



COLEGIO DE POSTGRUADOS

**INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN
EN CIENCIAS AGRÍCOLAS**

**CAMPUS MONTECILLO
POSTGRADO FORESTAL**

**PARÁMETROS GENÉTICOS EN CARACTERÍSTICAS
DE CRECIMIENTO Y DENSIDAD DE LA MADERA
EN PROGENIES DE *Eucalyptus grandis***

LEONEL HARRAND

T E S I S

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL

PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, EDO. DE MÉXICO

2007

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. J. Jesús Vargas Hernández quien con dedicación y paciencia estuvo siempre pendiente sobre el avance del presente trabajo, pero también constantemente involucrado en la “maraña” administrativa que implica ser intermediario en los proyectos.

Al Dr. Javier López Upton por su apoyo en todo momento en el desarrollo y revisión del trabajo y también por su preocupación de que conociera México y no me sintiera “fuera de lugar”.

Al Dr. Gustavo Ramírez Valverde por su apoyo y disposición en el desarrollo y revisión de la tesis.

A todo el Postgrado Forestal del Colegio de Postgraduados –académicos, compañeros, administrativos y personal de apoyo– por compartir en estos dos años sus conocimientos, experiencia y amistad.

Al Ing. (Ms.Sc.) Martín A. Marcó quien desde un principio creyó en mí y se preocupó para que pudiera realizar estos estudios de postgrado.

Al Ing. (Ms.Sc.) Juan A. López (h) quien me apoyó en la realización de los análisis de laboratorio, y compartió sus conocimientos en todo momento.

Al Ing. Jorge Pujato por su apoyo en la localización y evaluación de los ensayos y su “otro punto de vista” sobre la situación forestal.

A Mario Carmarán, Diego Moledo, Ramón Eyman, Eduardo Almada, Nicolás Alanís y Marina Panozo, por su apoyo incondicional en la realización de trabajos y mediciones de campo, y sin quienes las investigaciones no podrían avanzar; pero principalmente por su grata compañía como personas en esos momentos de “descanso”.

A Juan Pedro Bouvet, quien desde que nos conocemos se ha preocupado por el bienestar de uno y la familia, y quien en estos dos años de ausencia del hogar, se ha hecho cargo de su cuidado.

Al Proyecto GEMA (Red ALFA) que gracias a su apoyo económico me permitió hacer posible los estudios de postgrado.

Al INTA por darme la oportunidad de crecer profesionalmente.

A todas las personas que conocí durante la estadía en este país, por su amistad desinteresada.

DEDICATORIA

Con todo mi amor, a M. Elisa, mi esposa y compañera, por su constante e incondicional apoyo y comprensión en todo momento, por soportar este "exilio" obligado de dos años, y por estar siempre sutilmente "pinchándome" para mantenerme activo en este camino que es la vida.

A nuestros hijos Román e Ignacio, quienes con su crecer diario recuerdan a uno que maravillosa es la vida en familia.

A mis padres Justo F. y Elsa B., por su apoyo durante toda la vida, quienes con o sin palabras me brindan desde siempre su amor, cariño, entusiasmo y motivación.

Al Nono, la Abu y Mima, quienes dejaron su marca de amor y responsabilidad durante su paso por mi infancia y juventud.

A mis suegros, Pocho y Raquel, por su constante preocupación por el bienestar de la familia.

A mis hermanos -Yanina, Hernán, Martín y Evohé-, cuñados -Eliana, Evangelina, Martín, Pitu y Ciro-, sobrinos -Abril, Rocío, Francisco, Faustina, Thiago, Benicio y el chiquitín en camino-, tíos y primos, simplemente gracias por "ser" familia.

“El hombre precede a los pueblos, y el desierto le sigue”

François Chateaubriand

“La Tierra provee lo suficiente para satisfacer las necesidades de todos los hombres, pero no la avaricia de cada humano.”

Mahatma Gandhi

“La Tierra no debe ser objeto de explotación, la víctima de una codicia desmesurada, sino objeto de una conservación natural y cultural motivada por una visión más permanente de la vida.”

James Goldsmith

*“Sueña lo que tú quieres soñar,
anda donde tú quieras ir,
porque solo tienes una vida y una oportunidad
para hacer todas las cosas que quieres hacer.”*

“Cuando nos esforzamos en conseguir algo por cuenta propia, a pesar de que hagamos lo mejor posible, los resultados no se convertirán exactamente en una melodía fluida y armoniosa. Pero con las manos del Maestro, las obras de nuestras vidas pueden ser verdaderamente hermosas.”

El presente estudio se realizó con el apoyo del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA - Argentina), el Proyecto Forestal de Desarrollo (Convenio Préstamo N° 3948-AR BIRF) de la Secretaría de Agricultura, Ganadería, Pesca y Alimentos (SAGPyA - Argentina) y el Proyecto GEMA (II-0266-FA) de la Red ALFA.

CONTENIDO

	Página
CONTENIDO	i
ÍNDICE DE CUADROS.....	iii
ÍNDICE DE FIGURAS.....	iii
ÍNDICE DE ANEXOS.....	iv
RESUMEN GENERAL.....	v
ABSTRAC	vi
CAPÍTULO 1. Introducción General.....	1
CAPÍTULO 2. Estructura genética de características del crecimiento y densidad de la madera en progenies de <i>Eucalyptus grandis</i>	5
2.1. Resumen	5
2.2. Summary.....	6
2.3. Introducción.....	6
2.4. Materiales y Métodos	8
2.4.1. Material biológico y diseño experimental.....	8
2.4.2. Características evaluadas	8
2.4.3. Análisis de datos y estimación de parámetros genéticos	9
2.5. Resultados y Discusión.....	12
2.5.1. Diferencias entre sitios para las características de crecimiento y densidad de la madera	12
2.5.2. Componentes de varianza y heredabilidad	14
2.5.3. Estabilidad genética	17
2.5.4. Correlaciones fenotípicas y genéticas entre características	18
2.6. Conclusiones.....	19
CAPÍTULO 3. Selección directa e indirecta y respuesta correlacionada en características de crecimiento y penetración de Pilodyn en progenies de <i>Eucalyptus grandis</i>	21
3.1. Resumen	21
3.2. Summary.....	21
3.3. Introducción.....	22
3.4. Materiales y Métodos	24
3.4.1. Material biológico y diseño experimental.....	24

3.4.2. Características evaluadas y análisis estadístico	25
3.4.3. Respuesta a la selección y respuesta correlacionada	26
3.4.4. Selección temprana	27
3.5. Resultados y Discusión.....	28
3.5.1. Respuesta a la selección.....	28
3.5.2. Impacto correlacionado y eficiencia de la selección indirecta.....	30
3.5.3. Eficiencia de la selección temprana	31
3.6. Conclusiones.....	33
CAPÍTULO 4. Selección indirecta de la densidad de la madera en progenies de <i>Eucalyptus grandis</i>	34
4.1. Resumen	34
4.2. Summary.....	34
4.3. Introducción.....	35
4.4. Materiales y Métodos	36
4.4.1. Material biológico, diseño experimental y características evaluadas	36
4.4.2. Estimación de parámetros genéticos.....	37
4.4.3. Selección indirecta utilizando el Pilodyn.....	38
4.5. Resultados y Discusión.....	39
4.5.1. Heredabilidad individual y correlaciones genéticas y fenotípicas.....	39
4.5.2. Eficiencia de la selección indirecta.....	42
4.6. Conclusiones.....	44
CAPÍTULO 5. Discusión general	45
CAPÍTULO 6. Conclusiones generales	49
LITERATURA CITADA	51
ANEXOS	63

ÍNDICE DE CUADROS

	Página
Cuadro 2.1. Valores promedio por sitio para las características evaluadas (\pm desviación estándar).....	13
Cuadro 2.2. Nivel de probabilidad obtenido en el análisis de varianzas para cada sitio.	13
Cuadro 2.3. Nivel de probabilidad obtenido en el análisis de varianzas combinado entre los tres sitios.	13
Cuadro 2.4. Proporción del componente de varianza a nivel de orígenes, con respecto a la suma de componentes de orígenes y familias (ϕ), y correlación genética entre sitios a nivel de origen (r_{BO}) y de familia (r_{Bf}).	15
Cuadro 2.5. Heredabilidad a nivel individual (h_b^2) para cada sitio y en el análisis conjunto (h^2), para todas las características evaluadas.	16
Cuadro 3.1. Respuesta directa esperada en la población de mejora, e impacto sobre las otras características como respuesta correlacionada.....	29
Cuadro 3.2. Respuesta correlacionada esperada y eficiencia de la selección indirecta entre las características de crecimiento.	31
Cuadro 3.3. Eficiencia relativa por año de la selección temprana en las características de crecimiento y rectitud de fuste en la población de mejora, e impacto sobre las otras características.	32
Cuadro 4.1. Valores promedio (\pm error estándar) para las características de penetración de Pilodyn (PILO), densidad básica de la madera en el tercio exterior (DM_{EXT}) y en la sección transversal del tronco (DM_{SEC}), en la subpoblación de muestreo.....	40
Cuadro 4.2. Heredabilidad individual a nivel de sitio (h_b^2) y en el análisis conjunto (h^2) para las características de penetración de Pilodyn (PILO), densidad básica de la madera en el tercio exterior (DM_{EXT}) y en la sección transversal del tronco (DM_{SEC}), en la subpoblación de muestreo	40
Cuadro 4.3. Correlaciones fenotípicas (r_p) entre las características de penetración de Pilodyn y densidad de la madera (DM_{EXT} , DM_{SEC}) para cada sitio y el análisis conjunto.....	41
Cuadro 4.4. Correlaciones genéticas (r_g) entre las características de penetración de Pilodyn y densidad de la madera (DM_{EXT} , DM_{SEC}) para cada sitio y el análisis conjunto	42
Cuadro 4.5. Ganancia esperada (GC) en densidad básica de la madera del tercio exterior del fuste (DM_{EXT}) y en la sección transversal del tronco (DM_{SEC}), seleccionando por la penetración del Pilodyn (PILO).	42

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 2.1. Valores promedios a nivel de origen a los 8.5 años de edad para volumen (VOL_05), porcentaje de corteza (COR), rectitud del fuste (FORM_05) y penetración del Pilodyn (PILO).....	14
---	----

ÍNDICE DE ANEXOS

	Página
Anexo 1. Resumen descriptivo de los tres sitios de ensayo.....	64
Anexo 2: Ubicación geográfica de los sitios de ensayo.....	65
Anexo 3. Orígenes (y procedencia local) de <i>Eucalyptus grandis</i> utilizadas en la evaluación.....	66
Anexo 4. Número de familias involucradas por origen en la población de <i>Eucalyptus grandis</i> instalada en tres sitios del NE de Argentina	67
Anexo 5. Promedios a nivel de origen para todas características evaluadas, por sitio de ensayo y en el conjunto.	68
Anexo 6. Promedios por orígenes para las características evaluadas, expresados como porcentaje por encima o debajo de la media general de la población.	72
Anexo 7. Componentes de varianza estimados para todas las características evaluadas, a nivel de sitios y en conjunto. Varianza total y proporción porcentual de cada componente.	74
Anexo 8: Correlaciones genéticas (sobre la diagonal) y fenotípicas (debajo de la diagonal) entre todas las características evaluadas	76
Anexo 9: Familias involucradas en la subpoblación formada para muestrear la densidad de la madera por medio de extracción de muestras con barreno de Pressler.....	80
Anexo 10. Descripción gráfica de la toma de muestra para la medición de la densidad de la madera en árboles en pie de 9.5 años de edad de <i>Eucalyptus grandis</i>	81
Anexo 11. Método de cálculo utilizado para estimar la densidad básica de la madera (Smith, 1954).	82
Anexo 12. Detalle del Pilodyn 6J y del trabajo de penetración que realiza en la madera.	83
Anexo 13. Componentes de varianza estimados en la subpoblación utilizada para el análisis de la densidad de la madera. Varianza total y proporción porcentual de cada componente.	84

RESUMEN GENERAL

Con el fin de determinar la estructura genética de las características de crecimiento y densidad de la madera (evaluada de manera directa y a través de la penetración del Pilodyn) y estimar la respuesta esperada a la selección masal en una población de *Eucalyptus grandis* formada por familias del NE de Queensland (Australia), se evaluó un ensayo de progenies a los 4.5 y 8.5 años de edad, establecido en tres sitios del NE argentino. Aunque se encontró una amplia variabilidad genética en todas las características evaluadas, las características de crecimiento [diámetro (DAP), altura (HT) y volumen (VOL)] mostraron diferente estructura y grado de control genético con respecto a las otras características [rectitud de fuste (FORM), proporción de corteza (COR) y penetración de Pilodyn (PILO)]; el efecto de orígenes fue importante en estas últimas y despreciable en las primeras; además, la heredabilidad individual de las características de crecimiento (0.11 – 0.16) fue menor que la de las otras características (0.20 – 0.35). Las correlaciones genéticas entre sitios fueron suficientemente altas ($r_{gB} > 0.6$) en todas las características como para considerar que la interacción genotipo-ambiente no afectaría al programa de selección. Las correlaciones genéticas entre las características de crecimiento fueron altas ($r_g > 0.8$), y prácticamente nulas entre éstas y FORM. PILO solo tuvo correlaciones moderadas con HT y COR. Las correlaciones edad-edad en las características de crecimiento y FORM fueron muy altas ($r_g > 0.9$). FORM, VOL y PILO a los 8.5 años de edad presentaron las mayores respuestas relativas a la selección, con valores de 8.74, 7.81 y 5.09%, respectivamente. DAP fue más eficiente (97%) que HT (90%) para aumentar el volumen por selección indirecta. La selección temprana (a los 4.5 años) para las características de crecimiento y rectitud de fuste presentó una eficiencia relativa por año superior al 155% con respecto a la selección directa a los 8.5 años de edad. Dado que PILO mostró un control genético más elevado ($h^2 = 0.33$) que la densidad de la madera ($h^2 = 0.22$) y una alta correlación genética con ésta ($r_g = -0.86$) la selección indirecta por medio del Pilodyn puede ser tan eficiente como la selección directa pero con un ahorro del 95% del costo. Los resultados señalan que es posible llevar a cabo un programa de mejora genética manejando las características evaluadas de manera independiente o combinada, sin impactar de manera significativa sobre las demás, y utilizar selección temprana para las características de crecimiento y forma del tronco con un ahorro importante de tiempo y dinero.

Palabras clave: Heredabilidad, correlación genética, correlación edad-edad, estabilidad genética, respuesta a la selección, selección indirecta, selección temprana, densidad de la madera, Pilodyn.

ABSTRAC

With the purpose of determining the genetic structure of growth traits and wood density (evaluated directly and through Pilodyn penetration) and to estimate the expected response to masal selection in a *Eucalyptus grandis* population formed by families from NE Queensland, Australia, a progeny test established in three sites in NE Argentina was evaluated at 4.5 and 8.5 years of age. Although a broad genetic variability was found in all traits assessed, growth traits [diameter (DBH), height (HT) and volume (VOL)] showed different genetic structure and degree of genetic control with respect to the other traits [stem straightness (FORM), bark proportion (COR) and Pilodyn penetration (PILO)]. The origin effect was important in the latter traits and negligible in the former. Also, individual heritability of growth traits (0.11-0.16) was lower than that of the other traits (0.20-0.35). Genetic correlations between sites for all traits were high enough ($r_{gB} > 0.6$) to indicate that genotype-environment interaction would not affect the selection program. Genetic correlations between growth traits were high ($r_g > 0.8$), and negligible between these and FORM. PILO correlated only moderately with HT and COR. Age-age correlations for growth traits and FORM were very high ($r_g > 0.9$). FORM, VOL and PILO at 8.5 years-old presented the highest relative responses to selection, with 8.74, 7.81 and 5.09%, respectively. DAP is more efficient (97%) than HT (90%) to increase volume by indirect selection. Early selection (at age 4.5 years) for growth traits and stem straightness presented a relative efficiency per year superior to 155% with regard to direct selection at 8.5 years. Since PILO showed a higher genetic control ($h^2 = 0.33$) than wood density ($h^2 = 0.22$) and a high genetic correlation with it ($r_g = -0.86$), indirect selection using the Pilodyn can be as efficient as direct selection but saving 95% of the cost. Results suggest that it is possible to conduct a genetic improvement program using the traits evaluated, independently or combined, without impacting in a significant way on the others, and to use early selection for growth traits and stem straightness with important savings in time and money.

Key words: Heritability, genetic correlation, age-age correlation, genetic stability, response to selection, indirect selection, early selection, wood density, Pilodyn.

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN GENERAL

El uso de maderas de latifoliadas de las denominadas de "alto valor", se encuentra en gran retroceso debido a factores como la baja tasa de crecimiento, bajos rendimientos industriales, altos costos de producción y restricciones legales para su extracción en bosques nativos. Los productos derivados de estas maderas, como la producción de muebles, pisos e interiores de casas, se están elaborando ahora con maderas de especies provenientes de plantaciones de rápido crecimiento, como *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden (Assis, 1999; Marcó y Shield, 2005, Gonçalves *et al.*, 2006), especie que conjuntamente con *E. globulus* han sido las que formaron la base de la eucaliptocultura a nivel mundial.

