

# Selección y cruzamiento para obtener resistencia a enfermedades, insectos y ambientes adversos

## ENEMIGOS DEL BOSQUE: CONCEPTOS GENERALES

Introducción

### NECESIDAD DE ÁRBOLES RESISTENTES

### MEJORAMIENTO GENÉTICO PARA OBTENER

### RESISTENCIA A LAS PLAGAS

### PLAGAS Y MANEJO INTENSIVO DEL BOSQUE

### PLAGAS Y ESPECIES EXÓTICAS

### CÓMO PROCEDER EN EL MEJORAMIENTO GENÉTICO

### PARA OBTENER RESISTENCIA A LAS PLAGAS

### SELECCIÓN DE ÁRBOLES RESISTENTES

### ENFERMEDADES

Generalidades

Mejoramiento genético de árboles resistentes a las enfermedades

¿Qué es lo que origina la resistencia a las enfermedades?

Beneficios aportados por el mejoramiento genético de la resistencia

### INSECTOS

Generalidades

Resistencia a los insectos

### PLAGAS DIVERSAS

Generalidades

Algunas plagas diferentes

### CONTAMINACIÓN ATMOSFÉRICA Y LLUVIA ÁCIDA

Generalidades

Daños causados por humos

Lluvia ácida

### AMBIENTES ADVERSOS

### BIBLIOGRAFÍA

Uno de los objetivos más importantes del mejoramiento genético forestal es reducir los daños causados por enfermedades y plagas de insectos y producir líneas de árboles particularmente bien adaptadas para crecer en ambientes adversos. El lograrlo o no significa la diferencia entre un bosque productivo y el fracaso en producir una cosecha económicamente viable. No importa qué clase de beneficios podrían resultar del mejoramiento genético forestal; a menos que los árboles producidos se desarrollen libremente sin daño o mortalidad excesivos causados por plagas o ambientes adversos, sólo podrán obtenerse ganancias limitadas a partir de las prácticas dasonómicas.

En fitopatología y entomología, se han adoptado posturas inflexibles y algunas veces indiscutibles con respecto al uso de los términos *tolerancia*, *resistencia* e *inmunidad*. En este libro el término *resistencia* se utilizará para indicar la capacidad de los árboles para crecer y desarrollarse normalmente aun cuando sean atacados por plagas o estén sujetos a ambientes adversos. Algunos prefieren el término *tolerancia* debido a que muchas personas suponen que la resistencia indica una falta total de daño. Sin embargo, esto último se denomina adecuadamente *inmunidad*. No hay posibilidades de obtener genéticamente líneas de árboles inmunes *que no sean afectadas del todo por las plagas o ambientes adversos; sólo pueden desarrollarse árboles que puedan tolerar las plagas a fin de que sean más productivos. Algunos fitopatólogos utilizan el término tolerancia* para indicar específicamente el grado al cual un árbol puede crecer en presencia de una plaga o en un ambiente adverso reteniendo a pesar de ello su valor económico.

Conforme las actividades dasonómicas se intensifican y aumentan los requerimientos para los productos agrícolas, los forestales encuentran que sus operaciones se trasladan de los mejores sitios a áreas que comúnmente son marginales o submarginales para desarrollar cultivos de árboles con valor económico. Si las actividades dasonómicas se van a extender, incluso para retener el área ya utilizada, los árboles deben cultivarse provechosamente en algunos sitios que originalmente se les había considerado como muy pobres y por lo tanto de poco valor para la producción forestal. Muchos genetistas forestales están ahora concentrando sus esfuerzos en el desarrollo de árboles adecuados para sitios marginales en vez del mejoramiento de árboles que ya están adaptados para crecer en buenos sitios.

Cuando se combina con un buen manejo del bosque, el mejoramiento genético para obtener resistencia a las enfermedades y a las plagas de insectos y para lograr una mejor adaptabilidad a los ambientes adversos, ha demostrado que es muy factible, y ya se han registrado algunos logros importantes. Por ejemplo, el costo total de los programas de mejoramiento genético a gran escala en la región de pinos al sur de los Estados Unidos probablemente se recuperará a partir de una mayor producción, resultado de los procesos de selección y mejoramiento genético para obtener resistencia a sólo una enfermedad, la roya fusiforme (*Cronartium quercuum* f.sp. *fusiforme*). Este logro permitirá manejar exitosamente los pinos de muchos millones de acres, en sitios donde la enfermedad es tan frecuente que anteriormente eran considerados inconvenientes para llevar a cabo operaciones forestales en pinos.

Las enfermedades y las plagas de insectos son siempre un problema para las empresas forestales. A medida que el manejo del bosque se haga más intensivo, parecerá

que las pérdidas son más frecuentes. Este *incremento aparente* es en parte el resultado de una observación más detallada por el forestal, así como también de un mayor interés por las plagas y sus efectos sobre el manejo intensivo del bosque. En este caso, las enfermedades y los ataques por plagas de insectos que originalmente fueron ignorados o considerados como problemas menores rápidamente adquirieron una gran importancia. Un buen ejemplo es el impacto del ácaro rojo sobre los pinos del sur. En el pasado, esta plaga difícilmente era observada en plantaciones o rodales naturales, pero ahora se le considera como un importante problema en los injertos de los huertos semilleros y, hasta cierto grado, en los árboles jóvenes utilizados en las pruebas genéticas.

En ocasiones, la incidencia de plagas aparentemente mayor es un *incremento real* que resulta de un manejo más intensivo del bosque. Un buen ejemplo es la roya fusiforme en *P. taeda*; esta enfermedad se torna progresivamente más seria cuando los métodos de manejo del bosque, como la preparación del sitio, se intensifican, o bien cuando se utilizan fertilizantes nitrogenados (Miller, 1977).

Otra razón del aumento de plagas en el manejo intensivo del bosque, es el establecimiento de árboles con genotipos limitados en grandes áreas contiguas. Aunque este aspecto a veces se acentúa demasiado, es importante en los programas de mejoramiento genético forestal. Las grandes plantaciones de una sola especie no plantean un riesgo importante de pérdida, a menos que los genotipos utilizados sean tan uniformes que resulte un verdadero monocultivo. Este riesgo fue subrayado por Heybroek (1980), quien demostró las ventajas de mezclar los genotipos para disminuir los ataques por plagas. La mezcla de genotipos debe hacerse minuciosamente, pero sólo da buenos resultados si se conocen detalladamente el hospedero y el parásito. Cuando se utilizan para la plantación operativa propágulos vegetativos de fuentes genéticas limitadas, existe un riesgo especial de daño por plagas. La propagación vegetativa por sí misma no constituye un riesgo si se asegura una base genética bastante amplia mediante el uso de varios genotipos distintos.

Por lo general, la cantidad real de diversidad genética existente en los árboles forestales se subestima. Las poblaciones de árboles casi siempre son bastante heterogéneas genéticamente, tanto entre los rodales como entre los árboles de un rodal. Los estudios recientes indican que los árboles forestales presentan la mayor variabilidad de todas las plantas (Conkle, 1979) o, de hecho, de cualquier organismo. Es de esperarse que exista una gran tolerancia a plagas y condiciones adversas, puesto que un árbol es perenne y debe sobrevivir durante muchos años, además de reproducirse bajo diferentes condiciones de crecimiento y ataques por plagas en un mismo año y de un año a otro. Aun cuando es posible establecer un bosque con individuos provenientes en su totalidad de unos cuantos progenitores de un huerto semillero, la heterocigosidad de los árboles progenitores y las recombinaciones genéticas darán como resultado un rodal de árboles heterogéneos.

