadísticamente las diferentes condiciones ambientales en el sitio de prueba y asegurar que los miembros de un lote de semilla sean expuestos a la gama total de ambientes dentro del área de prueba. Las diferencias que ocurren entre las réplicas indican el grado de variación ambiental y pueden ajustarse estadísticamente, de modo que puedan estimarse las diferencias genéticas.

Los *diseños de bloques completamente al azar* se utilizan con más frecuencia que cualquier otro tipo de diseño en la actividad del mejoramiento de árboles. El establecimiento de pruebas utilizando este diseño es relativamente directo, y el análisis es relativamente simple. La precisión estadística es mayor que la del diseño completamente al azar, ya que las diferencias ambientales (diferencias entre los bloques) pueden separarse de los efectos causados por la variación genética de y dentro de familias.

Otros diseños. Otros diseños de prueba estadísticamente más precisos son utilizados por los genetistas forestales; sin embargo, no resultan fáciles de poner en práctica, mantener y analizar en situaciones de campo, donde es difícil mantener un control. Estos diseños más elaborados se utilizan generalmente en situaciones especiales, tales como ca-

mas de viveros, invernaderos, o en experimentos especiales. En el diseño de *cuadro latino*, el sitio de prueba se divide en hileras y columnas, y una parcela de cada lote de semilla se planta en cada hilera y en cada columna. En los *diseños balanceados de bloques incompletos* o *diseños en látice* se establecen repeticiones del mismo tamaño, pero cada repetición contiene menos del número total de lotes de semilla involucrados en la prueba. La principal ventaja de los diseños de bloques incompletos es que disminuye el tamaño de la repetición, lo cual hace que la prueba sea más precisa debido a la disminución de la variación ambiental dentro de las repeticiones. La pérdida de árboles y parcelas es particularmente difícil de manejar en las pruebas muy elaboradas.

Un tipo de diseño bastante complejo que merece especial mención es el *diseño de parcelas divididas*, que suele utilizarse cuando es necesario probar dos o más tipos de lotes de semilla en una prueba (por ejemplo, procedencias y familias dentro de procedencias). Se utiliza también cuando se sobreponen al experimento tratamientos ambientales (por ejemplo, para determinar si las familias responden diferencialmente a los tratamientos con fertilizantes). En este diseño, el tipo de tratamiento o el lote de semilla que requieren grandes áreas (tratamientos con fertilizantes o procedencias) se establecen en parcelas principales que se distribuyen aleatoriamente en cada repetición. Dentro de cada parcela principal se plantan subparcelas de cada familia o de otras fuentes de variación genética, de nuevo en una distribución aleatoria. Por lo general, los diseños de parcelas divididas no son difíciles de instalar o analizar cuando se desean probar sólo dos o tres factores.

Procedimientos de prueba

Sin importar el tipo de diseño experimental utilizado, el éxito de una prueba genética depende en gran medida de la capacidad del genetista forestal para establecer adecuadamente la prueba en el campo y mantenerla intacta durante todo el experimento. Muchos de los factores involucrados en la instalación adecuada en el campo son tanto un arte como una ciencia, y suelen ser de naturaleza no estadística. Aun cuando el diseño experimental sea potencialmente preciso desde el punto de vista estadístico, si se instala o mantiene inadecuadamente los resultados no serán satisfactorios. No hay forma alguna de corregir una prueba mal establecida. En experimentos forestales de campo, no son raras las pérdidas de árboles individuales y en ocasiones de porciones o la totalidad de la parcela. Las catástrofes ocasionadas por el ambiente o por plagas y los varios años que es necesario conservar los experimentos, hacen que las pruebas raramente lleguen a término como fueron establecidas.

Existen varios factores que aseguran la instalación y mantenimiento adecuados de una prueba. Dado que la mayoría de las pruebas genéticas utilizan diseños de bloques completamente al azar, el tema que sigue se centrará en el uso adecuado de este diseño.

Selección de los sitios de prueba. Una regla elemental pero muy importante al seleccionar los sitios de prueba, es que las pruebas genéticas deben efectuarse en sitios que sean representativos de los suelos que van a reforestarse con la línea mejorada que se está valorando. Por ejemplo, si la mayor parte del suelo que va a cultivarse es de natu-