E. grandis es nativo de Australia, se encuentra principalmente al norte del estado de New South Wales y sur de Queensland, en latitudes entre 25° y 33° S, en altitudes desde el nivel del mar hasta los 600 metros, y en rodales de menor tamaño en la región norte de Queensland (16° a 19° latitud sur), en altitudes de 500 a 1100 metros (Boland *et al.*, 1984). Ésta es una de las especies más plantadas en el mundo, considerada como una de las más versátiles e indicada para usos múltiples: postes, madera de construcción, fabricación de muebles, cajonería, palets, carbón, paneles aglomerados y de chapas, pasta celulósica, etc. (Sánchez-Acosta, 1999)

En Argentina, el 75% de las 1 115 000 ha forestadas se concentra en las Provincias de Entre Ríos, Corrientes y Misiones (región mesopotámica), de las cuales una importante fracción (210 000 ha) está realizada con *E. grandis* (Braier, 2004). La especie fue introducida en Argentina en la década de 1930. Los crecimientos medios para la región mesopotámica fluctúan entre 25 y 50 m³ ha⁻¹ año⁻¹ con rotaciones de entre 10 a 14 años según el destino y la calidad del sitio (Carpineti *et al.*, 1995; Sánchez-Acosta y Vera, 2005). Los primeros ensayos de orígenes en Argentina, plantados entre 1980 y 1983 por el INTA (Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria) y el CIEF (Centro de Investigación y Experimentación Forestal), al igual que varios otros a nivel mundial (Ades y Burgess, 1982; Matheson y Mullin, 1987; Burgess, 1988; Arnold *et al.*, 1996; Duda *et al.*, 1997; Eldridge, 1995), han mostrado diferencias significativas entre procedencias, en cuanto a velocidad de crecimiento y rectitud del tronco. Pero más importante aún, varios orígenes australianos han sido superiores en crecimiento a la raza local y a algunas procedencias sudafricanas (Marcó, 1991; Marcó y López, 1995; Marcó *et al.*, 2005)

Las forestaciones con *E. grandis* se encuentran en marcado aumento ante la expectativa de grandes inversiones industriales, aprovechando la existencia de material mejorado para plantación (semilla y clones) y utilizando adecuadas técnicas de selección y preparación del sitio, establecimiento, control de la competencia y prácticas silviculturales como podas y raleos. Todas estas tareas orientadas a aumentar la producción con mejor calidad de producto en períodos más cortos (Shield, 2004, Aparicio *et al.*, 2005; Larocca *et al.*, 2005).

Los programas de mejora genética tienen como objetivo obtener poblaciones con el máximo número de características deseables –es decir, mejores en relación a los requerimientos de productos sobre las existentes en las poblaciones cultivadas– (Viana, 2001). Para desarrollar con éxito un programa de mejora genética es necesario seleccionar adecuadamente los progenitores de las generaciones siguientes, pero también tener debidamente definidas las características que se utilizarán en la selección de esos individuos.

Los programas de mejora genética de eucaliptos en Argentina se han enfocado hacia dos objetivos en el corto plazo. En primer lugar, la selección de individuos superiores, utilizando la variabilidad existente entre especies y procedencias, así como entre y dentro de familias. El segundo objetivo ha sido el establecimiento de áreas de producción de semilla. Hasta el momento estos objetivos se han cubierto en forma combinada, utilizando poblaciones de polinización abierta de varios orígenes y varias familias, manteniendo una alta variabilidad genética (Marcó, 2001; Marcó *et al.*, 2005, SAGPyA-INTA, 2005). La tasa de crecimiento y la rectitud del tronco han sido las características que se han priorizado mejorar hasta el momento.

Actualmente, debido a la oportunidad de producir madera de *E. grandis* para usos de alta calidad en rotaciones relativamente cortas, se ha vuelto necesario enfocar los programas de mejora hacia la producción de madera de calidad, entendiendo por calidad a una serie de atributos que hacen que ésta sea apropiada para ciertos usos. Aspectos tales como densidad de la madera, tensiones de crecimiento (y sus problemas asociados), tipo de grano y color, entre varias otras, deben incluirse (Malan, 1995; Assis, 1999). Los programas necesitan determinar la variación de tales características, su heredabilidad y su potencial de ganancia genética. Quizás el desafío más grande para esta especie sea el de disminuir la proporción de madera juvenil sin afectar la tasa de crecimiento (Malan, 1995; López, 2005)

Puesto que la medición de características que determinan la calidad de la madera es comúnmente mucho más costosa y requiere de mayor tiempo que las características de

crecimiento, siempre ha habido cierta resistencia a incluir este tipo de rasgos en los programas de mejora genética (Adams *et al.*, 1990; Xavier *et al.*, 1997). Por otro lado, es de importancia para el mejoramiento conocer las correlaciones entre las características de interés económico que pudieran ser afectadas por el proceso de mejora genética, tales como la densidad básica y el crecimiento (Shimoyama y Barrichelo, 1989) –a pesar que Zobel y van Buijtenen (1989) mencionan que en las especies de porosidad difusa no hay una clara relación entre ellas–. A su vez, las correlaciones son una herramienta auxiliar para reducir el número de características a ser analizadas (Xavier *et al.*, 1997). Igualmente, es necesario el conocimiento de los parámetros genéticos y su variación con la edad, los que influyen en la eficiencia de selección y en la capacidad de realizar selección temprana (Bouvet y Vigneron, 1995; Vargas-Hernández *et al.*, 2003).

Las mediciones indirectas, tales como la utilización de Pilodyn (penetración en la madera), resistógrafo, ultrasonido, espectroscopia infrarroja (NIRS) o métodos radiográficos, que se pueden realizar más fácilmente en una gran cantidad de muestras, se han propuesto como alternativa a las determinaciones de la calidad de la madera para los programas operacionales (Moura *et al.*, 1987; Adams *et al.*, 1990; Greaves *et al.*, 1996; Mattos *et al.*, 1998; Lima *et al.*, 2002; Trugilho *et al.*, 2002; Carrasco y Azevedo Jr., 2003; Isik y Li, 2003; Dvorak, 2004; Poke *et al.* 2004); sin embargo, la eficacia de estos rasgos indirectos depende del control genético relativo y de la correlación genética con el rasgo del interés, parámetros que varían extensamente entre las especies o poblaciones (Wei y Borralho, 1997; Arnold y Cuevas, 2003).

La densidad es una característica importante en la valoración de la madera para uso sólido y en la producción de pulpa. Es esencialmente función del espesor de la pared celular, de las dimensiones y de los tipos de células, del contenido de celulosa y lignina, de la proporción de madera temprana y tardía y en menor medida de la cantidad de componentes extraíbles presentes por unidad de volumen (Pinheiro, 1999). Se encuentra altamente correlacionada con la mayoría de las características de resistencia mecánica y con las propiedades de la pulpa y del papel. (Varghese *et al.*, 1995; Pinheiro, 1999, Adorno y Garcia, 2003, Lobão *et al.*, 2004; Dias y Lahr, 2004; Santos *et al.*, 2004). Según Mitchell (1960) la densidad constituye tal vez el índice más simple y útil para evaluar la conveniencia de la madera para su uso final.

Dentro del programa de mejoramiento genético con *E. grandis* conducido por el INTA (Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria) (SAGPyA-INTA, 2005), en 1996 se estableció

un ensayo de progenies en el noreste de Argentina con 156 familias de polinización libre de un total de 11 orígenes de su área de distribución natural y un material testigo de procedencia local, en tres sitios de evaluación en la región mesopotámica. El objetivo general de este trabajo es determinar el control genético y la estabilidad de características relacionadas con el crecimiento y la calidad de la madera en *Eucalyptus grandis*, así como las relaciones genéticas entre ellas y de esta manera tener las herramientas necesarias para establecer las estrategias a seguir en el programa de mejora para la especie en la región mencionada. Este objetivo general se aborda a través de tres objetivos específicos que se desarrollan en los siguientes capítulos.

En el Capítulo 2 se evalúa el comportamiento de diferentes características de crecimiento y de penetración del Pilodyn en el ensayo de progenies de *E. grandis* con el fin de determinar la estructura genética de las características y las correlaciones genéticas entre ellas, así como estimar la magnitud e importancia de la interacción genotipo-ambiente para estas características.

En el Capítulo 3 se estiman las respuestas esperadas por selección directa en las características de crecimiento, rectitud de fuste y penetración de Pilodyn, y de sus respuestas correlacionadas, así como la eficiencia de la selección temprana en las características de crecimiento y rectitud de fuste.

En el Capítulo 4 se determina el grado de correlación fenotípica y genética entre la penetración del Pilodyn y la densidad de la madera, y se evalúa la ventaja de utilizar este instrumento en un proceso de selección indirecta para mejorar la densidad de la madera de la población.

CAPÍTULO DOS

ESTRUCTURA GENÉTICA DE CARACTERÍSTICAS DEL CRECIMIENTO Y DENSIDAD DE LA MADERA EN PROGENIES DE *Eucalyptus grandis*

2.1. RESUMEN

Con el fin de determinar la estructura genética de las características de crecimiento y densidad de la madera en una población de *Eucalyptus grandis* formada por familias de orígenes del NE de Queensland (Australia), se evaluó un ensayo de progenies a los 4.5 y 8.5 años de edad, establecido en tres sitios del NE argentino. Aunque se encontró una amplia variabilidad genética en todas las características evaluadas, las características de crecimiento [diámetro (DAP), altura (HT) y volumen (VOL)] mostraron diferente estructura y grado de control genético respecto de la rectitud de fuste (FORM), proporción de corteza (COR) y penetración de Pilodyn (PILO); el efecto de orígenes fue importante en estas últimas y despreciable en las primeras; además, la heredabilidad individual de las características de crecimiento (0.11–0.16) fue menor que la de las otras características (0.20–0.35). Las correlaciones genéticas entre sitios fueron suficientemente altas ($r_g > 0.6$) en todas las características como para considerar que la interacción genotipo-ambiente no afectaría al programa de selección. Las correlaciones genéticas entre las características de crecimiento fueron altas ($r_g > 0.8$), y prácticamente nulas entre éstas y FORM. PILO sólo tuvo correlaciones moderadas con HT y COR. Las correlaciones edad-edad en las características de crecimiento y FORM fueron muy altas ($r_g > 0.9$). Los resultados señalan que es posible realizar a cabo un programa de mejora genética manejando las características evaluadas de manera independiente o combinada, sin tener efectos colaterales negativos, y utilizar selección temprana para las características de crecimiento y forma del tronco con una ganancia de tiempo importante en el programa de mejoramiento genético.

Palabras clave: heredabilidad, correlación genética, correlación edad-edad, estabilidad genética, componentes de varianza, Pilodyn.

2.2. SUMMARY

To determine the genetic structure of growth traits and wood density in a population of *Eucalyptus grandis* formed by families that originated in NE Queensland, Australia, 4.5- and 8.5-year-old progenies established in three sites in NE Argentina were evaluated. Although a broad genetic variability was found in all traits assessed, growth traits [diameter (DBH), height (HT) and volume (VOL)] showed different genetic structure and degree of genetic control with respect to stem straightness (FORM), bark thickness (BARK) and Pilodyn penetration (PILO). The effect of origin was important in the latter traits and negligible in the former. Also, individual heritability of growth traits (0.11-0.16) was lower than that of the other traits (0.20-0.35). Genetic correlations between sites for all traits were high ($r_g > 0.6$) enough to indicate that genotype-environment interaction would not affect the selection program. Genetic correlations between growth traits were high ($r_g > 0.8$), and negligible between these and FORM. PILO correlated only moderately with HT and BARK. Age-age correlations for growth traits and FORM were very high ($r_g > 0.9$). Results suggest that it is possible to conduct a genetic improvement program using the traits evaluated, independently or combined, without negative collateral effects. Early selection for growth traits and stem straightness is also possible, with major savings in time.

Key-words: Heritability, genetic correlation, age-age correlation, genetic stability, variance components, Pilodyn.

2.3. INTRODUCCIÓN

Eucalyptus grandis Hill ex Maiden es nativo de Australia; su principal área de distribución natural es en el norte de New South Wales y sur de Queensland, entre los 25 y 33° de latitud sur desde el nivel del mar hasta los 600 m de elevación, y en rodales menores en la región norte de Queensland (16° a 19° latitud sur) en altitudes de 500 a 1100 metros (Boland *et al.*, 1984). Es una de las especies más plantadas en el mundo, por su capacidad de adaptación y versatilidad de uso maderable (Sánchez-Acosta, 1999). En Argentina hay más de 200 000 ha plantadas con esta especie en las Provincias de Entre Ríos, Corrientes y Misiones, en la región mesopotámica (Braier, 2004).

Los programas de mejora genética tienen como objetivo obtener poblaciones mejores a las existentes con el mayor número posible de características deseables (Viana, 2001). Para

desarrollar con éxito un programa de mejora genética, es necesario seleccionar adecuadamente los progenitores de las generaciones siguientes, pero también el tener definidas adecuadamente las características que se utilizarán en la selección de esos individuos. La decisión se complica cuando en el programa de evaluación genética se incluye material de diferentes orígenes geográficos y existe interés por varias características de valor económico, ya que cada una de éstas puede tener una estructura genética diferente en la especie evaluada. La estructura genética se refiere a la magnitud de las varianzas y covarianzas genéticas entre y dentro de las poblaciones para dichas características, lo cual afecta su heredabilidad y las correlaciones genéticas entre ellas y por lo tanto a la ganancia genética (White y Hodge, 1989). Lógicamente, la estructura genética de las características influye sobre los pasos a seguir dentro del programa. Por ejemplo, Volker y Raymond (1988) sugieren que para aumentar la velocidad de crecimiento en *E. globulus* se requiere una población que incluya las familias de todos los orígenes; sin embargo, si los objetivos incluyen la densidad de la madera, es necesario considerar también el efecto de las razas.

La estimación de los parámetros genéticos para una característica en particular tiene un error asociado que depende de varios factores, como el número y tamaño de las familias, el número y calidad experimental de los sitios, el método de estimación, y el grado de interacción genotipo-ambiente (IGA), entre otros (Zobel y Talbert, 1988; Falconer y Mackay, 1996). La IGA es resultado de la expresión o actividad de los genes en función del ambiente en que crece el genotipo (Borralho, 1998). La única manera de identificar el efecto de la IGA es realizar pruebas genéticas en más de un ambiente; si los ensayos se realizan en un solo sitio o condición y existe IGA, ésta se “confunde” con el efecto genético, lo que ocasiona una sobreestimación de la heredabilidad y las correlaciones genéticas (Zobel y Talbert, 1988). La estimación de la magnitud de IGA permite identificar genotipos que se comporten bien en una amplia gama de ambientes, o bien seleccionar genotipos específicos para cada ambiente (van Buijtenen, 1992).

Dentro del programa de mejoramiento genético con *E. grandis* conducido por el INTA (Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria) (SAGPyA-INTA, 2005), en 1996 se estableció un ensayo de progenies en el noreste de Argentina con 156 familias de polinización libre de un total de 11 orígenes de su área de distribución natural y un material testigo de procedencia local, en tres sitios de evaluación en la región mesopotámica. El objetivo de este trabajo es evaluar el comportamiento de diferentes características de crecimiento y densidad de la madera (medida

indirectamente a través del Pilodyn) en el ensayo de progenies de *E. grandis* con el fin de determinar la estructura genética de las características y las correlaciones genéticas entre ellas, así como estimar la magnitud e importancia de la IGA para estas características, con el fin de establecer la estrategia a seguir en el programa de mejora para la especie.

2.4. MATERIALES Y MÉTODOS

2.4.1. Material biológico y diseño experimental

En este estudio, se analizaron tres ensayos de orígenes/progenies implantados en el año 1996 en la región noreste de la República Argentina (Provincias de Corrientes y Misiones), entre 27° y 28° de latitud y 100m a 500m de altitud. Estos ensayos fueron instalados por el INTA con el fin de evaluar el comportamiento de los orígenes de distribución más septentrional de la especie. Mayor detalle sobre los sitios de implantación se encuentra en el Anexo 1.

El diseño experimental utilizado fue el de bloques completos aleatorizados con parcelas de un solo árbol en 20 repeticiones por sitio. Se utilizaron familias de medios hermanos maternos, producto de polinización abierta, representando 11 orígenes (rodales naturales) de la región norte de Queensland (Australia) entre 16° y 19° de latitud Sur, y una procedencia de Argentina, utilizada como testigo (Anexo 3). Las familias australianas (entre 7 y 35 familias por origen), provenían todas de árboles creciendo en rodales naturales. El número de familias ubicadas en los ensayos varió entre 112 y 156, siendo 111 de ellas comunes a los tres sitios (Anexo 4). Todas las plantas para los ensayos fueron producidas por el INTA, en su Estación Experimental ubicada en Cerro Azul (Misiones), e implantadas en los tres sitios con un espaciamiento de 3m x 3m con preparación total del suelo, y control de malezas durante todo el período de evaluación.