Las especies de árboles difieren ampliamente en sus capacidades para resistir diferentes plagas o ambientes. Incluso, los rametos de un clon en una plantación reproducida vegetativamente (donde cada individuo posee el mismo genotipo) pueden contener varios genes de resistencia. Existe el riesgo de producir plantaciones clonales del mismo ge-

notipo, ya que todos los rametos del clon tienen el mismo juego de genes de resistencia. Cuando dichos genes son superados o excedidos pueden producirse pérdidas catastróficas, ya que todos los individuos de la plantación son susceptibles a la plaga o al ambiente adverso.

En un programa intensivo de mejoramiento genético forestal, como en toda actividad forestal, *siempre* existe una relación directa entre *la ganancia obtenible y el riesgo enfrentado para obtener mayores ganancias*. Esto es especialmente evidente cuando intervienen en el proceso plagas o ambientes adversos. Constantemente deben tomarse decisiones relativas a la opción de obtener mayores ganancias mediante el uso de genotipos similares o de mejores árboles junto con un manejo más intensivo de los bosques; así como con respecto al riesgo posiblemente mayor de ataques por plagas o pérdidas causadas por ambientes adversos. Sólo cuando se utilizan líneas de árboles resistentes (o tolerantes), la dasonomía puede acercarse a la producción óptima de los productos deseados, y hacer así su contribución plena a la sociedad. La completa obtención de ganancias por el uso de árboles resistentes sólo puede ocurrir si las actividades de mejoramiento genético forestal y manejo del bosque están sincronizadas con el control de plagas. Este tipo de actividad es particularmente crucial para el éxito de la dasonomía exótica.

Comparativamente con la mayoría de los cultivos, en árboles forestales hay más libertad con respecto a qué cantidad de uniformidad genética puede tolerarse para obtener mayores ganancias, lo cual también está relacionado con el posible mayor riesgo de sufrir pérdidas por plagas o ambientes adversos. Esto se debe a la oportunidad que tiene el genetista de lograr a través del mejoramiento genético de los árboles la disminución de la base genética que controla las características económicas, mientras que al mismo tiempo la amplía en lo que respecta a las características de adaptabilidad y resistencia a las plagas. Esto es posible debido a que los sistemas genéticos que controlan estas características son por lo general independientes. Por ejemplo, es factible desarrollar árboles de fuste recto que sean tolerantes al frío, la sequía o el exceso de humedad. La oportunidad de combinar independientemente ambos tipos de características es un gran beneficio para el genetista forestal.

Por lo general, existe una resistencia genética considerable a la mayoría de las plagas y condiciones adversas en los árboles forestales, si bien algunos problemas son mucho más fáciles de resolver que otros. Zsuffa (1975) piensa que la aplicación de la genética es una herramienta poderosa para controlar los insectos y enfermedades de los árboles forestales. Señala que la mayoría de los estudios genéticos se han enfocado hacia los árboles hospederos, pero que debe estudiarse también la genética de la plaga. Un buen ejemplo es el caso de la roya fusiforme en los pinos "slash" y "loblolly", acerca de los cuales Dinus y colaboradores (1975) han estudiado las diferencias en las estrategias de mejoramiento genético que se hacen necesarias por la variabilidad del patógeno. Existen casos donde la especie hospedera muestra una variabilidad limitada, como ocurre en el pino "red" (*P. resinosa*); el valor que tiene el mejoramiento genético para obtener resistencia a las plagas en esta especie ha sido cuestionado (Nicholls, 1979).

Los aspectos de resistencia a las plagas y mayor adaptabilidad a los ambientes adversos son vastos y complejos. Numerosos libros y simposios relacionados con cada

uno de aquéllos se han llevado a cabo. En este capítulo se citarán algunos de los muchos estudios y logros en el mejoramiento genético. Dada su importancia, año con año se dedica más esfuerzo a los aspectos de tolerancia (resistencia) a las plagas o adaptabilidad. No hay duda alguna acerca de la importancia y necesidad del mejoramiento genético para obtener árboles forestales resistentes a las plagas y ambientes adversos (Zobel, 1980b).

## ENEMIGOS DEL BOSQUE: CONCEPTOS GENERALES

### Introducción

Existen muchos tipos de enemigos del bosque, que van desde insectos y enfermedades hasta el hombre. Por conveniencia, se dividirán en cuatro categorías: *enfermedades, insectos, factores ambientales y plagas diversas*. La última categoría incluye todos los tipos de organismos, como animales, parásitos, muérdagos, etc. Algunos problemas que se enfrentan en el manejo del bosque y para los cuales puede desarrollarse resistencia, no se ajustan completamente a ninguna categoría; es decir, dañan como parte del ambiente, pero suelen ser causados *artificialmente*, con frecuencia por el hombre. Sus efectos y patrones de daño pueden ser similares a los causados por las plagas; por lo tanto, puede desarrollarse mejoramiento genético para obtener una mayor adaptabilidad y resistencia a ellos. La contaminación del aire y la lluvia ácida son ejemplos de esta categoría de pseudoplagas. Es evidente que lo anterior es una categorización arbitraria y no totalmente aceptable, pero será útil para estudiar los enemigos del bosque.

Algunas veces se ha expresado el temor de que "las plagas nos derrotarán" y si se toman medidas para desarrollar resistencia, la situación sólo empeorará; algunas personas piensan que sería mejor no hacer nada. Tales actitudes negativas son erróneas, ya que cualquier bosque, manejado o no, será atacado por plagas que deben ser controladas en una u otra forma si se desean obtener rendimientos óptimos. De la misma manera que en cualquier cultivo, cuando se aplican prácticas dasonómicas intensivas, aparecen o repentinamente adquieren gran importancia plagas "nuevas"; con frecuencia, esta importancia está dada no porque realmente sean nuevas, sino porque anteriormente no habían sido observadas detalladamente. La preparación, cultivo, aclareo y fertilización intensivos del sitio a veces producen árboles que se tornan más susceptibles a las plagas, pero en otras ocasiones se observa el resultado opuesto y los árboles cultivados intensivamente se hacen más resistentes a aquéllas. Un buen ejemplo de esto último son los escarabajos descortezadores del pino; los rodales sanos y bien cuidados son más resistentes a los insectos que los bosques de edad avanzada, fuera de sitio o con densidad excesiva.

## NECESIDAD DE ÁRBOLES RESISTENTES

Cualquier programa de mejoramiento genético de árboles forestales es muy prolongado y costoso. Por tanto, ¿por qué dedicar tanto tiempo y dinero al control de las plagas

a través del desarrollo de resistencia, en vez de utilizar el control dasonómico, químico o biológico? El que se haga o no el mejoramiento genético para obtener resistencia a las plagas depende de la disponibilidad y conveniencia de otros métodos de control de plagas.

El concepto se ilustrará después, utilizando a la roya fusiforme y a *Fomes* como ejemplos. En general, no debería intentarse desarrollar un pino resistente a la roya fusiforme en el vivero; las aspersiones del vivero con fungicidas son tan sencillas, eficaces y económicas que constituyen el método de control preferido. Sin embargo, en plantaciones forestales la roya no puede controlarse eficazmente mediante productos químicos. Se ha sugerido que medidas tales como reducir la presencia del hospedero alterno pueden aplicarse y serían útiles (Squillace y Wilhite, 1977); empero, no se cuenta aún con ningún método práctico o seguro para controlar eficazmente al roble hospedero en las grandes plantaciones forestales. Por lo tanto, si se desea controlar exitosamente la roya fusiforme del pino en las grandes plantaciones, el único método conveniente es lograr el mejoramiento genético para obtener resistencia a dicha enfermedad. El pino presenta una gran variabilidad en la susceptibilidad a la enfermedad, y la herencia de resistencia es de tal magnitud que resulta relativamente fácil desarrollar líneas resistentes útiles (Kinloch y Zoerb, 1971). La plaga también varía genéticamente, pero aunque esto complica el problema de aplicar el mejoramiento genético para desarrollar resistencia, existe todavía la posibilidad de obtener buenas ganancias.

Continuando con el ejemplo de la roya fusiforme, se ha encontrado que las prácticas dasonómicas mejoradas tales como preparación, fertilización y cultivo del sitio, que actualmente se utilizan para aumentar el crecimiento y rendimiento del árbol en los pinos del sur de Estados Unidos, propician una mayor incidencia de dicha enfermedad (Miller, 1977). La necesidad de controlar la roya fusiforme y con ello el desarrollo de resistencia a través del mejoramiento genético, han aumentado a medida que el manejo del bosque se ha vuelto "mejor". Muchos investigadores están convencidos de que sin el uso de líneas o especies genéticamente resistentes en las áreas de mayor incidencia de roya en el sureste de los Estados Unidos, el crecimiento potencialmente mayor que resulta de un mejor manejo del bosque sería más que igualado por las mayores pérdidas causadas por el ataque incrementado de la enfermedad derivado del manejo intensivo del bosque.

En contraste con la roya fusiforme, la pudrición de la raíz causada por *Fomes anosus*<sup>1</sup> parece ser una importante plaga de amplia distribución ante la cual el mejoramiento genético para obtener resistencia no será fácil o de mucho valor. Aunque se han logrado algunos avances en el mejoramiento genético para obtener resistencia a este hongo, los principales mecanismos de control son a través del manejo dasonómico y de las especies. Por ejemplo, se ha logrado en general un control razonable de este hongo a través de adecuadas prácticas dasonómicas y un buen manejo del rodal, incluyendo el uso de bórax y hongos competidores en el tocón además de aclareo durante el período de menor dispersión de las esporas.

<sup>1</sup>Este hongo recibe ahora el nombre de *Heterobasidium annosum*.

Aunque el desarrollo de líneas resistentes es costoso y requiere habilidades especiales y mucho tiempo, tiene la ventaja de que una vez obtenida, la resistencia es relativamente permanente, por lo que puede incorporarse más resistencia. El costo a largo plazo del manejo de la enfermedad es en general menor con el mejoramiento genético que con controles directos, ya que los costos de los últimos suelen repetirse, en ocasiones varias veces a lo largo de una rotación. Un buen ejemplo es *Dothistroma* en *P. radiata*. Varios estudios han indicado que existe una resistencia razonable a la enfermedad (Carson, 1977). A pesar de esto, algunas empresas han decidido controlar a *Dothistroma* mediante aspersiones con un fungicida de cobre durante el período más susceptible del ciclo de vida de la plantación, en vez de incluir la resistencia a dicha plaga en los programas de mejoramiento genético. Si sólo se considera una generación de plantación, no hay ninguna duda de que el mejoramiento genético para obtener resistencia sería menos eficaz que las aspersiones para controlar a dicho hongo. Sin embargo, en el caso de varias generaciones, esto probablemente no es así. En general, el mejoramiento genético para obtener resistencia está volviéndose a considerar.

### MEJORAMIENTO GENÉTICO PARA OBTENER RESISTENCIA A LAS PLAGAS

Ningún mejorador forestal espera eliminar totalmente las pérdidas causadas por enfermedades, insectos o factores ambientales. El objetivo es reducir los daños a un nivel tolerable. Algunos forestales hablan de producir árboles que sean inmunes a las plagas, un objetivo que suele ser inalcanzable y en general incluso inconveniente, como se explicará después. Lo que se desea es desarrollar árboles que puedan coexistir con la plaga y que a pesar de eso produzcan un producto de calidad que se aproxime al rendimiento máximo en el sitio dado y las condiciones climáticas existentes.

Una razón que a veces se da para rechazar el mejoramiento genético encaminado a obtener resistencia en árboles forestales es que pueden aparecer pronto cepas más virulentas que superen la resistencia de los árboles anteriormente resistentes. Esto se debe a que los insectos o los organismos que causan enfermedad son también genéticamente variables y están sujetos a selección. Un cambio en la estructura genética de los árboles que se estén utilizando podría estimular la selección para una mayor virulencia de la plaga.

El potencial para el desarrollo de cepas supervirulentas es un aspecto real e importante, pero con frecuencia se ha acentuado demasiado. Debido a varios ejemplos sobresalientes de plagas que superan la resistencia, como la roya del trigo, la actitud que frecuentemente se adopta es que la superación de la resistencia en los árboles forestales por cepas nuevas o virulentas de la plaga será un proceso de ocurrencia regular, rápida y normal. Una demostración experimental de esta posibilidad en la roya fusiforme del pino "slash", ha sido proporcionada por Snow y Griggs (1980). Dichos investigadores tomaron esporas del hongo en siete familias de pino "slash" que eran moderadamente resistentes y, después de pasarlas a través del roble hospedero alterno, las volvieron a depositar en las mismas siete familias. Se demostró que una de las cepas de la roya

era más virulenta en una familia que la roya general existente en el área, pero ninguna otra cepa fue más virulenta en todas las familias.

En un estudio efectuado en el pino "loblolly", Powers y colaboradores (1978) no encontraron mucho aumento en la virulencia cuando las esporas de la roya se obtuvieron de individuos infectados provenientes de las familias tolerantes. En un estudio realizado por Carson (1982), se detectó una virulencia considerablemente mayor en las familias resistentes a partir de las cuales se obtuvieron las esporas. Además, dicha virulencia se extendió hacia otras familias resistentes. Sin embargo, Walkinshaw y Bey (1981), trabajando con el pino "slash", encontraron que algunos aislados de agallas seleccionados al azar eran tan virulentos como los aislados obtenidos de las agallas presentes en una familia resistente. Hattemer (1972) señala que el riesgo de sufrir daños por cepas más virulentas puede reducirse considerablemente en árboles forestales heterocigóticos de gran longevidad cuando se toman las precauciones adecuadas y la resistencia se obtiene de numerosos genes, en vez de sólo unos cuantos.

El desarrollo de plagas más virulentas sería más crítico para el forestal si los métodos de manejo y los árboles plantados en un determinado sitio permanecieran estáticos a lo largo de rotaciones consecutivas, utilizándose el mismo material genético para las sucesivas generaciones de plantaciones. Sin embargo, el mejoramiento genético forestal no es estático y posee una ventaja especial conferida por las largas edades de rotación. Esto permite que *los cultivos subsiguientes sean genéticamente distintos del cultivo anterior* plantado en un sitio dado. Si se adoptan programas progresivos de mejoramiento genético, los árboles que se planten después en un determinado sitio deben ser genéticamente mejores y por lo tanto, distintos de los que anteriormente se habían plantado ahí. Durante el período requerido para que el cultivo madure, en general se habrán desarrollado líneas de árboles nuevas y mejoradas, aunque este potencial es menor en el caso de rotaciones más cortas. En consecuencia, el temor de que una plaga supervirulenta evolucione directamente del primer cultivo y destruya los cultivos subsiguientes es una preocupación, pero no es probable que ocurra cuando se siguen programas de desarrollo intensivos. La adaptación a líneas resistentes y la evolución de las plagas ocurren comúnmente en algunos cultivos anuales en los cuales se utilizan los mismos genotipos, ciclo tras ciclo. Actualmente, se están haciendo grandes esfuerzos de mejoramiento genético para superar el aumento en virulencia de las plagas. Especialmente eficaz es el uso de líneas múltiples que combinan genes de resistencia en el cultivo. Esto no debería ocurrir tan rápida o frecuentemente en árboles perennes de gran longevidad si está desarrollándose un programa de mejoramiento genético activo y en curso, ya que la nueva línea para plantación diferirá de la que originalmente se plantó en una determinada área.