2.4.2. Características evaluadas

A los 4.5 años de edad se midió el diámetro del tronco a 1.30 m (DAP_01), la altura total del árbol (HT_01), y la rectitud del tronco (FORM_01), en todos los árboles vivos de cada sitio con un diámetro mayor a 5 cm, dado que los individuos con diámetros inferiores se observaban claramente dominados por los vecinos. A los 8.5 años de edad se repitieron las mediciones (DAP_05, HT_05 y FORM_05), y además el espesor de corteza y la penetración del Pilodyn. Para esta segunda medición se consideraron los árboles con diámetro mayor a 10 cm. El diámetro se midió en centímetros con precisión al milímetro, utilizando cinta diamétrica y la altura, en

metros con precisión al medio metro, con hipsómetro Blume-Leiss. La rectitud del árbol se evaluó en forma visual, con una escala de 1 (tronco recto) a 4 (tronco torcido). Con los datos de diámetro y altura total se calculó el volumen total con corteza (VOL_01 y VOL_05) por medio de la fórmula desarrollada para la región por Crechi *et al.* (2006):

$$\ln(VOL) = 1.00344189 * [-10.3487 + 3.14561 * \ln(DAP) - 0.18246 * \ln^2(DAP) + 0.145388 * \ln^2(HT)]$$

donde $\ln(VOL)$, $\ln(DAP)$ y $\ln(HT)$, son el logaritmo natural del volumen total en metros cúbicos, del diámetro del tronco en centímetros y de la altura total en metros, respectivamente, a la misma edad de medición.

La penetración en la madera se midió a 1.30 m de altura con un Pilodyn 6J después de retirar la corteza en dos puntos opuestos del tronco (orientación Este-Oeste). Se registró el valor promedio de ambas penetraciones en mm (PILO). El espesor de corteza se midió con un calibre en las dos “ventanas” de descortezado hechas para la medición con Pilodyn, anotando el promedio de ambas mediciones en milímetros. Para el análisis, el espesor de corteza (COR) se expresó en porcentaje de corteza con respecto al diámetro total.

2.4.3. Análisis de datos y estimación de parámetros genéticos

Como primer paso antes de los análisis estadísticos, se observaron los datos de todas las características a evaluar para cada sitio, con el fin de detectar errores de medición o “outliers”.

Los datos se analizaron por separado y en forma conjunta para los tres sitios. En todos los análisis sólo se incluyeron los árboles existentes en la segunda edad de medición, correspondientes al 63.3, 65.9 y 56.0 % de los árboles plantados inicialmente en cada sitio. En el análisis combinado, los datos se estandarizaron con el fin de remover los efectos de escala, dividiendo cada valor por la desviación estándar del bloque de pertenencia. Esto evita falsas interacciones genotipo-ambiente ocasionadas por diferencias en las varianzas fenotípicas entre los sitios (Falconer y Mackay, 1996; White, 1996; Marcó y White, 2002). A diferencia de las otras características, FORM y PILO no fueron estandarizadas, ya que presentaron varianzas fenotípicas similares entre sitios.

El análisis de varianza se realizó con el método TYPE3 del procedimiento MIXED en el paquete estadístico SAS (SAS, 2002), para determinar la significancia de las diferencias entre los orígenes y entre las familias dentro de orígenes. Para la estimación de las varianzas de cada

factor, se utilizó el método REML del mismo procedimiento, con los siguientes modelos lineales mixtos:

$$Y_{ijk} = \mu + B_i + O_j + F_{k(j)} + \varepsilon_{ijk} \quad \text{Análisis por sitio}$$

$$Y_{ijkl} = \mu + S_l + B_{\lambda(l)} + O_j + SO_{lj} + F_{k(j)} + SF_{lk(j)} + \varepsilon_{ijkl} \quad \text{Análisis combinado de sitios}$$

donde Y_{ijkl} es el comportamiento de la variable respuesta en el árbol del i -ésimo bloque del l -ésimo sitio, perteneciente a la k -ésima familia del j -ésimo origen; μ es la media general, B_i es el efecto del i -ésimo bloque; O_j es el efecto del j -ésimo origen; $F_{k(j)}$ es el efecto de la k -ésima familia dentro del j -ésimo origen; S_l es el efecto del l -ésimo sitio de ensayo; ε_{ijk} y ε_{ijkl} son el error aleatorio correspondiente a la observación Y_{ijk} y Y_{ijkl} , respectivamente; y las combinaciones de letras representan las interacciones entre los factores correspondientes. En los análisis de varianza, inicialmente se consideró a bloques, sitios y orígenes, como factores de efectos fijos para comparar los valores promedio de los orígenes; posteriormente, para la estimación de los componentes de varianza, solo bloques y sitios se consideraron efectos fijos.

Para cuantificar la proporción de variación genética existente entre los orígenes (σ_o^2) en relación a la variación total de orígenes y familias (σ_f^2), se utilizó la siguiente ecuación (López *et al.*, 2005):

$$\phi = \frac{\sigma_o^2}{(\sigma_o^2 + \sigma_f^2)}$$

Así mismo, a partir del análisis conjunto se estimó la correlación genética *Tipo B*, tanto a nivel de orígenes (r_{BO}) como de familias (r_{Bf}), la cual es una manera de medir la interacción genotipo x ambiente entre los sitios (Yamada, 1962):

$$r_{BO} = \frac{\sigma_o^2}{(\sigma_o^2 + \sigma_{SO}^2)} \quad r_{Bf} = \frac{\sigma_f^2}{(\sigma_f^2 + \sigma_{Sf}^2)}$$

donde σ_{SO}^2 y σ_{Sf}^2 son las varianzas estimadas correspondientes a la interacción sitio-origen, y sitio-familia, respectivamente; los otros componentes son los mismos definidos anteriormente.

Con las varianzas estimadas para cada característica se calculó la heredabilidad en sentido estricto a nivel individual dentro de orígenes en cada sitio (h_b^2) y en el conjunto de ellos (h^2). El

error estándar de la heredabilidad [$EE(h^2)$] se calculó utilizando la metodología de Dickerson (1969), que es un método conservador de estimación.

$$h_b^2 = \frac{3\sigma_f^2}{(\sigma_f^2 + \sigma_e^2)} \quad EE(h_b^2) = \sqrt{\frac{3^2 Var(\sigma_f^2)}{(\sigma_f^2 + \sigma_e^2)^2}} \quad ; \text{ para cada sitio individual}$$

$$h^2 = \frac{3\sigma_f^2}{(\sigma_f^2 + \sigma_{sf}^2 + \sigma_e^2)} \quad EE(h^2) = \sqrt{\frac{3^2 Var(\sigma_f^2)}{(\sigma_f^2 + \sigma_{sf}^2 + \sigma_e^2)^2}} \quad ; \text{ para el conjunto de sitios}$$

donde: σ_f^2 , σ_{sf}^2 , σ_e^2 representan la varianza: de familia dentro del origen, de la interacción sitio-familia y del error experimental; $Var(\sigma_f^2)$ es la varianza del componente de varianza de familias dentro de origen; h^2 es la heredabilidad en sentido estricto y h_b^2 indica la heredabilidad en sentido estricto, con un efecto de sesgo por la confusión del efecto de interacción sitio-familia. La varianza aditiva se calculó como 3 veces la varianza de familias, considerando un posible efecto de parentesco y de presencia de hermanos completos dentro de las familias de polinización abierta (Squillace, 1974; Marcó y White, 2002).

Se calcularon las correlaciones fenotípicas y genéticas entre todas las características analizadas, tanto a la misma edad como a diferentes edades. Las correlaciones fenotípicas se calcularon como coeficientes de correlación Producto-Momento o de Pearson, utilizando el procedimiento CORR de SAS (SAS, 2002).

Las correlaciones genéticas se calcularon utilizando la ecuación típica, descrita por Falconer y Mackay (1996).

$$r_{g(x,y)} = \frac{Cov_{f(x,y)}}{\sqrt{(\sigma_{f(x)}^2 \sigma_{f(y)}^2)}}$$

donde $Cov_{f(x,y)}$ es la covarianza entre la variable x y la variable y evaluada sobre un mismo individuo, $\sigma_{f(x)}^2$ y $\sigma_{f(y)}^2$ son la varianza de familias para la variable x e y respectivamente La covarianza genética entre ambas variables se calculó con el procedimiento descrito por White y Hodge (1989).

$$Cov_{f(x,y)} = \frac{\sigma_{f(x+y)}^2 - (\sigma_{f(x)}^2 + \sigma_{f(y)}^2)}{2}$$

donde $\sigma_{f(x+y)}^2$ es la varianza de familias para la variable $(x + y)$, obtenida de la suma de las dos características involucradas. El error estándar de las correlaciones genéticas se estimó de acuerdo al procedimiento descrito por Falconer y Mackay (1996).

$$EE(r_g) = 1 - r_g^2 \sqrt{\frac{EE(h_x^2)EE(h_y^2)}{2h_x^2h_y^2}}$$

2.5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

2.5.1. Diferencias entre sitios para las características de crecimiento y densidad de la madera

Se encontraron diferencias significativas entre los sitios en el crecimiento de los árboles (Cuadro 2.1). El ensayo en el Sitio 3 es el de mayor productividad, con mayores valores promedio para DAP, HT y VOL en las dos edades de medición. El incremento medio anual en volumen a los 8.5 años de edad varió de 38 m³ha⁻¹ en el Sitio 2 hasta 50 m³ha⁻¹ en el Sitio 3. En general, la productividad de los sitios se encuentra dentro del intervalo esperado para *E. grandis* en la región (Sánchez-Acosta y Vera, 2005). Marcó y White (2002) obtuvieron incrementos medios anuales de entre 35 y 64 m³ha⁻¹ en ensayos de la misma especie de 3 a 5 años de edad en sitios cercanos a los evaluados en este trabajo. Los sitios no sólo presentaron diferencias en productividad, sino que la heterogeneidad (medida por su coeficiente de variación fenotípica) de los sitios aumentó junto con su productividad. La diferencia en productividad no se reflejó en COR y PILO, ya que los valores medios por sitio fueron similares, al igual que sus coeficientes de variación fenotípica. FORM tampoco mostró diferencias marcadas entre sitios, dado que esta característica se mide en forma relativa al sitio, por lo que es de esperar esta respuesta.

Tanto el análisis por separado como el análisis conjunto mostraron significancia estadística ($p < 0.05$) para todas las características a nivel de orígenes y de familias dentro de éstos (Cuadros 2.2 y 2.3). La interacción sitio-origen fue significativa para todas las características, con excepción de FORM (en las dos edades), mientras que la interacción sitio-familia no fue significativa sólo en el caso de la penetración del Pilodyn. La procedencia local mostró mayor crecimiento y rectitud de tronco, pero también mayor penetración del Pilodyn (*i.e.*, menor densidad de madera, Figura 2.1, Anexos 5 y 6).

Cuadro 2.1. Valores promedio por sitio para las características evaluadas (\pm desviación estándar).

Característica	1. Virasoro	2. Cerro Azul	3. Cerro Moreno
DAP_01 (cm)	17.54 \pm 3.25	15.59 \pm 3.82	19.87 \pm 3.03
HT_01 (m)	18.82 \pm 1.76	19.13 \pm 2.86	22.32 \pm 2.04
VOL_01 (m ³)	0.22 \pm 0.09	0.18 \pm 0.10	0.32 \pm 0.11
FORM_01	2.41 \pm 0.92	2.32 \pm 0.96	2.30 \pm 0.87
DAP_05 (cm)	22.64 \pm 5.34	20.33 \pm 5.85	24.31 \pm 4.89
HT_05 (m)	26.21 \pm 3.68	25.83 \pm 5.14	27.46 \pm 3.29
VOL_05 (m ³)	0.51 \pm 0.26	0.43 \pm 0.29	0.60 \pm 0.27
FORM_05	2.60 \pm 1.07	2.39 \pm 1.02	2.45 \pm 1.06
COR (%)	7.04 \pm 1.74	7.04 \pm 1.61	7.30 \pm 1.35
PILO (mm)	12.22 \pm 2.08	13.91 \pm 2.09	12.94 \pm 1.96

Cuadro 2.2. Nivel de probabilidad obtenido en el análisis de varianzas para cada sitio. [†]

Característica	1. Virasoro		2. Cerro Azul		3. Cerro Moreno	
	O	F	O	F	O	F
DAP_01	0.0003	<.0001	0.0235	0.0114	0.0002	0.0006
HT_01	<.0001	<.0001	0.0048	0.0042	0.0247	0.0030
VOL_01	0.0011	<.0001	0.0184	0.0230	0.0005	<.0001
FORM_01	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001
DAP_05	0.0032	<.0001	0.0538	0.0012	0.0065	<.0001
HT_05	0.0009	<.0001	0.0149	0.0021	0.0359	<.0001
VOL_05	0.0181	<.0001	0.0339	0.0051	0.0171	<.0001
FORM_05	<.0001	<.0001	0.0001	<.0001	<.0001	<.0001
COR	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001
PILO	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001

[†] O: Origen, efecto fijo F: Familia(Origen), efecto aleatorio

Cuadro 2.3. Nivel de probabilidad obtenido en el análisis de varianzas combinado entre los tres sitios. [†]

Característica [¶]	S	O	SxO	F	SxF
DAP_01	<.0001	0.0006	0.0002	<.0001	0.0139
HT_01	<.0001	0.0007	<.0001	<.0001	0.0005
VOL_01	<.0001	0.0017	<.0001	<.0001	0.0147
FORM_01	0.0003	<.0001	0.4293	<.0001	0.0017
DAP_05	<.0001	0.0079	0.0029	<.0001	0.0016
HT_05	<.0001	0.0106	0.0012	<.0001	0.0014
VOL_05	<.0001	0.0393	0.0018	<.0001	0.0048
FORM_05	<.0001	<.0001	0.2453	<.0001	0.0150
COR	<.0001	<.0001	0.0013	<.0001	0.0181
PILO	<.0001	<.0001	0.0077	<.0001	0.1251

[†] S: Sitio; O: Origen; SxO: Interacción Sitio-Origen; F: Familias(Origen); SxF: Interacción Sitio-Familia(Origen). S, O, SxF: efecto fijo. F, SxF: efecto aleatorio.

[¶] A excepción de FORM y PILO, todas las otras variables se encuentran estandarizadas.

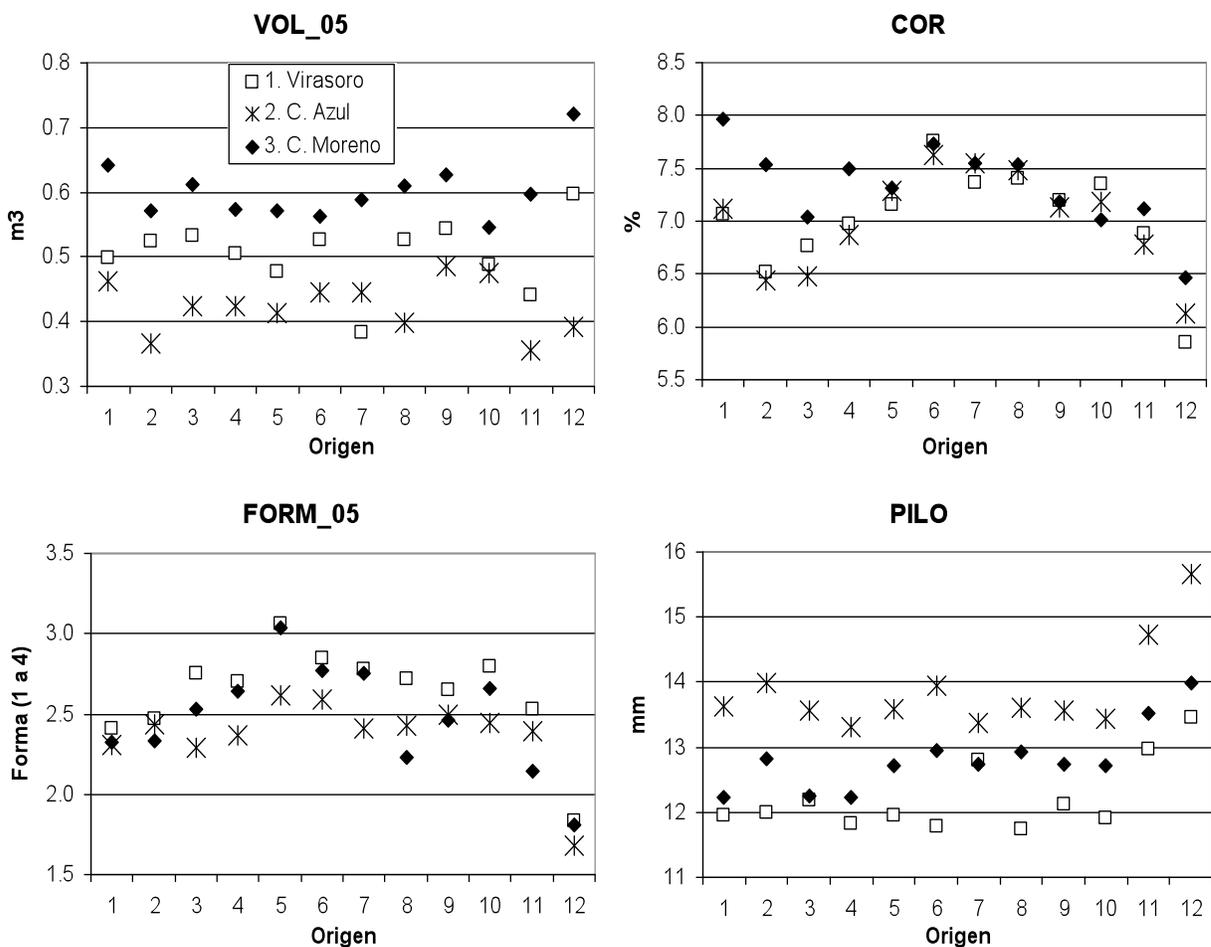


Figura 2.1. Valores promedio a nivel de origen a los 8.5 años de edad para volumen (VOL_05), porcentaje de corteza (COR), rectitud del fuste (FORM_05) y penetración del Pilodyn (PILO).