Un riesgo mayor es que una vez que se han desarrollado cepas virulentas de la plaga, puedan propagarse rápidamente en el bosque en manejo. Esta rápida propagación de la plaga es más factible cuando el bosque posee de manera uniforme una alta resistencia que cuando algunos individuos permanecen susceptibles. Cuando existen ambos tipos de árboles, aumenta la tendencia a mantener un equilibrio natural, reduciéndose así la presión para que aparezcan mutantes. Rara vez se desarrollarán árboles totalmente resistentes (inmunes), debido a las restricciones biológicas, de tiempo y de costo invo-

lucradas. Así, el objetivo que más persigue el genetista forestal es desarrollar resistencia, en vez de inmunidad.

Si se desean obtener ganancias óptimas mediante la aplicación del mejoramiento genético forestal, puede resultar una base genética reducida para las características económicamente importantes. A simple vista, parecería que esto conduce a un monocultivo que sería ideal para la propagación de las plagas. Sin embargo, si se tiene cuidado en desarrollar el programa de mejoramiento genético forestal, no ocurrirán ataques mayores por plagas. Ya se mencionó anteriormente, y aquí nuevamente se volverá a subrayar, que afortunadamente casi todas las características económicas importantes de los árboles forestales, tales como la *rectitud del fuste* o la *calidad de la madera*, son genéticamente independientes de las características de resistencia a las plagas o ambientes adversos. En general, el concepto más importante es que: *mediante el mejoramiento genético es posible mejorar características económicamente importantes tales como la rectitud del fuste o la calidad de la madera, y al mismo tiempo obtener también a través del mejoramiento genético una amplia adaptabilidad a las plagas y a los ambientes adversos*. Muchos forestales y legos desconocen o pasan por alto esto. Con pocas excepciones, estas dos series de características son controladas por genes múltiples y en general se heredan independientemente una de la otra, por lo que no existe una fuerte correlación entre ellas.

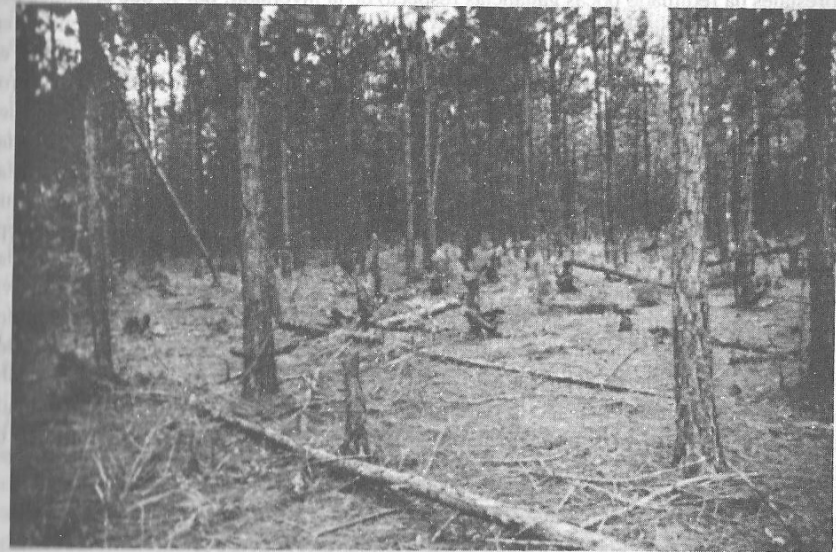


Figura 9.1 Ciertas plagas sólo pueden controlarse mediante el uso de métodos genéticos. Un buen ejemplo es la roya fusiforme en las plantaciones de pino del sur; la fotografía muestra un rodal en el cual más del 50% de los árboles han sido destruidos por esta enfermedad. No existe control silvícola conocido que sea *económicamente adecuado* para esta enfermedad en condiciones forestales, aunque en el vivero es controlada muy satisfactoriamente mediante aspersiones.

Con frecuencia, la magnitud y complejidad de los métodos de control requeridos en los rodales forestales, sean químicos o biológicos, impiden utilizar eficazmente cualquier otro método, excepto un programa de mejoramiento genético para obtener resistencia (figura 9.1). El control biológico es también una opción conveniente pero, hasta ahora, con pocas excepciones, el control biológico existoso a gran escala de las plagas del bosque no es un método útil a escala comercial. Sin embargo, para los árboles forestales, el éxito del control biológico de las plagas es de gran importancia y permitirá que los forestales eviten o disminuyan la dependencia en los métodos químicos para el manejo de las plagas.

### PLAGAS Y MANEJO INTENSIVO DEL BOSQUE

A medida que el manejo del bosque se hace más intensivo, los forestales deben aprender a enfrentar y reducir ataques más frecuentes de plagas. El alto costo del manejo intensivo y el alto valor potencial de los productos hacen imperativo prevenir las plagas, ya que éstas disminuyen apreciablemente el volumen y la calidad, y con ello el valor, de los productos forestales que se están produciendo. No es posible convivir con las plagas o "permitir que se lleven su parte". Históricamente, el cultivo de árboles forestales ha redituado pocas ganancias respecto de la inversión, por lo que el ataque por plagas puede cambiar fácilmente lo que de otra manera sería un negocio provechoso, en una empresa con pérdidas. A medida que la demanda de productos forestales aumenta, es de importancia fundamental para la sociedad que cada acre de tierra forestal sea más productiva, ya que cada día se cuenta con menos tierra en la cual puedan cultivarse árboles forestales para obtener productos maderables. Debido a que las mejores tierras forestales están siendo utilizadas para la agricultura, las operaciones forestales se están trasladando hacia sitios más marginales y los árboles están creciendo bajo condiciones que aumentan el trastorno del equilibrio fisiológico. Estos árboles son después más susceptibles al ataque de plagas, y de esta manera aumenta la necesidad de resistencia a las plagas. Como se mencionó anteriormente, ciertas plagas aumentan debido a actividades tales como: fertilización, preparación del sitio o aclareo. Asimismo, los cambios biológicos y físicos del ambiente, resultado de una silvicultura de rotaciones cortas, pueden alterar la susceptibilidad del bosque a las plagas (McNabb y colaboradores, 1980). McNabb y colaboradores han destacado la importancia de la densidad del rodal y han acuñado el término de *resistencia espacial* para explicar los cambios en la susceptibilidad de diferentes rodales a las plagas.

### PLAGAS Y ESPECIES EXÓTICAS

La relación existente entre las plagas y las especies exóticas se estudió brevemente en el capítulo 3. Dada la importancia y complejidad de este tema, se estudiará aquí con más detalle.

Las especies exóticas se plantan por lo general en grandes bloques de una sola especie, y la semilla utilizada para las plantaciones proviene algunas veces de fuentes restringidas o de un pequeño número de progenitores. En casi todos los casos, la especie exótica no está bien adaptada a su nuevo ambiente. El resultado es que con frecuencia los árboles en los nuevos bosques crecen con su equilibrio fisiológico considerablemente trastornado. Muchas plantaciones enormes de especies exóticas, especialmente de *P. radiata*, *P. caribaea* y ciertas especies de *Eucalyptus*, se han efectuado y continúan realizándose claramente fuera de sitio. Estos excelentes árboles forestales se han establecido con frecuencia en ambientes bastante inadecuados, haciéndolos más susceptibles a las plagas.

Como se señaló en el capítulo 3, no existen muchas "verdades absolutas" en biología, pero una que se acerca más a la certidumbre es que las plantaciones de especies exóticas serán atacadas por algún tipo de plaga. Esta situación es especialmente engañosa, puesto que las especies exóticas suelen crecer bien mientras permanecen libres de plagas en los primeros años en el nuevo ambiente. Con demasiada frecuencia, esto conduce a euforia y falsas proyecciones en torno a los potenciales de producción (Martinson, 1979). Sin embargo, irremediamente siempre sucede así, pueden transcurrir 2 ó 10 años antes de que algún tipo de plaga, con frecuencia muy destructiva, se establezca en las plantaciones exóticas. El reconocimiento del potencial de una plantación exótica que está siendo atacada seriamente por plagas es un aspecto crítico para quienes están dedicados a la dasonomía exótica. Muchas veces, el ataque por plagas será el resultado de trastornos severos del equilibrio fisiológico impuestos por las condiciones que suelen existir donde crecen las especies exóticas. La desfavorable condición fisiológica de los árboles exóticos en estas condiciones estimula la propagación y el daño por plagas que anteriormente quizá no se conocían o se habían considerado sólo como de importancia menor o poco considerable.

Es de gran importancia para el futuro de bosques sanos y aprovechables reconocer la magnitud y gravedad de las pérdidas ocasionadas por plagas en plantaciones de árboles forestales exóticos. Muchos programas han fracasado debido a dichos ataques; ejemplo de lo anterior son las grandes plantaciones de *P. radiata* destruidas por *Dothistroma* en varias regiones del mundo, incluyendo Brasil, Zimbabwe (Rodesia) y el este de África Central. La pérdida de la confianza en la dasonomía que ha ocurrido como resultado de las pérdidas causadas por esta enfermedad podía haberse evitado, y pudiendo haberse ahorrado millones de dólares si quienes establecieron las plantaciones de la especie exótica *P. radiata*, hubieran escuchado la opinión de algunos fitopatólogos que advirtieron que probablemente *Dothistroma* causaría más daños en dichas plantaciones establecidas en regiones donde prevalecen veranos cálidos y húmedos. Muchos investigadores se preguntan cómo *Dothistroma*, que se encuentra afectando a *P. radiata* en su área de distribución indígena en California (donde se considera que la enfermedad es sólo una molestia), se ha llegado a establecer en diversas regiones del mundo ampliamente separadas. Sin embargo, el hecho importante es que *Dothistroma se ha extendido* hacia esas áreas o bien ya estaba allí presente y no había sido reconocida, por lo que no hay razón alguna para pensar que no se propagará también hacia otras áreas con ambientes adecuados para el desarrollo de la enfermedad.

En ocasiones la plaga es nociva no porque mate a la especie exótica, sino porque deforma los árboles, haciendo que produzcan únicamente productos de baja calidad. Un buen ejemplo de esto es el llamado cáncer del fuste del ciprés (*Cupressus*) encontrado en Colombia, Kenya y otras áreas. La deformación del fuste es tan severa que el único uso conveniente del árbol es para obtener productos de fibra; así, no es posible obtener los productos de madera sólidos y de buena calidad para los cuales muchas de las plantaciones fueron establecidas.

### CÓMO PROCEDER EN EL MEJORAMIENTO GENÉTICO PARA OBTENER RESISTENCIA A LAS PLAGAS

No existe una respuesta sencilla acerca de cómo proceder en un programa de mejoramiento genético para combatir las plagas; por consiguiente, no puede describirse un programa generalizado. La elección del método depende del tipo de plaga, la variabilidad del hospedero, y de la plaga y sus interacciones. Sea cual fuere la elección, debe mantenerse la diversidad genética dentro de la población de árboles, ya que las poblaciones sin diversidad constituyen un riesgo importante y existe el peligro de sufrir pérdidas mayores (Schmidt, 1978). Para el desarrollo de un programa de mejoramiento genético cuyo objetivo es la búsqueda de resistencia a las plagas, es necesario conocer los siguientes puntos:

1. Valor económico del hospedero.
2. Pérdidas económicas potenciales causadas por la plaga.
3. Biología y variación genética dentro de la especie hospedera.
4. Biología y variación genética de la plaga.
5. Interacción del ambiente con la tolerancia del hospedero y la virulencia de la plaga (Nelson, 1980).
6. Interacciones entre la plaga y el hospedero.

La información anterior es sólo un preámbulo. El difícil problema de la elección del método de mejoramiento genético ha atraído una gran atención (Borlaug, 1966; Gerhold y colaboradores, 1966).

El concepto del *manejo integrado de plagas* es simple, pero muy difícil de lograr en silvicultura (Waters y Cowling, 1976). Este procedimiento integrado se está volviendo una rutina en el caso de otros organismos, pero se ha utilizado con muy poca frecuencia en dasonomía. Para aplicar el manejo integrado de plagas, que ciertamente debe ser el objetivo final, tanto el ambiente como la plaga y las poblaciones del hospedero deben considerarse como un ecosistema dinámico. Se han desarrollado modelos que permitirán conjuntar muchas variables en una forma que permita manejar más eficazmente las plagas. Uno de los principales objetivos de los mejoradores forestales, así como de los fitopatólogos, entomólogos y economistas, debe ser ayudar a descubrir la información necesaria para un programa exitoso de manejo integrado de plagas.

Parte del manejo de la plaga se relaciona con el esparcimiento del material tolerante, como dónde y cuán intensivamente deben utilizarse los árboles resistentes. Todas estas cuestiones, junto con qué tanta diversidad es necesaria, deben considerarse una vez que se han desarrollado árboles resistentes. Con demasiada frecuencia, el énfasis se ha puesto en desarrollar árboles tolerantes sin pensar demasiado en cómo utilizarlos mejor.

### SELECCIÓN DE ÁRBOLES RESISTENTES

Aunque los principios generales que se aplican a la selección de árboles para utilizarlos en un programa de mejoramiento genético de resistencia a las plagas son los mismos que se aplican a aquellos programas que incluyen otras características, existen varios conceptos especiales que deben tomarse en cuenta.

El más importante de ellos es que la selección de árboles debe hacerse en rodales muy infectados para que los resultados de la selección masal sean eficaces. Si los árboles se seleccionan de un rodal forestal que sólo ha sido ligeramente atacado, la posibilidad de que ocurra un "escape" es muy grande. Un *escape* es un árbol que ha sido atacado muy poco o que ha escapado por completo al ataque de la plaga. Cuando dichos árboles se seleccionan, el programa de mejoramiento genético fracasará, debido a que la progenie de los árboles seleccionados suele no mostrar una resistencia especial. Esta situación es la que ha hecho que algunas personas piensen que el mejoramiento genético para obtener resistencia a las plagas no sea eficaz. En general, el programa será más eficiente cuanto más severamente atacado esté el rodal por la plaga. Dicho de otra forma, la intensidad de selección para los esfuerzos de selección masal, es mayor si se seleccionan individuos sanos de rodales intensamente infectados.