2.5.2. Componentes de varianza y heredabilidad

El ensayo en el Sitio 1 presentó un mejor control de la variación ambiental en las características de crecimiento (DAP, HT y VOL), con un componente de varianza del error menor que en los otros dos sitios; en cambio, para las características FORM, COR y PILO la proporción de varianza ambiental es semejante en los tres sitios (Anexo 7). En el análisis conjunto, el componente de varianza del error fue del 91% para las características de crecimiento, del 85% para FORM y COR y del 81% para PILO, con respecto a la varianza total. De acuerdo al comportamiento de los componentes de varianza, es posible agrupar a las características en dos clases: DAP, HT y VOL (a ambas edades) presentan varianzas a nivel de familias mucho mayores que a nivel de origen, mientras que en FORM, COR y PILO la diferencia entre ambos componentes de varianza es menos marcada (Cuadro 2.4). MacDonald *et al.* (1997) encontraron

estructuras genéticas similares en *E. globulus*, con valores de ϕ cercanos a 0.30 para DAP y a 0.50 para Pilodyn. En *E. urophylla*, la fracción de varianza debida a origen para diámetro y altura también fue muy pequeña (Wei y Borralho, 1998). López *et al.* (2005) encuentran valores de ϕ entre 0.22 y 0.44 para penetración del Pilodyn en *E. grandis*, semejantes a los encontrados en este trabajo. Wei y Borralho (1997) también encontraron un efecto importante del origen para el porcentaje de corteza en *E. urophylla*, pero para penetración de Pilodyn el efecto fue casi nulo. Con base en los datos de este estudio, es posible tener una respuesta importante en FORM, COR y PILO a partir de la selección a nivel de orígenes, mientras que en el caso de DAP, HT y VOL la respuesta a la selección de orígenes sería reducida.

Cuadro 2.4. Proporción del componente de varianza a nivel de orígenes, con respecto a la suma de componentes de orígenes y familias (ϕ), y correlación genética entre sitios a nivel de origen (r_{BO}) y de familia (r_{Bf}).

Característica	ϕ				r_{BO}	r_{Bf}
	1. Virasoro	2. C. Azul	3. C. Moreno	Conjunto		
DAP_01	0.259	0.296	0.431	0.145	0.309	0.709
HT_01	0.324	0.383	0.258	0.134	0.215	0.597
VOL_01	0.221	0.330	0.357	0.100	0.227	0.710
FORM_01	0.436	0.420	0.415	0.514	0.972	0.748
DAP_05	0.189	0.230	0.245	0.089	0.293	0.683
HT_05	0.226	0.317	0.162	0.056	0.168	0.682
VOL_05	0.132	0.267	0.174	0.022	0.088	0.706
FORM_05	0.401	0.339	0.562	0.493	0.940	0.819
COR	0.443	0.550	0.416	0.462	0.821	0.817
PILO	0.344	0.527	0.268	0.346	0.887	0.931

Todas las características mostraron valores de heredabilidad bajos a moderados (Cuadro 2.5). Para cada sitio, las heredabilidades exponen el efecto del control ambiental que se tiene en ellos. Como indican White y Hodge (1989), un mayor error experimental implica mediciones de menor precisión, por tanto, menor heredabilidad. En el Sitio 1, la heredabilidad estimada en las características de crecimiento (DAP, HT y VOL a ambas edades) es dos a tres veces más alta (0.34 a 0.37) que en los otros sitios. En cambio, en rectitud del tronco y proporción de corteza, la heredabilidad es más parecida entre ellos. PILO presentó mayor heredabilidad que las otras características; aunque en este caso los valores no difieren tanto entre sitios, el mayor valor estimado se encontró en el Sitio 3.

Cuadro 2.5. Heredabilidad a nivel individual (h_b^2) para cada sitio y en el análisis conjunto (h^2), para todas las características evaluadas.

Característica	1. Virasoro	2. Cerro Azul	3. Cerro Moreno	Conjunto
DAP_01	0.341 (0.075) [†]	0.082 (0.043)	0.116 (0.045)	0.131 (0.031)
HT_01	0.367 (0.079)	0.093 (0.046)	0.088 (0.043)	0.113 (0.030)
VOL_01	0.351 (0.076)	0.073 (0.041)	0.139 (0.047)	0.137 (0.032)
FORM_01	0.271 (0.066)	0.243 (0.067)	0.294 (0.064)	0.198 (0.039)
DAP_05	0.367 (0.078)	0.111 (0.047)	0.160 (0.050)	0.149 (0.034)
HT_05	0.343 (0.077)	0.100 (0.047)	0.139 (0.049)	0.139 (0.033)
VOL_05	0.363 (0.078)	0.095 (0.044)	0.184 (0.053)	0.156 (0.034)
FORM_05	0.317 (0.071)	0.251 (0.068)	0.220 (0.056)	0.218 (0.041)
COR	0.271 (0.067)	0.193 (0.061)	0.307 (0.069)	0.213 (0.042)
PILO	0.369 (0.080)	0.262 (0.069)	0.454 (0.082)	0.351 (0.057)

[†] Entre paréntesis, el error estándar de estimación.

La heredabilidad de las características de crecimiento y forma del tronco se mantuvo relativamente estable con la edad (Cuadro 2.5). Muchos trabajos señalan que la heredabilidad aumenta con la edad, como en el caso de híbridos de *Eucalyptus* (Bouvet y Vigneron, 1995), *E. urophylla* (Wei y Borralho, 1998), *Pinus ayacahuite* (Farfán-Vázquez *et al.*, 2002) y *P. elliottii* (López, 2006), entre otros. Un aumento marcado de la heredabilidad entre edades juveniles y adultas disminuye la eficiencia de la respuesta de una selección temprana, por lo que es importante conocer la magnitud y el sentido de este cambio para delinear la estrategia de selección. Dado que no hubo cambios importantes en la heredabilidad con la edad, la eficiencia de la selección temprana dependerá en mayor grado de la correlación genética existente entre las mediciones a diferentes edades.

La heredabilidad estimada en el análisis conjunto fue menor que el promedio de los tres sitios, pero con menor error de estimación (Cuadro 2.5). Las características de crecimiento fueron las menos heredables, seguidas por FORM y COR; la penetración del Pilodyn presentó valores dos a tres veces mayores que las características del crecimiento.

Los valores de heredabilidad para las características de crecimiento y rectitud de fuste se encuentran dentro del rango publicado por varios autores en la misma especie (Rocha *et al.*, 2006; Marcó y White, 2002) y en otras del mismo género (Borralho *et al.*, 1992; Marques *et al.*, 1996; Paula *et al.*, 1996; Ipinza *et al.*, 1997; Wei y Borralho, 1998; Sánchez-Vargas *et al.*, 2004). Los valores de heredabilidad reportados para penetración de Pilodyn (Wei y Borralho, 1997; Kube y Raymond, 2002; López *et al.*, 2005) se encuentran por encima de los aquí encontrados,

pero en este trabajo la heredabilidad estimada es dentro de orígenes, y como ya se mencionó el componente de varianza de orígenes tuvo un peso importante en esta característica.

2.5.3. Estabilidad genética

A nivel de orígenes, se encuentran dos comportamientos diferentes en los valores de r_{BO} (Cuadro 2.4). Para las características FORM, COR y PILO, los valores calculados fueron altos ($r_{BO} > 0.8$), mostrando una elevada estabilidad genética entre los sitios de evaluación. Por el contrario, para DAP, HT y VOL, las correlaciones estimadas fueron inferiores a 0.30. Es posible que el desbalance en el número de familias dentro de orígenes entre los sitios y/o el comportamiento del origen local haya contribuido a esta elevada interacción de las características de crecimiento. En la Figura 2.1 se observa que en el ensayo en el Sitio 2, la procedencia argentina tuvo un crecimiento menor al esperado con base en su crecimiento relativo en los otros dos sitios; al excluirla del análisis, y solamente con las familias comunes a los tres sitios, el valor de r_{BO} para estas características se eleva a valores de entre 0.4 y 0.6. El material local proviene de un pequeño huerto clonal y por lo tanto su diversidad genética puede ser menor a la de la semilla de rodales australianos naturales; además, incluye individuos seleccionados fenotípicamente en la región noreste de la provincia de Entre Ríos, que posee condiciones edáficas diferentes a las de los sitios de evaluación.

Todas las características mostraron una moderada a alta estabilidad genética entre sitios a nivel de familias ($0.60 \leq r_{Bf} \leq 0.93$); sin embargo FORM, COR y PILO mostraron valores de r_{Bf} ligeramente mayores que DAP, HT y VOL (Cuadro 2.4). A pesar que el ANOVA señala interacción de las familias con los sitios, los valores de correlación genética entre sitios indican que no hay cambios drásticos en el ordenamiento jerárquico de las familias de un sitio a otro, por lo que se puede considerar una sola población de mejora para la región de estudio. Shelbourne (1972) menciona que valores de r_B mayores a 0.67 indican estabilidad genética, pero con valores inferiores la eficiencia de la selección es afectada si se ignora la interacción. En este trabajo, sólo HT_01 tuvo un valor de r_{Bf} menor (0.60), por lo que con el criterio anterior la interacción genotipo-ambiente a nivel de familias no fue importante para la mayoría de las características. Resultados similares han encontrado Marcó y White (2002) y López *et al.* (2005) en *E. grandis*, MacDonald *et al.* (1997) en *E. globulus*, Wei y Borralho (1998) en *E. urophylla* y Kube y Raymond (2002) en *E. nitens*. Es importante señalar, sin embargo, que los valores de r_{BO} y r_{Bf} reafirman que la estructura genética para DAP, HT y VOL es diferente a la de las otras

características, presentando una menor estabilidad entre los sitios, particularmente a nivel de orígenes.

2.5.4. Correlaciones fenotípicas y genéticas entre características

Las correlaciones entre las características variaron de un sitio a otro (Anexo 8). En el caso de las correlaciones fenotípicas las diferencias en el valor estimado fueron menores de 0.2 y en ningún caso se modificó el signo; en cambio, en las correlaciones genéticas hubo mayores diferencias e incluso cambio de signo en algunos casos. Estos resultados alertan sobre los sesgos que generalmente se obtienen al estimar correlaciones genéticas entre características con base en datos de un solo sitio y su efecto al estimar las respuestas correlacionadas, a pesar que haya una baja interacción genotipo-ambiente.

En el análisis conjunto, DAP, HT y VOL mostraron una correlación fenotípica positiva entre ellas, con valores superiores a 0.50; VOL tuvo una mayor correlación con DAP que con HT. FORM mostró una correlación negativa con las características de crecimiento, en ambas edades; aunque débil, esta correlación indica una tendencia a mayor rectitud de fuste en los árboles con mayor crecimiento. PILO también presentó correlaciones negativas ($-0.35 \leq r_p \leq -0.27$) con DAP, HT y VOL, por lo que los árboles de mayor crecimiento tienden a mostrar menor penetración del Pilodyn. Por el contrario, la correlación FORM y PILO fue positiva, aunque débil ($r_p \leq 0.11$); es decir, los árboles más torcidos tienden a presentar mayor penetración.

Las correlaciones genéticas entre las características de crecimiento fueron mayores que las fenotípicas ($r_g > 0.80$), con errores de estimación bajos. Por el contrario, FORM tuvo correlaciones genéticas muy bajas y con altos errores estándar con todas las características, lo que indica independencia genética entre ellas. La proporción de corteza mostró una correlación negativa y moderada con DAP, HT y VOL, lo cual es deseable para una mayor producción de madera con menor corteza y, por lo tanto, menor desperdicio en su manufacturación. PILO presentó una correlación genética negativa con las características de crecimiento y positiva con FORM; aunque en ambos casos la correlación fue relativamente débil, el signo es favorable ya que la selección para aumentar el crecimiento y la rectitud del fuste ocasionaría un ligero aumento en la densidad de la madera como respuesta asociada. La única correlación genética con signo desfavorable fue entre PILO y COR ($r_g = -0.44$), lo que indica que la selección para

aumentar la densidad de la madera (menor penetración del Pilodyn) ocasionaría un incremento en la proporción de corteza.

La estructura de las correlaciones genéticas encontrada en esta población de *E. grandis* es similar a lo que se ha encontrado en otras especies del mismo género, con excepción de la correlación entre crecimiento y densidad de la madera. Por ejemplo, es común que exista una fuerte correlación positiva entre las características de crecimiento (Matheson y Mullin, 1987; Ipinza *et al.*, 1997; Wei y Borralho, 1997), así como entre éstas y la rectitud del tronco (Matheson y Mullin, 1987), y negativas con el espesor relativo de corteza (Wei y Borralho, 1997). En cambio, varios estudios muestran que la correlación genética entre la velocidad de crecimiento y la densidad de la madera en *Eucalyptus* es negativa (Borralho *et al.*, 1992; Greaves *et al.*, 1997; MacDonald *et al.*, 1997; Wei y Borralho, 1997; Tibbits y Hodge, 1998; Kube y Raymond, 2002), aunque en algunos casos también se han encontrado valores positivos (Moura *et al.*, 1987; Borralho *et al.*, 1992), o cercanos a cero (Ignacio-Sánchez *et al.*, 2005). Wei y Borralho (1997) también encontraron una correlación desfavorable entre la densidad de la madera y la proporción de corteza de *E. urophylla*.

En aquéllas características que se midieron a los 4.5 y 8.5 años, las correlaciones genéticas edad-edad fueron muy altas ($r_g > 0.90$), por lo que es factible hacer selección temprana en cualquiera de ellas, con una ganancia de tiempo importante en el programa de mejoramiento genético. Marques *et al.* (1996) estimaron correlaciones edad-edad similares para el diámetro del árbol en *E. cloeziana*, en edades entre 29 y 80 meses; Wei y Borralho (1998) también encontraron correlaciones edad-edad elevadas para el diámetro y altura de los árboles, especialmente después del primer año de edad. Aunque en la estimación de las correlaciones edad-edad hay cierto efecto de autocorrelación, los valores generalmente no se modifican mucho cuando se excluye dicho efecto (Lambeth *et al.*, 1983).

2.6. CONCLUSIONES

Los resultados del estudio demuestran que *Eucalyptus grandis* es una especie con enorme potencial productivo para las forestaciones comerciales en la región noreste de Argentina, donde la procedencia local crece mejor que los orígenes australianos del noreste de Queensland incluidos en el ensayo, pero con madera de menor densidad. Aunque existe una amplia variabilidad en todas las características evaluadas, la estructura genética y el grado de control

genético difiere entre ellas. En las características de rectitud de fuste, proporción de corteza y penetración del Pilodyn, es posible realizar selección a nivel de orígenes y dentro de ellos, con una respuesta importante, mientras que en las características de crecimiento se debe enfatizar la selección dentro de orígenes. Las correlaciones genéticas entre sitios son suficientemente altas en todas las características como para considerar que la interacción genotipo-ambiente no afectaría al programa de selección. Por lo tanto, es factible trabajar con una sola población de mejora para toda la región de estudio.

Con excepción de la correlación entre la penetración del Pilodyn y la proporción de corteza, todas las correlaciones genéticas entre las características evaluadas fueron favorables en magnitud y signo, por lo que es posible llevar a cabo un programa de mejora genética manejando dichas características en forma independiente o combinada, sin tener efectos colaterales negativos. Por ejemplo, es factible seleccionar para una mayor producción de madera con menor proporción de corteza, y mayor densidad de la madera, sin afectar la rectitud del fuste. Las correlaciones en el tiempo de las características de crecimiento y rectitud de fuste son muy altas ($r_g > 0.90$), por lo que es posible realizar selección temprana para cualquiera de ellas, con una ganancia de tiempo importante en el programa de mejoramiento genético.

CAPÍTULO 3

SELECCIÓN DIRECTA E INDIRECTA Y RESPUESTA CORRELACIONADA EN CARACTERÍSTICAS DE CRECIMIENTO Y PENETRACIÓN DE PILODYN EN PROGENIES DE *Eucalyptus grandis*

3.1. RESUMEN

El objetivo del estudio fue estimar las respuestas esperadas a la selección masal en una población de *Eucalyptus grandis* formada por familias de orígenes del NE de Queensland (Australia) e instalada en tres sitios del NE de Argentina, luego de ser evaluada a los 4.5 y 8.5 años de edad en sus características de crecimiento, rectitud de fuste, proporción de corteza y penetración de Pilodyn. Los resultados muestran que las características de rectitud, volumen y penetración de Pilodyn en la edad de 8.5 años presentan las mayores respuestas relativas, con valores de 8.74, 7.81 y 5.09%, respectivamente. La selección con base en cualquiera de éstas características no impacta de manera significativa sobre las otras. La selección indirecta para aumentar el volumen es más eficiente al utilizar el diámetro (97%) que la altura del árbol (90%). En las condiciones evaluadas, la selección temprana para las características de crecimiento y rectitud de fuste es recomendable en *E. grandis*, ya que presenta eficiencias relativas por año superiores al 155% con respecto a la selección directa a los 8.5 años de edad.

Palabras clave: Respuesta a la selección, selección temprana, eficiencia de selección, parámetros genéticos, calidad de la madera.

3.2. SUMMARY

The objective of the study was to determine the expected responses to masal selection in growth, stem straightness, bark and Pilodyn penetration, in a population of *Eucalyptus grandis* formed by families from NE Queensland (Australia) and established in three sites of NE Argentina, after being evaluated at ages 4.5 and 8.5 years. Stem straightness, volume, and Pilodyn penetration at 8.5 years of age showed the highest relative responses, with values of 8.74, 7.81 and 5.09% respectively. Selection based on any of these traits would not significantly impact the others. Indirect selection to improve volume is more efficient by using stem diameter (97%)

than by using tree height (90%). Under the study conditions, early selection for growth traits and stem straightness is appropriate in *E. grandis*, since it has relative efficiencies per year over 155% over direct selection at age 8.5 years.

Key words: Response to selection, early selection, selection efficiency, genetic parameters, wood quality.

3.3. INTRODUCCIÓN

Los ensayos de orígenes/progenies permiten estimar los componentes genéticos y ambientales de la variación fenotípica de determinada población y sirven como base para iniciar programas de mejoramiento genético forestal (Zobel y Talbert, 1988). El éxito que se espera lograr en el mejoramiento genético está asociado a la capacidad de acierto en la selección de los mejores individuos que serán los progenitores de las próximas generaciones.

De todos los cambios producidos por la selección el que más nos interesa es el de la media poblacional, denominado ganancia genética o respuesta a la selección (Falconer y Mackay, 1996); la posibilidad de estimarla es considerada una de las mayores contribuciones de la genética cuantitativa (Cruz y Regazzi, 1997). La ganancia genética se basa en el principio de que el valor genético promedio de los individuos seleccionados será mayor que el valor promedio de los individuos de la población original. Este avance se mide generalmente como un cambio en la media de la población en la generación siguiente (Zobel y Talbert, 1988). La respuesta a la selección puede ser predicha conociendo o estimando algunos parámetros de la población, como la heredabilidad y la varianza fenotípica de la característica de interés, y por medio de esta información orientar de manera efectiva el programa de mejoramiento genético.

En las plantaciones forestales, siempre se ha buscado reducir el tiempo de cosecha lo más posible, maximizando la producción de madera por árbol y unidad de superficie. Además, en las últimas décadas, la calidad de la madera ha pasado a un plano importante dentro de los programas de mejora genética forestal, por el valor agregado sobre el producto final; en este caso, entendiéndose por calidad a una serie de atributos que hacen que la madera sea apropiada para ciertos usos. Varios factores afectan la calidad de la madera, entre los que se pueden destacar la densidad y la constitución química. La densidad es una de las propiedades físicas más

importantes para la caracterización de la madera, pues se correlaciona estrechamente con muchas otras propiedades físicas y mecánicas de este material (Pinheiro, 1999; Adorno y Garcia, 2003).

El estimar la respuesta esperada, tanto en características de crecimiento como de calidad de madera, ha sido preocupación en muchos programas y especies forestales, tanto en gimnospermas como en latifoliadas. Algunos ejemplos de estudios que evalúan la respuesta a la selección en especies de *Eucalyptus* incluyen los de Paula *et al.* (1996, 2002) en *E. camaldulensis*; Borralho *et al.* (1992) en *E. globulus*; Kageyama y Vencovsky (1983), Duda *et al.* (1997), Gonçalves *et al.* (1997), Marcó y White (2002), Santos *et al.* (2003), y Rocha *et al.* (2006) en *E. grandis*; Tibbits y Hodge (1998) y Kube y Raymond (2002) en *E. nitens*; Marques *et al.* (1996) en *E. cloeziana*, y Wei y Borralho (2000) en *E. urophylla*.

En los programas de mejora forestal es indispensable conocer las respuestas correlacionadas asociadas a la selección realizada por una característica, ya que puede tener impactos negativos en otras características de importancia económica. Además, en situaciones en que se desea mejorar un carácter de difícil selección (por su dificultad de identificación, medición o su baja heredabilidad), el empleo de otro carácter correlacionado con el primero, con mayor heredabilidad y fácil de medir, puede ser una manera de lograr una mayor respuesta (Falconer y Mackay, 1996). La respuesta correlacionada depende de los parámetros genéticos de las características involucradas, incluyendo sus heredabilidades, pero principalmente de la correlación genética existente entre ellas.

El establecimiento y mantenimiento de grandes ensayos de progenies en diferentes ambientes por períodos extensos es costoso y arriesgado, y la ganancia genética por unidad de tiempo es reducida (Wu, 1998), lo que dificulta el rápido avance en la mejora forestal. Estas desventajas se pueden evitar por medio de la selección temprana, la que permite incrementar la intensidad de selección o reducir el tamaño de los ensayos, acortar el intervalo entre generaciones y utilizar la información temprana para hacer más eficiente la selección a una edad posterior (Wu, 1998). La selección temprana permite el establecimiento de plantaciones con material mejorado con la consiguiente ganancia económica para la región, y además permite una corrección rápida en el programa de mejoramiento ante cambios en la demanda de productos o cambios ambientales. Por todo esto, en los programas de mejora genética es crítico determinar la edad a la cual los árboles o las familias en ensayos genéticos se pueden seleccionar de forma confiable para

obtener una respuesta eficiente en las características de interés económico (Vargas-Hernández y Adams, 1992).

Los estudios sobre selección temprana se han basado generalmente en determinar la eficiencia de selección de una sola característica sobre la misma característica en una edad posterior; sin embargo también es posible evaluar la eficiencia de la selección temprana de cierta característica sobre varias otras (Nebgen y Lowe, 1985), o de varias características en diferentes edades sobre una de interés en la edad madura (Cotterill y Dean, 1988). En varias especies leñosas se ha trabajado en estimar el potencial de la selección en edades juveniles con relación a edades adultas, entre ellos los realizados por Hodge y White (1992) en *Pinus elliottii*; Lambeth *et al.* (1983) en *P. taeda*; Vargas-Hernández y Adams (1992) en *Pseudotsuga menziesii*; Gonçalves *et al.* (1997) en *E. grandis*, y Kumar y Singh (2001) en *Populus deltoides*.

En este capítulo se utilizaron las estimaciones de parámetros genéticos (varianzas fenotípicas, heredabilidad y correlaciones genéticas) de una población de *E. grandis* establecida en el NE de Argentina, con el fin de estimar las respuestas esperadas por selección directa en las características de crecimiento, rectitud de fuste y penetración de Pilodyn (como estimador de la densidad de la madera) y de sus respuestas correlacionadas, así como la eficiencia de la selección temprana en las características de crecimiento y rectitud de fuste, y de esta manera tener las herramientas necesarias para definir un programa de mejora genética para la especie en la región mencionada.

3.4. MATERIALES Y MÉTODOS

3.4.1. Material biológico y diseño experimental

En el estudio se incluyó un ensayo de orígenes/progenies plantado en noviembre de 1996 en tres sitios de la región noreste de Argentina (Provincias de Corrientes y Misiones), entre 27° y 28° de latitud S y de 100 m a 500 m de altitud (Anexo 1). El diseño experimental utilizado fue el de bloques completos aleatorizados, con parcelas de un solo árbol y 20 repeticiones por sitio. Se utilizaron familias de medios hermanos maternos de polinización libre, representando 11 orígenes (rodales naturales) de la región norte de Queensland (Australia), entre 16° y 19° de latitud Sur, y una raza local de Argentina, utilizada como testigo. Se utilizó un total de 156 familias en el ensayo, 111 de ellas comunes en los tres sitios. Se empleó un espaciamiento de 3 x 3 m, con preparación total del suelo y control de malezas durante todo el período de evaluación.

3.4.2. Características evaluadas y análisis estadístico

A los 4.5 años de edad se midió el diámetro del tronco a 1.30 m (DAP_01), la altura total del árbol (HT_01), y la rectitud del tronco (FORM_01). A los 8.5 años de edad se repitieron las mediciones de crecimiento (DAP_05, HT_05 y FORM_05), y se midió además el espesor de corteza y la penetración del Pilodyn. La rectitud del árbol se evaluó en forma visual, con una escala de 1 (tronco recto) a 4 (tronco torcido). Con los datos de diámetro y altura total se calculó el volumen total con corteza (VOL_01 y VOL_05) por medio de la fórmula desarrollada para la región por Crechi *et al.* (2006).

La penetración en la madera se midió a 1.30 m de altura con un Pilodyn 6J (PILO) en dos puntos opuestos del tronco (orientación Este-Oeste). El espesor de corteza se midió con un calibre en las dos “ventanas” de descortezado hechas para la medición con Pilodyn. Para el análisis, el espesor de corteza (COR) se expresó en porcentaje de corteza con respecto al diámetro total. En el Capítulo 2 se describen con mayor detalle las mediciones realizadas.

Los datos se analizaron en forma conjunta para los tres sitios, incluyendo solo los árboles existentes en la segunda edad de medición, correspondientes al 63.3, 65.9 y 56.0 % de los árboles plantados inicialmente en cada sitio. Los datos de DAP, HT, VOL y COR se estandarizaron con el fin de remover los efectos de escala, dividiendo cada valor por la desviación estándar del bloque de pertenencia (Falconer y Mackay, 1996; White, 1996). A diferencia de las otras características, FORM y PILO no fueron estandarizadas, ya que presentaron varianzas fenotípicas similares entre sitios.

Para la estimación de las varianzas de cada factor, se utilizó el método REML del procedimiento MIXED en el paquete estadístico SAS (SAS, 2002), con el siguiente modelo lineal mixto:

$$Y_{ijkl} = \mu + S_l + B_{i(l)} + O_j + SO_{ij} + F_{k(j)} + SF_{lk(j)} + \varepsilon_{ijkl}$$

donde Y_{ijkl} es el comportamiento de la variable respuesta en el árbol del i -ésimo bloque del l -ésimo sitio, perteneciente al la k -ésima familia del j -ésimo origen; μ es la media general; S_l es el efecto del l -ésimo sitio de ensayo; $B_{i(l)}$ es el efecto del i -ésimo bloque dentro del l -ésimo sitio; O_j es el efecto del j -ésimo origen; $F_{k(j)}$ es el efecto de la k -ésima familia dentro del j -ésimo origen; ε_{ijkl} es el error aleatorio correspondiente a la observación Y_{ijkl} , y las combinaciones de letras

representan las interacciones entre los factores correspondientes. Bloques y sitios se consideraron de efectos fijos, y los demás de efectos aleatorios.

Con las varianzas estimadas para cada característica se calculó la heredabilidad en sentido estricto a nivel individual dentro de orígenes, con la fórmula descrita por Marcó y White (2002). La varianza aditiva se calculó como 3 veces la varianza de familias, considerando un posible efecto de parentesco y de presencia de hermanos completos dentro de las familias de polinización abierta (Squillace, 1974). También se calcularon las correlaciones genéticas entre todas las características analizadas, tanto a la misma edad como a diferentes edades, utilizando la ecuación típica, descrita por Falconer y Mackay (1996). La covarianza genética entre ambas variables se calculó con el procedimiento descrito por White y Hodge (1989).

En análisis previos se encontró que la correlación genética *Tipo B* (r_{Bg}) para todas las características indican una interacción genotipo-ambiente reducida, por lo que en la propuesta de mejora se consideró la selección de individuos (selección masal) en toda la población (los tres sitios en conjunto) para la formación de una nueva población de mejora de la siguiente generación.

3.4.3. Respuesta a la selección y respuesta correlacionada

La respuesta esperada a la selección masal para una característica dada, se calculó con la fórmula (Falconer y Mackay, 1996):

$$G_x = \frac{1}{2} i_x h_x^2 \sigma_{Px}$$

y si se expresa en forma relativa (porcentual) con respecto a la media de la población original, entonces:

$$G_x (\%) = \frac{\frac{1}{2} i_x h_x^2 \sigma_{Px}}{\bar{X}} * 100 = \frac{1}{2} i_x h_x^2 CV_x (\%)$$

donde G_x es la respuesta o ganancia esperada para la característica x , i_x es la intensidad de selección aplicada, h_x^2 es la heredabilidad en sentido estricto, σ_{Px} es el desvío estándar fenotípico para esa característica, \bar{X} es la media estimada de la población para la característica x y $CV_x(\%)$ es el coeficiente de variación ($\frac{\sigma_{Px}}{\bar{X}} * 100$). El coeficiente de $\frac{1}{2}$ es debido al tipo de selección realizada, donde se cosecha semilla de los individuos selectos, pero no se practica un control de

los individuos que aportan el polen para esta semilla (Namkoong, 1979), el que se asume es de toda la población.

Cuando existe cierta correlación genética entre dos características y se aplica una presión de selección sobre una de ellas, se espera una respuesta correlacionada sobre la otra. Esta respuesta, expresada en forma relativa, está dada por (Falconer y Mackay, 1996):

$$GC_y(\%) = \frac{\frac{1}{2}i_x h_x h_y r_{g(x,y)} \sigma_{P_y}}{\bar{Y}} * 100 = \frac{1}{2}i_x h_x h_y CV_y(\%)$$

donde: GC_y es la respuesta correlacionada en la característica y cuando la selección se realiza sobre la característica x ; h_x y h_y son la raíz cuadrada de la heredabilidad en sentido estricto de las características x e y , respectivamente; $r_{g(x,y)}$ es la correlación genética entre ambas características, σ_{P_y} es el desvío estándar fenotípico para la característica y , y los otros componentes son definidos igual que en la respuesta directa. Teniendo como meta el seleccionar 300 individuos de la población total remanente en los ensayos a los 8.5 años (4880 árboles), con igual presión de selección dentro de cada origen, la intensidad de selección utilizada es igual a 1.967.

Dentro de las características de crecimiento, podemos considerar que el volumen es la principal que interesa mejorar. Por otro lado, es posible buscar árboles de mejor rectitud, menor penetración de Pilodyn o menor proporción de corteza, por lo que se calculó la respuesta esperada por selección directa para cada una de estas cuatro características (VOL_05, FORM_05, COR y PILO), y se observó el impacto de la selección (como respuesta correlacionada) sobre las demás.

Por otro lado, se calculó la eficiencia de la selección indirecta de VOL_05, utilizando como características de selección DAP_05 o HT_05. La eficiencia de la selección indirecta con respecto a la selección directa, considerando la misma intensidad de selección aplicada en ambas alternativas, se calculó de la siguiente manera (Falconer y Mackay, 1996):

$$Eficiencia_{Sel.Indirecta} = \frac{GC_y}{G_y} = r_{g(x,y)} \frac{h_x}{h_y}$$

3.4.4. Selección temprana

La selección temprana es un caso particular de la selección indirecta, donde se espera una respuesta sobre la misma característica evaluada a diferente edad. En la selección temprana

también se puede utilizar como criterio de selección una característica distinta a la de interés en la edad adulta. Dado que la selección temprana permite una reducción del tiempo en el ciclo de mejora genética, la eficiencia de ésta se calcula como:

$$Eficiencia_{Sel.Tempranal\ Año} = r_{g(j,m)} \frac{i_j h_j T_m}{i_m h_m T_j}$$

donde: $r_{g(j,m)}$ es la correlación genética existente para la característica de selección en una edad (j) y la misma u otra característica a una edad posterior (m), i_j e i_m representan la intensidad de selección aplicada en cada edad, h_j y h_m son la raíz cuadrada de la heredabilidad en sentido estricto de las características en cada edad, y T_j y T_m indican la duración total del ciclo de mejora en cada escenario de selección.

La duración del ciclo de mejora se calcula como la edad de selección más el tiempo necesario para obtener material seminal de la población seleccionada (Wu, 1999). En este caso, *E. grandis* es una especie precoz en su floración en la región de estudio, y bajo la propuesta de mejora realizada, el ciclo de mejora se calculó cercano a la edad de medición: 5 años para una selección temprana (T_j) y 9 para la más tardía (T_m).

La presión de selección aplicada en ambas edades fue la correspondiente a seleccionar los mejores 300 árboles sobre la población existente en el momento de selección: 4.82% ($i_j=2.075$) para la selección a los 4.5 años y 6.15% ($i_m=1.967$) para la selección a los 8.5 años, siempre seleccionando igual proporción de individuos dentro de cada origen.

3.5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

3.5.1. Respuesta a la selección

La respuesta esperada por selección directa varió de 2.55% en COR hasta 8.74% en FORM_05 (Cuadro 3.1), mostrando que en cualquiera de ellas es posible realizar selección para mejorar la población. Las respuestas con signo negativo en FORM_05, COR y PILO, indican que la dirección deseable de selección se realiza con el fin de disminuir la media de la población futura. Dentro de las características evaluadas, FORM_05, VOL_05 y PILO se pueden considerar como las más importantes a mejorar, siendo justamente las que poseen las mayores respuestas relativas. A pesar de que PILO es la característica con mayor heredabilidad, posee un bajo coeficiente de variabilidad, por lo que se espera una ganancia genética moderada; en cambio,

FORM_05 y VOL_05, a pesar de tener menor heredabilidad, poseen un alto coeficiente de variabilidad, lo cual aumenta la respuesta esperada.