Otro aspecto importante para seleccionar árboles con características deseables de resistencia a las plagas, es la edad de los mismos. La susceptibilidad al ataque de las plagas cambia a veces considerablemente con la edad del hospedero, debido a que los genes de resistencia se reprimen o se activan, dando como resultado cambios morfológicos o fisiológicos que hacen al árbol más susceptible o resistente. La limitación de la edad es de particular importancia cuando se trabaja con plagas a las cuales los árboles son susceptibles sólo a edades avanzadas; por ejemplo, algunos de los escarabajos descortezadores rara vez atacan a árboles jóvenes.

Un tercer aspecto importante que se aplica cuando las selecciones se van a efectuar en pruebas genéticas, es colocar éstas de modo que los árboles queden expuestos cuando menos a niveles moderados de ataque por la plaga. Si esto no se hace, la selección de árboles individuales y de familias no será buena, por lo que los resultados de las pruebas no serán concluyentes o carecerán de valor. Se ha demostrado en varias especies de árboles y plagas que si existe un nivel intermedio de infección en la prueba, puede obtenerse la mayor diferenciación entre familias. Esto contrasta con las situaciones en las cuales se va a practicar la selección masal, mismas en las que pueden obtenerse las mayores ganancias cuando la selección se efectúa en rodales muy infectados.

## ENFERMEDADES

### Generalidades

¿Qué es una enfermedad? Existen muchas definiciones distintas. Por ejemplo, Ford-Robertson (1971) define la *enfermedad* como: "una desviación perjudicial del funcionamiento normal de los procesos fisiológicos generalmente de origen patogénico". Webster (véase Webster y McKechnie, 1980) utiliza "cualquier desviación de la salud" o "un proceso destructivo particular del cuerpo con una causa específica y síntomas característicos", entre varias otras definiciones. La enfermedad no es fácil de definir. Para los fines de este volumen, la definición de enfermedad será: "aquellos procesos fisiológicos anormales de un organismo con causa específica". Resulta evidente que al utilizar esta definición, la contaminación atmosférica y agentes similares son causa de enfermedades, junto con hongos, algas, virus u otros agentes que suelen considerarse como agentes causales de enfermedad. Sin embargo, la contaminación atmosférica y otras causas ambientales de "enfermedad" relacionadas se estudiarán por separado en este capítulo.

Se han escrito muchos libros sobre la resistencia a la enfermedad en árboles forestales; en general, se refieren a hongos. El mejoramiento genético para obtener resistencia a las enfermedades es el aspecto más difícil del mejoramiento genético forestal (Heimberger, 1962). Stern (1972) señala la importancia de la coevolución del hospedero y el parásito y cómo la selección natural puede llevar a un equilibrio entre ambos. Dado que el mejoramiento genético puede alterar el equilibrio, este factor debe considerarse al estimar la ganancia genética. Para complicar la situación, enfermedades como la roya vejigosa del pino "white" o la roya fusiforme de los pinos del sur tienen hospederos alternos, de modo que el genista forestal debe trabajar con un sistema genético complejo que abarca tanto al(los) hospedero(s) como al parásito (Day, 1972). Aunque se han obtenido buenas ganancias con el mejoramiento genético para obtener resistencia a las enfermedades de los árboles forestales; los fundamentos biológicos básicos son en general poco conocidos. Este hecho, en efecto, no anula la capacidad para producir y utilizar árboles resistentes a la enfermedad, pero dificulta mucho la metodología del mejoramiento genético de generación avanzada.

Genéticamente, la mayor parte de la resistencia a la enfermedad en árboles forestales es compleja, y no está determinada por un sistema mendeliano simple de genes dominantes y recesivos. La roya fusiforme y la roya vejigosa del pino "white" son ejemplos en los cuales la tolerancia puede ser heredada a través de un sistema cuantitativo complejo (Bingham, 1963; Blair, 1970). Un buen ejemplo de resistencia de herencia simple es el de *Thuja*. Como lo reportó Soegaard (1969), la roya de la hoja es controlada por un par de genes recesivos y dominantes. La complejidad genética de muchos sistemas hospedero-parásito, además del problema frecuentemente incorporado de hospederos alternos, hace que el mejoramiento genético para obtener resistencia a las enfermedades sea extraordinariamente difícil.

Frecuentemente, se compara la relativa dificultad de conseguir a través del mejoramiento genético resistencia a las enfermedades con la de conseguir resistencia a los

insectos. La mayoría de los mejoradores prefieren trabajar con enfermedades, ya que el organismo plaga es por lo general menos móvil y no muestra las grandes fluctuaciones poblacionales tan comunes en los insectos. La inoculación artificial de una enfermedad en la planta hospedera suele ser más fácil de lograr que forzar a un insecto para que se alimente. En conjunto, la búsqueda de resistencia a los insectos es complicada. Las enfermedades aparecen en general en forma *endémica* (es decir, se presentan a un nivel normal y equilibrado), de modo que siempre están presentes en el bosque y puede trabajarse con ellas. Con frecuencia, las poblaciones de insectos pasan a través de ciclos extremos en los cuales son *epidémicas* (es decir, muestran un crecimiento rápido hasta alcanzar niveles bastante anormales y generalmente peligrosos). Esto va seguido de períodos en los cuales el insecto llega a ser tan escaso que es difícil trabajar con éste. Por supuesto, lo anterior no es una generalidad; las enfermedades pasan a través de ciclos endémicos y epidémicos. Sin embargo, la experiencia general de la mayor parte de los genetistas forestales es que, en igualdad de condiciones, las oportunidades de lograr resistencia mediante el mejoramiento genético son mayores en el caso de la mayoría de las enfermedades que en el de la mayoría de los insectos.

### Mejoramiento genético de árboles resistentes a las enfermedades

A pesar de las dificultades, el mejoramiento genético para obtener resistencia a las enfermedades ha dado buenos resultados y se han logrado algunas mejoras importantes, como en *Albizia* ante *Fusarium* (Toole y Hepting, 1949) o en pinos ante la roya fusiforme (Zobel, 1980a). En aquellos casos donde los árboles que no habían sido infectados (escapes) se consideraron como resistentes debido a factores microclimáticos o de otro tipo, se han obtenido resultados desfavorables (Riker y Patton, 1961). La importancia de los efectos de la interacción del ambiente y la enfermedad ha sido subrayada por Schreiner (1963) y muchos otros. Este investigador ejemplifica estos efectos en clones del género *Populus*, el cual, considera, es uno de los géneros forestales más susceptibles a las enfermedades, pero en el cual es posible obtener grandes ganancias en lo que se refiere a la obtención de resistencia.

En general, aquellas enfermedades cuyos síntomas se observan fácilmente y aparecen en las primeras etapas de la vida del árbol son las más fáciles de incluir en un programa de mejoramiento genético (Heimburger, 1962). Incluyen royas, cánceres, agallas y la mayoría de las enfermedades foliares (Bingham, 1963). Aquellas enfermedades que son difíciles de observar o que no son evidentes sino hasta que el árbol llega a la madurez, son difíciles de tratar con el mejoramiento genético. Las enfermedades de la raíz y los organismos de la pudrición del corazón caen dentro de esta categoría. Por ejemplo, es mucho más fácil aplicar el mejoramiento genético para obtener resistencia a una enfermedad foliar como la roya *Melampsora* (Schreiner, 1959; Chiba, 1964) o a un cáncer como el que causa *Cronartium quercuum* f. *sp. fusiforme* (roya fusiforme) (Zobel, 1980a), que a una enfermedad como la que causa *Fomes annosus* (*Heterobasidium annosum*) (Dimitri y Frohlich, 1971; Kuhlman, 1972).