Cuadro 3.1. Respuesta directa esperada en la población de mejora, e impacto sobre las otras características como respuesta correlacionada.

Característica de selección [†]	Respuesta directa [‡]	Impacto sobre la característica correlacionada [¶]			
		VOL_05	FORM_05	COR	PILO
VOL_05	0.1525 (7.81)		-0.0345 (-1.39)	-0.0362 (-0.76)	-0.0791 (-0.61)
FORM_05	-0.2167 (-8.74)	0.0339 (1.73)		-0.0168 (-0.35)	-0.0856 (-0.66)
COR	-0.1210 (-2.55)	0.0531 (2.72)	-0.0250 (-1.01)		0.2088 (1.61)
PILO	-0.6616 (-5.09)	0.0411 (2.10)	-0.0452 (-1.82)	0.0738 (1.55)	

[†] Las unidades de medición se encuentran estandarizadas a excepción de FORM y PILO. Las ganancias con signo negativo, corresponden a características donde se busca disminuir el valor medio de la siguiente generación.

[¶] Entre paréntesis, ganancia relativa en relación a la media poblacional en porcentaje.

Las respuestas estimadas consideran selecciones individuales dentro de los orígenes; sin embargo, dado que FORM_05, COR y PILO presentaron una proporción importante de la varianza a nivel de origen (Cuadro 2.4, Capítulo 2), se esperaría una mayor respuesta en estas características al realizar selección entre y dentro de orígenes simultáneamente. Por otro lado, la ventaja de realizar selección dentro de todos los orígenes es más bien estratégica, ya que permite mantener una mayor diversidad genética (base genética más amplia) en la población de mejora de la siguiente generación.

En la literatura existe una amplia variabilidad en la respuesta a la selección en *E. grandis*, en función del tipo de selección, de la intensidad aplicada, y de la población particular (Duda *et al.*, 1997; Xavier *et al.*, 1997; Santos *et al.*, 2003; Martins *et al.*, 2003, 2005; Rocha *et al.*, 2006). Sin embargo, en un contexto de selección similar al de este trabajo, Kageyama y Venkovsky (1983) obtienen respuestas esperadas de solamente 1.2%, 1.6% y 1.5% para DAP, HT y FORM respectivamente, muy inferiores a las estimadas en este trabajo; a pesar de que el coeficiente de variación (CV) en DAP es semejante al de esta población, la heredabilidad fue muy baja; por el contrario, la heredabilidad en FORM fue semejante, pero tuvo un CV muy reducido. Gonçalves *et al.* (1997) estimaron una ganancia del 13.8% en DAP a los 5 años de edad, pero en una población evaluada en un solo sitio, por lo que la heredabilidad pudo haber sido sobre-estimada. Marcó y White (2002) estimaron ganancias cercanas al 5% en VOL y FORM, con un CV para VOL semejante al de este estudio pero cercano a la mitad en FORM. Diversos trabajos coinciden en que estas características son susceptibles a mejorarse, y que esta mejora seguramente es de

importancia económica, pero las respuestas esperadas estarán siempre sujetas a las particularidades genéticas de cada población.

Los valores medios esperados en la población mejorada son preferibles a los de la procedencia local utilizada como testigo solo en el caso de PILO (Anexo 5), pero no en las otras características (VOL_05, FORM_05 y COR). Por lo tanto, podría parecer inapropiado plantear un programa de mejora para la región utilizando solo la población seleccionada aquí; sin embargo, es posible combinar ésta con otras poblaciones de mejora para aumentar la diversidad genética sin disminuir la productividad de las plantaciones de la región.

3.5.2. Impacto correlacionado y eficiencia de la selección indirecta

La selección directa de cualquiera de las cuatro características principales, muestran que el impacto sobre las otras no es significativo, ya que en todos los casos se obtienen respuestas relativas inferiores al 3% (Cuadro 3.1). Esto señala que es factible hacer selección en una característica sin perjudicar la media de la población futura en las demás. La única excepción es COR si seleccionamos para disminuir la penetración del Pilodyn, o viceversa. Dado que el valor económico de una mejora en la densidad de la madera puede ser mayor que el del espesor de corteza, es posible priorizar PILO como característica de selección antes que COR.

En las características de crecimiento (DAP_05, HT_05 y VOL_05) las altas correlaciones genéticas existentes entre ellas (Anexo 8) permiten la realización de selección indirecta, con eficiencias muy altas. Las ganancias estimadas, tanto en respuestas directas como correlacionadas, junto con las consideraciones sobre los valores económicos de las características, son las herramientas que permiten definir cual o cuales de ellas deberán ser incluidas en la fase de selección. Considerando el volumen como la característica de mayor interés en lo que respecta a productividad, es posible realizar selección en función del diámetro, obteniendo una eficiencia del 97.6% a la esperada en el volumen (Cuadro 3.2), con un menor error de medición y con la ventaja operativa que implica el no tener que medir la altura de los árboles. En cambio, la selección con base en la altura de los árboles, además de ser más costosa, es menos eficiente en su respuesta en volumen.

Sánchez-Monsalvo *et al.* (2003) también encontraron una alta eficiencia en la selección indirecta del volumen en *Cedrela odorata*, pero con mayor respuesta al utilizar la altura, con eficiencias de 83 y 109% al usar diámetro y altura, respectivamente. En *Pinus ayacahuite*,

Farfán-Vázquez *et al.* (2002) encontraron eficiencias correlacionadas de 87% en diámetro al seleccionar por altura y de 92% en altura al usar diámetro. Paula *et al.* (2002) en *E. camaldulensis* mencionan eficiencias de selección correlacionada para volumen superiores al 74%, al usar diámetro o altura.

Cuadro 3.2. Respuesta correlacionada esperada y eficiencia de la selección indirecta entre las características de crecimiento.

Característica de selección [†]	Respuesta directa [¶]	Respuesta correlacionada [§]		
		DAP_05	HT_05	VOL_05
DAP_05	0.1460 (3.35)		0.1287 (94.6)	0.1488 (97.6)
HT_05	0.1360 (1.87)	0.1286 (88.1)		0.1373 (90.0)

[†] Las unidades de medición se encuentran estandarizadas.

[¶] Entre paréntesis, ganancia relativa en relación a la media poblacional en porcentaje.

[§] Entre paréntesis, eficiencia de selección indirecta en porcentaje de la respuesta por selección directa.

Para obtener materiales genéticos realmente superiores es necesario que la población seleccionada reúna simultáneamente una serie de atributos favorable que le confieran rendimiento comparativamente más elevado y que satisfaga las exigencias del consumidor. La selección con base en una o pocas características conduce a un producto final superior en relación a los caracteres seleccionados, pero con un desenvolvimiento no tan favorable en relación a varios otros caracteres no considerados. Cruz y Regazzi (1997) señalan que la teoría del “Índice de Selección” parece ser una alternativa eficiente para la mejora simultánea de un conjunto de caracteres de importancia económica. Las respuestas correlacionadas aquí obtenidas, permiten inferir que si se quiere mejorar simultáneamente características de productividad con las de rectitud de fuste y/o de penetración de Pilodyn, sería necesario la utilización de un índice combinado de estas variables. El índice permitiría obtener, en conjunto, mejores respuestas en todas ellas, como lo han planteado otros autores en varias especies (Borralho *et al.*, 1992; Wei y Borralho, 2000; Lee, 2001; Marcó y White, 2002; Paula *et al.*, 2002; Martins *et al.*, 2006).

3.5.3. Eficiencia de la selección temprana

Como era de esperar por las altas correlaciones genéticas existentes en las cuatro características medidas a diferente edad (DAP, HT, VOL y FORM), la selección a los 4.5 años de edad es una opción válida para *E. grandis* en las condiciones ambientales ensayadas, con eficiencias por año involucrado de entre 155 y 181% (Cuadro 3.3). Como menciona Wu (1999), la varianza genética, la heredabilidad y la respuesta a la selección, así como la correlación entre

edades, disminuirán después de cada generación de selección, por lo que esta comparación de eficiencias es válida solamente para la primera generación de selección temprana.

Cuadro 3.3. Eficiencia relativa por año de la selección temprana en las características de crecimiento y rectitud de fuste en la población de mejora, e impacto sobre las otras características.

Criterio de selección	Eficiencia relativa (%)					
	DAP_05	HT_05	VOL_05	FORM_05	COR	PILO
DAP_01	174.8	163.3	169.7	11.9	44.0	19.3
HT_01	135.0	155.8	136.0	28.8	57.4	36.4
VOL_01	182.1	178.2	177.1	20.0	47.0	23.7
FORM_01	7.5	32.4	14.7	181.1	13.3	30.4

En la región de estudio, la edad de rotación en las plantaciones de *E. grandis*, varían entre 10 a 14 años (Carpineti *et al.*, 1995; Sánchez-Acosta y Vera, 2005), dependiendo del destino que se le fuera a aplicar a la madera. Por lo tanto una selección a los 4.5 años, es superior a $\frac{1}{3}$ del ciclo de rotación, como propone Kang (1985) como edad mínima para la selección temprana. A su vez, el alto número de familias con el que cuentan los ensayos, proporciona un bajo riesgo de error en la estimación de la respuesta esperada (Magnussen y Yanchuk, 1993).

Varios trabajos también señalan que la selección a edades tempranas es una alternativa viable y con grandes ahorros dentro de los programas de mejora genética forestal. En *Pinus elliottii*, López (2006) estima eficiencias por año para la selección temprana de entre 150% y 182% para volumen en edades de 3 a 9 años, con respecto a la selección a los 15 años de edad. Al seleccionar con base en el diámetro del tronco en *E. cloeziana*, Marques *et al.* (1996) obtienen eficiencias relativas por año entre 11% y 68% superiores que la selección a los 6.5 años de edad, concluyendo que la selección a los 29 meses de edad resulta en ganancias por unidad de tiempo superiores que cualquier otra edad posterior de selección.

Al comparar las respuestas correlacionadas a partir de la selección temprana, vemos que al seleccionar en función del diámetro de los árboles a los 4.5 años, se obtiene una alta eficiencia en volumen, con el ahorro considerable en costos y tiempo de medición que esto implica. Un punto importante a destacar es que la selección temprana en función del diámetro es más eficiente en la respuesta de la altura total en la segunda edad, que la selección temprana por altura directamente. A excepción de las características de crecimiento, el impacto de la selección temprana sobre las demás, medido por la respuesta correlacionada, es irrelevante en todas ellas

(Cuadro 3.3). Esto implica que la selección temprana para aumentar productividad no ocasionaría ningún efecto negativo sobre las otras características consideradas en el estudio; sin embargo, si también se desea mejorarlas, deben manejarse como otras características más dentro del programa de mejora.

3.6. CONCLUSIONES

Con las estimaciones realizadas, podemos confirmar que la respuesta a la selección es aceptable para cualquiera de las características estudiadas, obteniendo importantes ganancias en rectitud de fuste, volumen y calidad de la madera (con base en la penetración del Pilodyn). A su vez, el impacto de la selección en cualquiera de las características sobre las demás es prácticamente nulo. La selección indirecta utilizando el diámetro o la altura con el fin de mejorar el volumen es posible, siendo más conveniente la selección con base al diámetro a 1.3 m, ya que tiene un menor costo operativo de medición y evaluación. De la misma manera, la selección temprana para diámetro, altura, volumen y rectitud de fuste es viable y recomendable en *E. grandis* en las condiciones evaluadas, ya que proporciona mayor eficiencia por unidad de tiempo que la selección a los 8.5 años de edad, sin ocasionar impactos negativos sobre las otras características consideradas en el estudio. Debido a la relativa independencia de las características, para mejorar tanto la productividad, como la rectitud del fuste y/o la calidad de la madera (medida con base en la penetración del Pilodyn), es necesario utilizar otros esquemas de selección como la mejora en varias etapas (selección en tandem), o la utilización de un índice que combine a las características de interés.

CAPÍTULO CUATRO

SELECCIÓN INDIRECTA DE LA DENSIDAD DE LA MADERA EN PROGENIES DE *Eucalyptus grandis*

4.1. RESUMEN

Con el propósito de evaluar la eficiencia de la selección indirecta en la mejora de la densidad de la madera utilizando el Pilodyn, se estimaron los parámetros genéticos de la densidad de la madera en la sección transversal del tronco (DM_{SEC}) y en la parte externa de esta sección (DM_{EXT}), así como de la penetración del Pilodyn (PILO) en una población de *Eucalyptus grandis* formada por familias de orígenes del NE de Queensland (Australia) plantadas en tres sitios del NE de Argentina. La densidad de la madera presentó una variación genética significativa tanto en la sección transversal como en la parte externa, con una heredabilidad de 0.22, lo que permite estimar una respuesta modesta a la selección en esta característica. Sin embargo, dado que PILO mostró un control genético más elevado ($h^2 = 0.33$) y una alta correlación genética con las otras características ($|r_g| > 0.86$), la selección indirecta por medio del Pilodyn puede ser tan eficiente como la selección directa pero con un costo de solamente el 5% de ésta.

Palabras clave: Densidad de la madera, Pilodyn, correlación, selección indirecta.

4.2. SUMMARY

With the purpose of evaluating the efficiency of the indirect selection in the improvement of the density of the wood using the Pilodyn, the genetic parameters of the wood density were estimated in the traverse section of the stem (DM_{SEC}) and in the external portion of this section (DM_{EXT}), as well as of the Pilodyn penetration (PILO) in a population of *Eucalyptus grandis* formed by families from NE of Queensland (Australia) planted in three sites of the NE of Argentina. The wood density showed a significant genetic variation in the traverse section and in the external portion, with a heritability of 0.22, who lets estimate a modest response to the selection in this traits. However, since PILO showed a higher genetic control ($h^2 = 0.33$) and a high genetic correlation with the other characteristics ($|r_g| > 0.86$), the indirect selection by means of the Pilodyn can be as efficient as the direct selection but with a cost of only the 5% of this.

Key-words: Wood density, Pilodyn, correlation, indirect selection.

4.3. INTRODUCCIÓN

Dentro de las características de interés en las plantaciones forestales, siempre se ha buscado maximizar en el menor tiempo posible la producción de madera por planta y por unidad de superficie forestada. Pero en los últimos tiempos la calidad de la madera ha pasado a un plano importante en la producción forestal, provocando cambios en el manejo silvícola y dentro de los programas de mejora genética. La calidad de la madera se puede definir como la serie de atributos que hacen que ésta sea apropiada para ciertas funciones. Esto obliga a tener definido de antemano el o los usos a los que será destinada la madera, ya que algunas características son deseables para determinadas aplicaciones, pero indeseables para otras.

Varios factores determinan la calidad de la madera: biológicos, físicos, mecánicos, estéticos y estructurales. Dentro de las diversas características, la densidad es una de las propiedades físicas más importantes para la caracterización de la madera, pues se correlaciona estrechamente con muchas otras propiedades físicas y mecánicas de este material (Varghese *et al.*, 1995; Pinheiro, 1999; Adorno y Garcia, 2003; Dias y Lahr, 2004; Lobão *et al.*, 2004; Santos *et al.*, 2004); mediante la medición de la densidad de la madera se pueden diferenciar lotes de madera con distintas características mecánicas (Lobão *et al.*, 2004). Además, es común que la densidad de la madera presente una variación significativa dentro de las poblaciones, y esta variación tiene en parte un origen genético, por lo que existe la posibilidad de manipular esta propiedad en programas de mejora dirigidos a atender las necesidades de los usuarios (Malan, 1991; Xavier *et al.*, 1997).

Sin embargo, dado que la medición de características que determinan la calidad de la madera es comúnmente mucho más costosa y requiere de mayor tiempo que las características de crecimiento, siempre ha habido cierta resistencia de incluir este tipo de rasgos en los programas de mejora genética (Adams *et al.*, 1990; Xavier *et al.*, 1997). Las mediciones indirectas, tales como la utilización de Pilodyn (penetración en la madera), resistógrafo, espectroscopia infrarroja (NIRS) o métodos radiográficos, que se pueden realizar con mayor facilidad en una gran cantidad de muestras, se han propuesto como alternativa a las determinaciones de la calidad de la madera para los programas operacionales (Moura *et al.*, 1987; Adams *et al.*, 1990; Greaves *et al.*, 1996; Mattos *et al.*, 1998; Lima *et al.*, 2002; Trugilho *et al.*, 2002; Isik y Li, 2003; Dvorak, 2004; Poke *et al.* 2004). La eficacia de estos rasgos indirectos depende del control genético relativo y de la

correlación genética con el rasgo de interés, parámetros que pueden variar extensamente entre las especies o poblaciones (Wei y Borralho, 1997; Arnold y Cuevas, 2003).