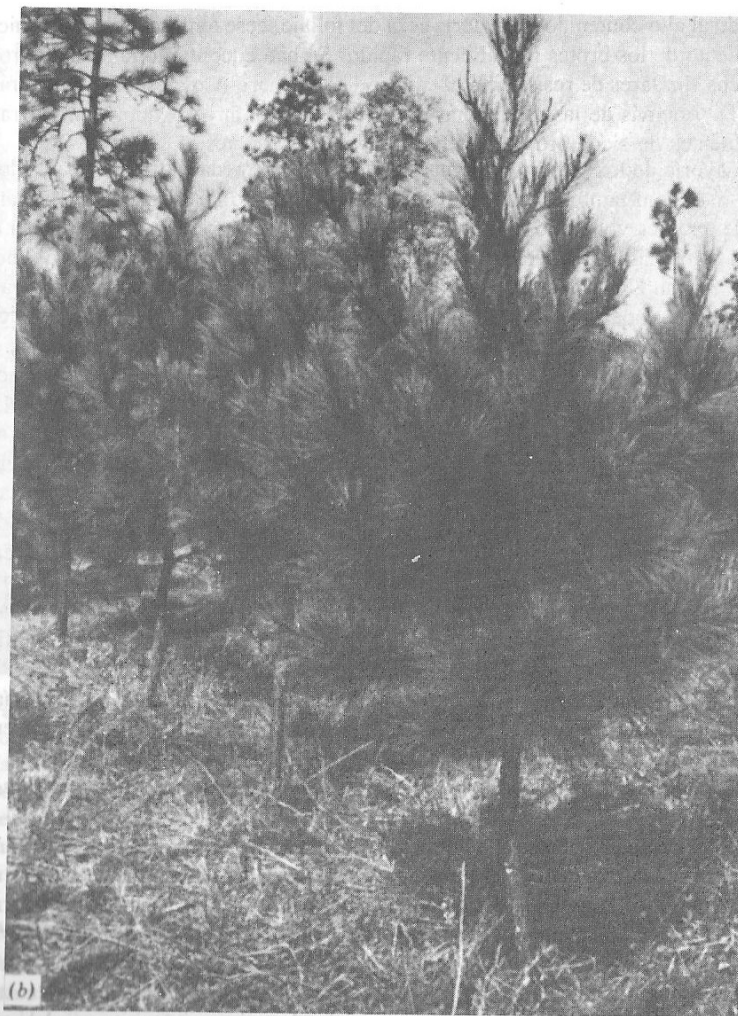




**Figura 9.2** La herencia de la resistencia a las enfermedades suele ser intensa a nivel de individuos. En (b) se muestra una hilera de árboles provenientes de progenitores resistentes a la roya fusiforme; en (a) se muestra una hilera de árboles provenientes de progenitores susceptibles a dicha enfermedad. Estas dos hileras de árboles crecieron juntas.

Autores como Callaham (1966) reconocen que existe pseudorresistencia, así como también resistencia genética verdadera o inherente. La primera se refiere a la resistencia aparente de plantas potencialmente susceptibles que puede deberse a la edad, ambiente, condiciones de cultivo u otros factores. Ambas deben distinguirse claramente si se desea que el programa de mejoramiento genético para obtener resistencia sea eficiente. También es importante desarrollar una resistencia que sea eficaz sobre varias etapas de desarrollo del hospedero, en vez de sólo para una.

Existen muchos tipos de resistencia, que van desde la resistencia a nivel de especie hasta la resistencia de árboles individuales dentro de las familias. Las diferencias entre las especies están bien reconocidas (Powers, 1975), pero la magnitud de las diferencias en lo que respecta a resistencia entre las fuentes dentro de especies también ha sido grande. Por ejemplo, Stephen (1973) encontró grandes diferencias de susceptibilidad a *Rhabdo-cline pseudotsugae* entre las fuentes del abeto Douglas, siendo con frecuencia las más susceptibles las fuentes del sur. La variación geográfica en la enfermedad de las acéculas del pino "jack" fue considerable (King y Nienstaedt, 1965), y 29 fuentes distintas de este pino mostraron grandes diferencias de resistencia a aquella enfermedad y a las royas del fuste (Martinsson, 1980). En numerosos estudios realizados en pinos del sur de Estados Unidos, se han encontrado tendencias geográficas de resistencia a



**Figura 9.2** (Continuación)

la roya fusiforme (véase por ejemplo, Wells y Switzer, 1975). Thielges y Adams (1975) reportaron también grandes diferencias en la resistencia a la roya *Melampsora* entre fuentes del álamo. Para el pino "scots" de Noruega, Dietrichson (1968) encontró diferencias geográficas, siendo más tolerantes a *Scleroderis* las fuentes del norte; pudo relacionar también la resistencia a la enfermedad con la resistencia al frío. Los árboles que eran más resistentes a las heladas eran también menos susceptibles a la enferme-

dad debido al alto contenido de materia seca del follaje, cese temprano del crecimiento y crecimiento de los brotes inicialmente rápido. Se han encontrado también patrones geográficos similares de resistencia al cáncer del sicómoro (Coggeshall y colaboradores, 1981). Además de las diferencias de familia, dichos investigadores encontraron que las fuentes de sicómoro del sur eran las más resistentes.

La mayoría de los estudios de resistencia a las enfermedades se han realizado en familias, así como también en árboles individuales dentro de familias. La literatura sobre este tema es voluminosa. En un conciso artículo, Bjorkman (1964) señala que la aptitud combinatoria general para la resistencia a muchas enfermedades de árboles forestales es alta. Una alta aptitud combinatoria general para la resistencia a la roya fusiforme fue reportada por Kinloch y Kellman (1965), Blair (1970) y varios otros (figura 9.2). Incluso para la enfermedad de la raíz causada por *Phytophthora cinnamoni*, que parece afectar a muchos géneros de árboles en todo el mundo, parece haber variación genética en la resistencia. Por ejemplo, Bryan (1965) encontró pruebas firmes de la herencia de tolerancia a la enfermedad de la hoja pequeña en el pino "shortleaf" causada por *Phytophthora*. Encontró que ciertos árboles madre producían descendencia notablemente resistente. Resultados similares se obtuvieron con progenitores utilizados para obtener híbridos de álamo, en este caso algunos progenitores dejaron descendencia muy resistente al cáncer por *Hypoxylon* (Einspahr y colaboradores, 1979). En el pino "loblolly", Powers y Zobel (1978) reportaron que la resistencia a la roya fusiforme variaba considerablemente en la progenie de un huerto semillero a otro. La mayor parte de dicha diferencia estaba relacionada con la resistencia de los clones específicos utilizados dentro de los huertos, aunque parte de ella estaba relacionada también con diferencias de origen geográfico en los clones de los huertos semilleros. La mayoría de los resultados publicados sobre resistencia a la enfermedad han sido con base en el rendimiento total de familias. Filer y Randall (1978), por ejemplo, encontraron que las familias del liquidámbar variaban del 7 al 74% en su resistencia a *Botryosphaeria ribis*.