El Pilodyn es un instrumento de mano, originalmente desarrollado para determinar el grado de pudrición de los postes telefónicos (Hoffmeyer, 1978). Su funcionamiento se basa en la medición de la penetración de una aguja de acero empujada con una fuerza conocida, donde la penetración es inversamente proporcional a la densidad de la madera. El Pilodyn no brinda la densidad real de la madera, pero es una manera efectiva y eficiente de estimarla y permite ordenar diferentes grupos (Hansen, 2000). Este instrumento ha demostrado en diversos trabajos ser efectivo en la evaluación de gran número de árboles (Cown, 1978; Hoffmeyer, 1978; Moura *et al.*, 1987; King *et al.*, 1988; MacDonald *et al.*, 1997; Tibbits y Hodge, 1998; Koch y Fins, 2000; López *et al.*, 2003, 2005), con un costo reducido por muestra. A pesar de ser menos preciso que la medición directa en el disco de madera, Greaves *et al.* (1996) demostraron que la valoración de la densidad con Pilodyn puede rendir la misma ganancia que la selección directa debido a su manifiesto menor costo y a la mayor intensidad de selección que se puede aplicar.

El objetivo del trabajo desarrollado en el siguiente capítulo fue determinar el grado de correlación fenotípica y genética entre la penetración del Pilodyn y la densidad de la madera en una población de *Eucalyptus grandis* de 8.5 años de edad, y evaluar la ventaja de utilizar este instrumento en la selección indirecta para mejorar la densidad de la madera de la población.

4.4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.4.1. Material biológico, diseño experimental y características evaluadas

El estudio se realizó en un ensayo de orígenes/progenies plantado en noviembre de 1996 en tres sitios de la región noreste de Argentina (Provincias de Corrientes y Misiones), entre 27° y 28° de latitud S y de 100 m a 500 m de altitud (Anexo 1). El diseño experimental original de los ensayos fue el de bloques completos aleatorizados con parcelas de un solo árbol en 20 repeticiones por sitio y con 112 a 156 familias de 11 orígenes (rodiales naturales) de la región noreste de Queensland (Australia), entre 16° y 19° de latitud Sur, y una raza local de Argentina, utilizada como testigo. El espaciamiento de plantación fue de 3 x 3 m, con preparación total del suelo y control de malezas durante todo el período de evaluación. En este análisis solo se consideraron entre 7 y 10 repeticiones por sitio de 30 familias comunes en los tres sitios de

evaluación (Anexo 8). Esta subpoblación tomada para la evaluación, representó la variación familiar encontrada en crecimiento y en penetración de Pilodyn para cada sitio.

A los 8.5 años de plantado, en todos los árboles de la subpoblación se midió la facilidad de penetración en la madera utilizando un Pilodyn 6J. Luego de extraer la corteza (aprox. 12.5 cm²) en dos puntos opuestos del árbol (orientación Este-Oeste), aproximadamente a 1.3 m de altura, se realizó una medición por lado (Greaves *et al.*, 1996; Raymond y MacDonald, 1998), registrándose el valor promedio de ambas mediciones, expresada en milímetros de penetración (PILO).

A los 9.5 años, con el apoyo de un barreno de Pressler, se extrajeron muestras de 5mm de diámetro de todos los árboles, en una ubicación cercana a la medición realizada con el Pilodyn. Se tomaron dos muestras desde la corteza hasta la médula de cada árbol. A cada muestra se le descontó la corteza y la médula, y se dividió en 3 segmentos de igual longitud (interior, centro y exterior) y se calculó la densidad aparente (densidad básica) para cada una de ellas por medio de la metodología propuesta por Smith (1954) (Anexo 9). Con los valores promedio obtenidos por segmento, se calculó la densidad promedio para el área de la sección del tronco a 1.30 m de altura, considerando esta sección como circular y otorgando el peso relativo correspondiente a cada sección de muestra, de acuerdo a la proporción de la superficie transversal representada por cada una de ellas (Anexo 10).

4.4.2. Estimación de parámetros genéticos

Se realizó la estimación de los parámetros genéticos de la población de estudio, en las características de penetración de Pilodyn (PILO) y densidad básica de la sección transversal (DM_{SEC}) y del segmento exterior del tronco (DM_{EXT}). Para la estimación de las varianzas de cada factor se utilizó el método REML del procedimiento MIXED del programa SAS (SAS, 2002), con el siguiente modelo lineal mixto para el análisis combinado (los tres sitios en conjunto):

$$Y_{ijkl} = \mu + S_l + B_{i(l)} + O_j + SO_{ij} + F_{k(j)} + SF_{lk(j)} + \varepsilon_{ijkl}$$

donde Y_{ijkl} es el comportamiento de la variable respuesta en el árbol del i -ésimo bloque del l -ésimo sitio, perteneciente al la k -ésima familia del j -ésimo origen; μ es la media general; S_l es el efecto del l -ésimo sitio de ensayo; $B_{i(l)}$ es el efecto del i -ésimo bloque dentro del l -ésimo sitio; O_j es el efecto del j -ésimo origen; $F_{k(j)}$ es el efecto de la k -ésima familia dentro del j -ésimo origen; ε_{ijkl} es el error aleatorio correspondiente a la observación Y_{ijkl} ; y las combinaciones de letras

representan las interacciones entre los factores correspondientes. En el caso del análisis por separado para cada sitio se utilizó el mismo modelo sin incluir el efecto del sitio y sus interacciones con los otros factores. Los términos correspondientes a bloques y a sitios se consideraron como efectos fijos, y todos los demás como efectos aleatorios. Con el fin de realizar una estimación más precisa de los componentes de varianzas y de las demás estimaciones genéticas (heredabilidad y correlaciones), y dado el desbalance en el número de árboles por bloque y de familias por orígenes, la estructura inicial de los datos fue alterada *a priori* para su análisis: algunos bloques dentro de cada sitio fueron agrupados, respetando su ubicación espacial, quedando entre 16 y 18 bloques por sitio, y algunos orígenes se agruparon según su ubicación geográfica, quedando un total de 7 orígenes, con 3 a 7 familias por origen.

Con los componentes de varianzas estimados se calculó la heredabilidad a nivel individual y las correlaciones fenotípicas y genéticas entre las tres características involucradas. La heredabilidad en sentido estricto a nivel individual dentro de orígenes se calculó con la fórmula descrita por Marcó y White (2002). La varianza aditiva se calculó como 3 veces la varianza de familias, considerando un posible efecto de parentesco y de presencia de hermanos completos dentro de las familias de polinización abierta (Squillace, 1974). Las correlaciones fenotípicas se calcularon como coeficientes de correlación de Pearson, utilizando el procedimiento CORR de SAS (SAS, 2002). Las correlaciones genéticas se calcularon utilizando la ecuación típica, descrita por Falconer y Mackay (1996). La covarianza genética entre ambas variables se calculó con el procedimiento descrito por White y Hodge (1989). Mayor detalle de las fórmulas utilizadas en las estimaciones se encuentra en el Capítulo 2.

4.4.3. Selección indirecta utilizando el Pilodyn

La respuesta correlacionada en DM_{SEC} y DM_{EXT} , utilizando solamente la información de la penetración del pilodyn (PILO), se calculó por medio de la fórmula (Falconer y Mackay, 1996):

$$GC_y = \frac{1}{2} i_x h_x h_y r_{g(x,y)} \sigma_{P_y}$$

donde GC_y es la respuesta o ganancia correlacionada para la densidad de la madera (DM_{SEC} o DM_{EXT}); i_x es la intensidad de selección aplicada en PILO; h_x y h_y son la raíz cuadrada de la heredabilidad en sentido estricto de PILO y DM respectivamente, $r_{g(x,y)}$ es la correlación genética entre las características involucradas, σ_{P_y} es el desvío estándar fenotípico para DM y el

coeficiente de $\frac{1}{2}$ corresponde a la selección masal sin control del progenitor paterno (Namkoong, 1979).

La eficiencia de una respuesta correlacionada con respecto a la selección directa, considerando que la intensidad de selección aplicada es la misma en ambas alternativas, se calculó de la siguiente manera (Falconer y Mackay, 1996):

$$Eficiencia_{Sel.Indirecta} = r_{(x,y)} \frac{h_x}{h_y}$$

Teniendo como meta el seleccionar 300 individuos de la población total remanente en los ensayos a los 8.5 años (4880 árboles), con igual presión de selección dentro de cada origen, la intensidad de selección utilizada es igual a 1.967.

4.5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.5.1. Heredabilidad individual y correlaciones genéticas y fenotípicas

Los valores promedios para PILO, DM_{EXT} y DM_{SEC} en la subpoblación muestreada fueron similares entre los sitios (Cuadro 4.1), aunque con una densidad ligeramente más baja en el Sitio 2, que coincide con ser el sitio de menor crecimiento. El valor promedio de DM_{SEC} se encuentra dentro del rango reportado para esta característica en otros trabajos con *E. grandis* (Wilkins y Kitahara, 1991; Lopes, 2003; Haselein, *et al.*, 2004; Alzate *et al.*, 2005; Oliveira *et al.*, 2005). En todos los casos la densidad media de toda la sección transversal es menor que la del tercio exterior, lo que muestra que la densidad básica de la madera de *E. grandis* en árboles de 8.5 años de edad aumenta en sentido radial desde la médula hacia la corteza. (Tomazello Filho, 1985; Alzate, 2004; Oliveira, *et al.*, 2005). El coeficiente de variación fenotípica fue mayor en PILO ($CV_{PILO}=15\%$) que en la densidad de la madera ($CV_{DMEXT}=10\%$, $CV_{DMSEC}=8\%$) lo cual muestra que en la lectura del Pilodyn hay otros factores involucrados que influyen sobre la penetración, como el contenido de humedad, la compresión de las fibras, etc. (Hoffmeyer, 1978); diferencias similares en el coeficiente de variación entre las dos características encontraron Greaves *et al.* (1996) y Kube y Raymond (2002) en *E. nitens* y Wei y Borrallho (1997) en *E. globulus*. Por otro lado, los valores promedio (y desviación estándar) de PILO en la subpoblación muestreada son prácticamente iguales a los obtenidos en la población completa (Cuadro 2.1, Capítulo 2), lo que

señala que la subpoblación seleccionada muestreó correctamente la variabilidad existente en PILO y presumiblemente también en la densidad de la madera.

Cuadro 4.1. Valores promedio (\pm error estándar) para las características de penetración de Pilodyn (PILO), densidad básica de la madera en el tercio exterior (DM_{EXT}) y en la sección transversal del tronco (DM_{SEC}), en la subpoblación de muestreo.

Característica	1. Virasoro	2. Cerro Azul	3. C. Moreno	Conjunto
PILO (mm)	12.26 \pm 2.18	13.77 \pm 2.18	13.02 \pm 2.18	13.02 \pm 2.26
DM_{EXT} (kg m ⁻³)	490.39 \pm 47.92	450.42 \pm 47.96	481.91 \pm 48.05	474.20 \pm 50.91
DM_{SEC} (kg m ⁻³)	464.68 \pm 40.12	434.52 \pm 39.07	461.89 \pm 41.42	453.67 \pm 42.41

En el Cuadro 4.2 se observa la heredabilidad individual dentro de orígenes, estimada para cada una de las características en la subpoblación, tanto en cada sitio de evaluación como en el análisis conjunto. La heredabilidad puede considerarse de moderada a alta en todas ellas. Los valores estimados varían entre los sitios, con una diferencia grande en PILO y mínima en DM_{EXT} ; en todos los casos se encontró un error estándar elevado, seguramente debido al reducido número de individuos muestreados, que fue menor del 20% de la población total. En la estimación conjunta, la heredabilidad estimada es más cercana entre las tres características (entre 0.22 y 0.33) con errores estándar ligeramente menores. López *et al.* (2005) reportan una heredabilidad de 0.49 para PILO en *E. grandis*. Greaves *et al.* (1996) estimaron una heredabilidad de 0.60 y 0.73 para PILO y DM_{SEC} en *E. nitens*, mientras que Kube y Raymond (2002) reportan valores de 0.47 y 0.55 para esas mismas variables en la misma especie. Wei y Borralho (1997) reportan una heredabilidad de 0.68 y de 0.71 para las mismas características en *E. globulus*, pero utilizando un solo sitio de evaluación. Dado que la heredabilidad de PILO estimada en la subpoblación es similar a la estimada en la población completa (Cuadro 2.5, Capítulo 2), podemos suponer que la heredabilidad estimada para DM_{EXT} y DM_{SEC} en la subpoblación también equivale a la heredabilidad de la población total.

Cuadro 4.2. Heredabilidad individual a nivel de sitio (h^2_b) y en el análisis conjunto (h^2) para las características de penetración de Pilodyn (PILO), densidad básica de la madera en el tercio exterior (DM_{EXT}) y en la sección transversal del tronco (DM_{SEC}), en la subpoblación de muestreo .

Característica	1. Virasoro	2. Cerro Azul	3. C. Moreno	Conjunto
PILO	0.365 (0.194) [†]	0.148 (0.135)	0.560 (0.245)	0.329 (0.131)

DM_{EXT}	0.324 (0.182)	0.303 (0.175)	0.239 (0.159)	0.217 (0.103)
DM_{SEC}	0.366 (0.193)	0.211 (0.151)	0.287 (0.172)	0.220 (0.104)

† Entre paréntesis el error estándar de estimación.

En el análisis conjunto la heredabilidad de PILO fue mayor que la de DM_{EXT} y DM_{SEC}, relación que no se mostró en todos los sitios individualmente. Diferentes trabajos (King *et al.*, 1988; Yanchuk y Kiss, 1993; Greaves *et al.*, 1996; Wei y Borralho, 1997; Kube y Raymond, 2002) reportan siempre una heredabilidad mayor para DM que para PILO, contrario a lo obtenido en el trabajo aquí realizado. Es posible que esto se deba a la forma en que se seleccionó la muestra de la población (tomando como criterio la penetración del Pilodyn), lo que pudo haber maximizado la varianza en esta característica, pero también es posible que se deba a que el Pilodyn muestrea una porción mínima de la madera del árbol (penetración menor a 2 cm), lo que en general no involucra más de un año de crecimiento, y por lo tanto la variación ambiental (referida a la variación fenotípica) en esta característica es menor que en la densidad de la madera, la cual involucra varios años de crecimiento (Anexo 13).

Las correlaciones fenotípicas entre las características fueron altas en todos los casos (Cuadro 4.3). Como se esperaba, la correlación entre DM_{EXT} y DM_{SEC} fue muy alta ($r_p > 0.95$), pero las correlaciones de PILO con DM también fueron altas y de signo negativo ($r_p < -0.65$); es decir que cuanto mayor es la densidad de la madera, menor es la penetración de la aguja del Pilodyn. La correlación entre PILO y DM_{EXT} fue levemente mayor (en términos absolutos) que entre PILO y DM_{SEC}, lo cual es lógico ya que el Pilodyn sólo penetra la capa exterior de la madera de los árboles (< 2 cm); sin embargo Greaves *et al.* (1997) encontraron una correlación algo mayor entre el Pilodyn y la densidad de toda el área ($r_p = -0.61$) que entre el Pilodyn y la densidad del último anillo de crecimiento ($r_p = -0.55$).

Cuadro 4.3. Correlaciones fenotípicas (r_p) entre las características de penetración de Pilodyn y densidad de la madera (DM_{EXT}, DM_{SEC}) para cada sitio y el análisis conjunto†.

Características	1. Virasoro	2. Cerro Azul	3. C. Moreno	Conjunto
PILO / DM_{EXT}	-0.761	-0.754	-0.838	-0.798
PILO / DM_{SEC}	-0.729	-0.747	-0.810	-0.774
DM_{EXT} / DM_{SEC}	0.968	0.958	0.961	0.965

† Todas las correlaciones son estadísticamente significativas ($p < 0.0001$).

Con respecto a las correlaciones genéticas (Cuadro 4.4), éstas fueron en todos los casos mayores a las correlaciones fenotípicas, en términos absolutos ($|r_g| > 0.83$). Al igual que en las

correlaciones fenotípicas, la correlación entre DM_{EXT} y DM_{SEC} es muy alta, cercana a la unidad, y la correlación genética entre PILO y DM_{EXT} fue mayor que entre PILO y DM_{SEC} . En las estimaciones a nivel de sitio, se observan algunas sobreestimaciones entre PILO y DM_{EXT} , seguramente debido al número de individuos muestreados, pero los errores estándar para las correlaciones son bajos, por lo que se pueden considerar que las estimaciones son robustas.

Cuadro 4.4. Correlaciones genéticas (r_g) entre las características de penetración de Pilodyn y densidad de la madera (DM_{EXT} , DM_{SEC}) para cada sitio y el análisis conjunto[†].

Características	1. Virasoro	2. Cerro Azul	3. C. Moreno	Conjunto
PILO / DM_{EXT}	-1.011 (-0.008) [¶]	-1.097 (-0.105)	-0.916 (0.061)	-0.959 (0.025)
PILO / DM_{SEC}	-0.897 (0.073)	-0.957 (0.048)	-0.838 (0.108)	-0.864 (0.077)
DM_{EXT} / DM_{SEC}	0.977 (0.017)	0.967 (0.030)	0.990 (0.009)	0.969 (0.021)

[†] Entre paréntesis el error estándar de estimación.

[¶] Valores de correlación inferiores a -1.00 o errores estándar negativos, son fallas en el método de estimación.