La experiencia ha demostrado que, especialmente en el caso de las royas y cánceres, el mejoramiento genético para obtener resistencia a través de la selección dentro de poblaciones silvestres ha sido en general eficaz (figura 9.3), si bien han ocurrido fracasos específicos en el mejoramiento genético para obtener resistencia a la enfermedad, como es el caso de tizón del castaño en Norteamérica. Casi medio siglo de selección e hibridación ha dado como resultado muy poco mejoramiento del castaño (MacDonald y colaboradores, 1962). Los potenciales de mejoramiento a través del uso de variantes (cepas hipovirulentas) que destruyen la capacidad de la cepa virulenta del patógeno han sido descritos para el tizón del castaño (Horsfall y Cowling, 1980). Dichos potenciales son alentadores.

El desarrollo de híbridos se ha utilizado con éxito para producir árboles tolerantes en los castaños. Unos de los muchos casos en los que se han utilizado con éxito híbridos, han sido las cruces y retrocruces de pino "shortleaf"  $\times$  pino "loblolly" para contrarrestar a la roya fusiforme. LaFarge y Kraus (1980) y otros investigadores han encontrado que la resistencia deseada puede mantenerse junto con el crecimiento y forma deseados, seleccionando los progenitores y realizando retrocruces. El método de utili-



Figura 9.3 Las enfermedades con las que resulta más fácil trabajar en los programas de mejoramiento genético para obtener resistencia son la roya y el cáncer, ambas están representadas por las agallas de la roya fusiforme ilustrada en la fotografía. Los síntomas son fáciles de apreciar, se observan por lo general tempranamente, y suele ser evidente un importante componente genético de resistencia.

zar la hibridación para obtener resistencia a la enfermedad en individuos ha sido detallado por Powers y Duncan (1976).

Aunque los ataques forzados bajo ambientes artificiales dan información útil acerca del proceso de resistencia, con frecuencia son más severos que los que normalmente causan las plagas en el bosque, por lo que la estimación de los resultados debe tomar esto en cuenta (Callaham, 1966; Dinus, 1969). La forma más simple de ataque forzado es emplear métodos de inoculación en el laboratorio o invernadero. Esto se ha hecho a gran escala en el caso de la roya fusiforme, y ha sido descrito por Phelps (1977). La inoculación artificial queda justificada cuando puede establecerse una correlación adecuada entre el rendimiento en el laboratorio y en el campo. Los métodos de inoculación, incubación, prueba y análisis son cruciales al relacionar los resultados de las pruebas con los resultados de campo. Por ejemplo, Walkinshaw y colaboradores (1980) mejoraron ampliamente la correlación de las infecciones de laboratorio con las infecciones de campo, cambiando el método mediante el cual la roya fusiforme se valoró y registró.

### ¿Qué es lo que origina la resistencia a las enfermedades?

Diffícilmente puede plantearse una pregunta que tenga tantas respuestas como la siguiente: “¿qué es lo que origina la resistencia a las enfermedades?”. Un problema importante es que con frecuencia existe más de un tipo de resistencia en una población de una determinada especie. Esta complejidad y las dificultades que enfrenta el mejorador han sido mencionadas por Miller y colaboradores (1976). Lo ideal es combinar todos los tipos de resistencia (o varios de ellos) en un solo árbol, pero el mejoramiento genético forestal no ha llegado aún a la etapa de determinar a qué grado o qué tan fácilmente puede hacerse esto.

Existen muchas ideas distintas que se han propuesto para explicar por qué los árboles difieren entre sí en su resistencia a las enfermedades. Estas ideas han sido resumidas por Hare (1966) en un artículo sobre los procesos fisiológicos de la resistencia a las enfermedades fungosas. Hare ha hecho tres clasificaciones generales que son: (1) exclusiones; (2) restricción del crecimiento después de la entrada por procesos como la “separación por una pared”; y (3) destrucción del patógeno después de la penetración. Hare destaca que la *exclusión* tiene quizá un importancia limitada y que el patógeno entra por lo general tanto en los tejidos susceptibles como en los no susceptibles. Sugiere que lo que ocurre después de la penetración es lo que determinará la gravedad de la enfermedad. Los posibles mecanismos específicos para la resistencia han sido mencionados por Bjorkman (1964); incluyen el contenido de humedad del tejido del hospedero, el estado de nutrientes de la planta, el pH, la presión osmótica dentro de la célula y otros factores. A esto puede añadirse la presencia o ausencia de ácidos de resina, fenoles u otras sustancias dentro de la planta que podrían ser tóxicas para el hongo (Forrest, 1980). Un método de resistencia muy discutido es la separación del tejido enfermo por la formación en la herida de una peridermis o células de corcho, proceso que es desencadenado por el balance del contenido de auxinas y quininas (Boyer, 1966). La estructura de la hoja y la superficie estomática pueden afectar también la resistencia a la enfermedad. Por ejemplo, Patton y Spear (1980) encontraron que la cera de las acículas junto con sustancias inhibitoras de la subcámara estomática impide la infección por la roya vejigosa del pino “white”. Elgersma (1980) afirma que las características anatómicas internas de la madera limitan la propagación de la enfermedad del olmo holandés.

Los terpenos (o compuestos terpenoides) suelen aparecer para dar resistencia a la enfermedad (Bridgen y Hanover, 1980). Los ácidos de resina y los monoterpenos parecen ser muy eficaces. Un área en la cual sólo son evidentes los avances recientes, es la posible resistencia a ciertos organismos descomponedores de la madera y causantes de la pudrición de la raíz. Esto parece ser el resultado de un proceso de compartimentalización; es decir, la separación de los tejidos infectados de los tejidos sanos (Shigo, 1980). Entre los árboles, parece existir una variabilidad genética considerable en la resistencia a la pudrición de la raíz (Ladeitschikova, 1980).

Un tipo de resistencia que ha confundido al forestal por muchos años es la recuperación después de la infección. Aunque no se conocen bien los mecanismos que suelen estar relacionados con el proceso de compartimentalización, muchos forestales reco-



Figura 9.4 Fotografía de un huerto semillero clonal en la que se muestran dos hileras de progenie de pino “loblolly”, provenientes de diferentes progenitores. La hilera de la izquierda, proveniente de un clon, ha sido atacada severamente por la roya fusiforme, mientras que la de la derecha sólo ha sido ligeramente afectada. Estas importantes diferencias genéticas hacen posible establecer una empresa forestal redituable incluso donde la incidencia de enfermedad es alta.

nocen que en ocasiones los árboles se recuperan después de la enfermedad. Varios autores, como Boyer (1964; en el caso de la roya vejigosa del pino “white”), afirman que la recuperación de la enfermedad tiene una base genética; ciertas familias se recuperan mucho mejor que otras. En forma definitiva, los autores del presente libro están de acuerdo con este concepto, ya que se ha observado que árboles muy infectados por la roya fusiforme se recuperan, cicatrizan en las partes afectadas y crecen normalmente.

### Beneficios aportados por el mejoramiento genético de la resistencia

Sin importar cuáles sean los mecanismos de resistencia, el resultado del mejoramiento genético de la resistencia a las enfermedades es la disponibilidad a gran escala de líneas útiles de árboles forestales. Por ejemplo, la *Industry Tree Improvement Cooperative* de Carolina del Norte ha establecido muchos huertos semilleros con progenitores tolerantes a la roya fusiforme. A través de la plantación de muchos miles de hectáreas en las “zonas críticas” de enfermedad en el sur de los Estados Unidos, se dispone de