Las altas correlaciones entre PILO y DM sugieren que el Pilodyn es un indicador efectivo de la densidad de la madera. Las correlaciones aquí encontradas son semejantes a las de muchas otras publicaciones para esas mismas características (Hoffmeyer, 1978; Cown, 1978; Moura *et al.*, 1987; Greaves *et al.*, 1996, 1997; Wei y Borralho, 1997; Tibbits y Hodge, 1998; Cown *et al.*, 1999; Achugar *et al.*, 2004), pero su valor depende de la especie, la edad, y hasta el genotipo evaluado (Raymond y MacDonald, 1998; Thiersch *et al.*, 2006)

4.5.2. Eficiencia de la selección indirecta

La selección indirecta por medio del Pilodyn permite una ganancia de 8.61 kg m^{-3} en DM_{SEC} con respecto a la media de la población, es decir casi un 6% más de lo que se lograría por selección directa (Cuadro 4.5). También permite una mejora de DM_{EXT} de 11.41 kg m^{-3} , o sea una eficiencia del 118%. Como señalan Falconer y Mackay (1996), sólo puede esperarse que la selección indirecta sea más eficiente que la selección directa cuando la característica secundaria tiene una heredabilidad más alta que la característica objetivo y que la correlación entre ambos caracteres sea alta, situación que se cumple en este caso.

Cuadro 4.5. Ganancia esperada (GC) en densidad básica de la madera del tercio exterior del fuste (DM_{EXT}) y en la sección transversal del tronco (DM_{SEC}), seleccionando por la penetración del Pilodyn (PILO).

Característica a mejorar	GC (GC%)	Eficiencia (%)[†]
DM_{EXT} (kg m⁻³)	11.4057 (2.40)	118.12
DM_{SEC} (kg m⁻³)	8.6050 (1.90)	105.89

[†] Eficiencia de la selección indirecta con respecto a la ganancia esperada por selección directa.

En otros trabajos también se ha reportado una eficiencia elevada de la selección indirecta de la densidad de la madera basada en el Pilodyn, pero no superior a la selección directa. Greaves *et al.* (1996) estimaron una eficiencia del 76%, mientras que Tibbits y Hodge (1998) la estimaron del 83%, al igual que Kube y Raymond (2002). Por otro lado, Knowles *et al.* (2004) concluyen que el Pilodyn no es un buen instrumento de selección para mejorar el módulo de elasticidad de la madera, pero suponen que probablemente se deba al pequeño tamaño de muestra utilizado en el estudio.

La medición de la densidad de la madera es relativamente costosa, y si se desea evaluar un número elevado de individuos con el fin de aplicar un nivel adecuado de presión de selección, los costos del programa de mejoramiento pueden aumentar en gran medida; en esas circunstancias, la alternativa de seleccionar utilizando el Pilodyn puede ser muy provechosa y económica. Podemos considerar que el costo de medición por planta utilizando el Pilodyn es de US\$ 0.25, mientras que el de extracción de muestra y medición de la densidad de la madera en laboratorio es de US\$ 5.00 (López, J.A.¹, 2007, com. per.). Con estos valores, la selección indirecta cuesta sólo un 5% del costo total de la selección directa, con la misma ganancia esperada. Las mismas conclusiones obtienen Greaves *et al.*, (1996), pero ellos estiman que el costo del Pilodyn es el 7.5% de la selección directa.

Como mencionan Cown *et al.* (1999), el Pilodyn es de fácil uso, rápido, no destructivo, y de resultados instantáneos, pero puede presentar falta de exactitud y sesgo de operación, por lo que debe realizarse una medición con conciencia, para obtener resultados óptimos. Además, la insensibilidad relativa de la escala del instrumento (*i.e.* un milímetro de medición pueden representar 15 kg m⁻³ de densidad), puede ser un factor importante de error en el momento de selección (Cown, 1978).

Este estudio se realizó evaluando la densidad de la madera en una muestra tomada a 1.3 m de altura; Greaves *et al.* (1996) y Thiersch *et al.* (2006) sugieren que esta densidad (o la medición con Pilodyn) predice confiablemente la densidad de todo el fuste. Sin embargo, Raymond y

¹ Ing. Agr. (Ms. Sc.) Juan A. López (h). INTA EEA Bella Vista. Área Forestal.

MacDonald (1998) encuentran también una buena relación entre la densidad evaluada a 1.3 m y la densidad total del tronco, pero un menor ajuste entre la medición con Pilodyn a esta altura y la densidad del tronco, poniendo en duda la capacidad del instrumento para predecir los valores individuales de los árboles.

Como se ha demostrado en este trabajo, la correlación entre el Pilodyn y la densidad básica en la misma zona de muestreo es muy alta, por lo que la selección indirecta es válida para mejorar la densidad a la altura muestreada, pero ante la duda de la representación real de este valor con respecto a la densidad de todo el fuste, es posible plantear una selección bietápica donde la primera etapa aplica una menor intensidad de selección por medio de la utilización del Pilodyn, y en una segunda etapa basada en la extracción de muestras –medición con Pilodyn– a diferentes alturas del árbol, se aplica la intensidad de selección final, lo que permitiría una mayor precisión en la estimación de la densidad total y por lo tanto una mayor eficiencia en la selección (Adams y Joyce, 1990; Franco *et al.*, 1998; Raymond y MacDonald, 1998; Kube y Raymond, 2002).

4.6. CONCLUSIONES

La densidad básica de la madera de *E. grandis* presenta suficiente variabilidad genética como para esperar una respuesta a la selección, pero el costo de medición y evaluación de ésta es muy elevado para llevar a cabo en programas de mejora con poblaciones de selección muy grandes. La correlación existente entre el Pilodyn y la densidad básica, tanto de la porción exterior del tronco como de la sección transversal en su totalidad, es muy alta, por lo que la selección indirecta es una alternativa del todo eficiente, obteniendo la misma ganancia de selección y con un costo relativo mínimo.

CAPÍTULO 5

DISCUSIÓN GENERAL

El establecimiento de ensayos para comprender el comportamiento de los parámetros genéticos es parte fundamental en los programas de mejoramiento; y la selección correcta de los sitios de evaluación es la herramienta que nos permite extrapolar confiablemente los resultados obtenidos. En este trabajo, en los tres sitios de evaluación la productividad se encuentra dentro del intervalo esperado para *Eucalyptus grandis* en la región (Sánchez-Acosta y Vera, 2005), con variaciones entre sitios según las características edáficas y topográficas de cada uno. Sin embargo, estas diferencias en productividad no se reflejaron en la proporción de corteza y la penetración del Pilodyn, por lo que pueden ser otros los factores ambientales que influyen sobre estas características.

Los resultados del ANOVA, tanto en los análisis por sitio como en el análisis conjunto, mostraron significancia estadística ($p < 0.05$) para todas las características a nivel de orígenes y de familias dentro de éstos, corroborando de esta manera la existencia de variabilidad y por lo tanto la posibilidad de mejoramiento genético en esta población. La procedencia local fue superior a los orígenes del NE de Australia en todas las características evaluadas, a excepción de la penetración del Pilodyn. Sin embargo ciertos trabajos han identificado otros orígenes australianos con mayor potencial productivo para la región (Marcó, 1991; Marcó y White, 2002). Presumiblemente, el mejor comportamiento en crecimiento encontrado en esta procedencia, se deba a que los orígenes del NE de Australia corresponden a sitios de menor latitud a la de los sitios de ensayo, y con condiciones climáticas diferentes (desigual distribución de las lluvias).

Las correlaciones fenotípicas entre DAP, HT y VOL fueron altas, pero VOL tuvo una mayor correlación con DAP que con HT, relación esperada dado que la altura influye de manera directa (lineal) sobre el volumen, pero el DAP lo hace en forma cuadrática. Aunque débil, la correlación entre FORM y las características de crecimiento ($-0.37 \leq r_p \leq -0.08$) indican una tendencia de mayor rectitud de fuste en los árboles más grandes. Este resultado es favorable, pero también podría ocultar una subjetividad potencial en la metodología de medición, donde los árboles muy grandes pueden no ser observados en toda su longitud y por lo tanto pequeñas anomalías quedarían ocultas. Los árboles de mayor crecimiento tienden a mostrar menor penetración del Pilodyn ($-0.35 \leq r_p \leq -0.27$), y a su vez, los árboles más torcidos tienden a

presentar mayor penetración ($r_p \leq 0.11$). Todas estas relaciones señalan que es posible encontrar dentro de la población árboles que conjuguen las tres características deseables: velocidad de crecimiento, rectitud de fuste y mayor densidad de madera.

La estructura genética no resultó igual entre las características; FORM, COR y PILO presentaron un mayor efecto del origen, con componentes de varianza semejantes en proporción a nivel de origen y de familias. Por el contrario en DAP, HT y VOL, el componente de origen fue despreciable, encontrándose prácticamente toda la variación a nivel de familias dentro de origen. Esta diferencia en la estructura genética se ve reflejada en los resultados obtenidos, diferenciándose, por lo tanto, ambos grupos de características en sus parámetros genéticos (heredabilidad, correlaciones entre sitio y correlaciones genéticas entre caracteres). Estructuras genéticas similares fueron informadas por MacDonald *et al.* (1997), Wei y Borralho (1997, 1998) y López *et al.* (2005). Sin embargo, según Zobel y van Buijtenen (1989), en general las propiedades de la madera en los eucaliptos no presentan una variación importante en relación al origen de la semilla, siendo mayor la variación entre árboles dentro de un rodal.

A pesar de estas diferencias de estructura genética –donde la correlación entre sitios a nivel de origen para las características de crecimiento son muy bajas–, para un programa práctico de mejoramiento, es posible considerar la población repartida entre los tres sitios como una sola, y practicar selección en toda ella. En función de su heredabilidad y su variabilidad fenotípica, cualquiera de las características evaluadas presenta una respuesta a la selección aceptable, siendo justamente las que poseen las mayores respuestas relativas las que se pueden considerar como más importantes a mejorar (FORM_05, VOL_05 y PILO). En estas características es posible ver como para esperar cierta respuesta a la selección es tan importante el valor de la heredabilidad como la variabilidad existente. De las tres, PILO es la que posee mayor heredabilidad pero un bajo coeficiente de variación, por lo que la ganancia relativa esperada es menor que en las otras dos.

Bajo la propuesta de mejoramiento planteada en el trabajo, las respuestas estimadas consideran selecciones individuales dentro de todos los orígenes; sin embargo, dado que FORM_05, COR y PILO presentaron una proporción importante de la varianza a nivel de origen, es de esperarse una mayor respuesta en estas características al realizar selección entre y dentro de orígenes simultáneamente.

La posibilidad de realizar selección dentro de todos los orígenes, como estrategia a seguir dentro de algunos programas de mejoramiento, tiene la ventaja de que permite mantener una base genética más amplia en la población de mejora de la siguiente generación; aunque sacrifica cierta ganancia en el corto plazo, asegura una mayor variabilidad en las generaciones futuras, con menores problemas de endogamia y con mayores posibilidades de manejo ante cambios que pudieran surgir en las metas de estos programas. Como primera impresión, la población de trabajo pareciera no ser una fuente apropiada para la región (*i.e.* no es superior a la procedencia local utilizada como testigo) para desarrollar un programa de mejoramiento genético; sin embargo, bajo el mismo fundamento anterior, es posible identificar árboles superiores, y junto a los de otras poblaciones de mejora, aumentar la diversidad genética sin disminuir la productividad de las plantaciones de la región (SAGPyA-INTA, 2005).

En el trabajo se expuso la alta correlación que hay entre la penetración del Pilodyn y la densidad de la madera, demostrando que esta característica es un indicador efectivo de la densidad y que la selección indirecta en función de la penetración obtenida es igual o más eficiente que la selección directa, con un costo marcadamente menor. Es de suponer que las relaciones existentes entre las características de crecimiento y el Pilodyn serán similares a las que habría entre ellas y la densidad de la madera, como han mostrado algunos otros trabajos (Greaves *et al.*, 1997; Tibbits y Hodge, 1998; Kube y Raymond, 2002). Estudios posteriores deberán confirmar esta suposición.

En función de las correlaciones genéticas existentes entre las características (las cuales son en general bajas), la selección directa de cualquiera de las cuatro principales (VOL_05, FORM_05, COR y PILO) muestran que el impacto sobre las otras no es significativo, permitiendo realizar selección en una de ellas sin perjudicar la media de la población futura en las demás, pero de igual modo elimina la posibilidad de utilizar selección indirecta entre ellas. La única excepción es la correlación desfavorable encontrada entre COR y PILO; sin embargo, el valor económico de una mejora en la densidad de la madera lo podemos suponer mayor que el posible de obtener a partir del espesor de corteza, por lo que, salvo alguna circunstancia específica, se priorizará PILO como característica de selección.

Medir el diámetro y la altura de todos los individuos para seleccionar en función del volumen, es una tarea con un costo moderado, el cual puede disminuirse sensiblemente si la

selección se realiza solamente en base al diámetro, proporcionando una respuesta prácticamente igual (eficiencia del 97.6%) y con un menor error de medición.

La selección con base en una o pocas características conduce a un producto final superior con respecto a los caracteres seleccionados, pero con un desenvolvimiento no tan favorable en relación a varios otros no considerados. Para obtener materiales genéticos realmente superiores es necesario que la población seleccionada reúna simultáneamente una serie de atributos favorables que le confieran un rendimiento comparativamente más elevado y satisfaga las exigencias del consumidor. Las respuestas correlacionadas aquí obtenidas permiten inferir que si se quiere mejorar simultáneamente características de productividad con las de rectitud de fuste y/o de penetración de Pilodyn, sería necesario la utilización de un índice combinado de estas variables. El índice permitiría obtener, en conjunto, mejores respuestas en todas ellas, como lo han planteado varios autores (Borralho *et al.*, 1992; Wei y Borralho, 2000; Lee, 2001; Marcó y White, 2002; Paula *et al.*, 2002).

Como también lo han señalado otros trabajos (Marques *et al.*, 1996; López, 2006) y tal cual era de esperar por las altas correlaciones genéticas existentes en las cuatro características medidas a diferente edad (DAP, HT, VOL y FORM), la selección a los 4.5 años de edad es una opción válida para *E. grandis* en las condiciones ambientales ensayadas, permitiendo acelerar los ciclos del programa de mejoramiento, o plantear esquemas de selección bietápica manejando ciertas características en edades juveniles y otras en edades posteriores.

El programa de mejoramiento genético que desarrolla el INTA en *E. grandis*, posee bases fuertes, con varias y amplias poblaciones de selección y con una dirección definida a mediano plazo (SAGPyA-INTA, 2005). Los resultados aquí obtenidos por un lado corroboran el acierto de decisiones tomadas en etapas anteriores, y por otro lado permiten trazar las líneas a seguir en los pasos futuros.

CAPÍTULO 6

CONCLUSIONES GENERALES

Los resultados del estudio demuestran que *Eucalyptus grandis* es una especie con enorme potencial productivo para las forestaciones comerciales en la región noreste de Argentina, donde la procedencia local crece mejor que los orígenes australianos del noreste de Queensland incluidos en el ensayo, pero con madera de menor densidad. Aunque existe una amplia variabilidad en todas las características evaluadas, la estructura genética y el grado de control genético difiere entre ellas. Las correlaciones genéticas entre sitios son suficientemente altas en todas las características como para considerar que la interacción genotipo-ambiente no afectaría al programa de selección. Por lo tanto, es factible trabajar con una sola población de mejora para toda la región de estudio.

El moderado control genético que poseen las características y la variabilidad existente en ellas permiten confirmar que la respuesta a la selección es aceptable, obteniendo importantes ganancias en rectitud de fuste, volumen y densidad de la madera. A su vez, el impacto de la selección en cualquiera de las características sobre las demás es prácticamente nulo.

En las características de rectitud de fuste, proporción de corteza y penetración del Pilodyn, es posible realizar selección combinada, a nivel de orígenes y dentro de ellos, esperando una ganancia substancial, mientras que en las características de crecimiento se debe enfatizar la selección dentro de orígenes. Por otro lado, la selección indirecta utilizando el diámetro o la altura con el fin de mejorar el volumen es eficiente, siendo más ventajosa la selección con base al diámetro a 1.3 m.

La densidad básica de la madera de *E. grandis* presenta suficiente variabilidad genética como para esperar una respuesta a la selección, pero el costo de medición y evaluación de ésta es muy elevado. Además, existe una alta correlación genética entre la penetración del Pilodyn y la densidad de la madera, por lo que la selección indirecta es una alternativa del todo eficiente, con igual respuesta ante la selección y con un costo relativo mínimo.

Debido a la relativa independencia de las características, para mejorar en conjunto la productividad, la rectitud del fuste y/o la calidad de la madera, es necesario utilizar otros esquemas de selección como la mejora en varias etapas (selección en tandem), o la utilización de un índice que combine a las características de interés.

Las correlaciones en el tiempo para diámetro, altura, volumen y rectitud de fuste son muy altas (>0.90), por lo que la selección temprana es viable y recomendable en *E. grandis* en las condiciones evaluadas, ya que proporciona mayor eficiencia por unidad de tiempo que la selección a los 8.5 años de edad, sin producir impactos negativos sobre las otras características consideradas en el estudio.

El programa de mejoramiento genético en el que se encuentra enmarcado este estudio, posee las herramientas suficientes para lograr importantes avances en beneficio de las forestaciones argentinas.

LITERATURA CITADA

- Achugar, L., G. Scaglione, J. García DeLeón, C. Mantero and J. Franco. 2004. Wood properties evaluation in *Eucalyptus grandis* Hill (ex Maiden) clones. In: "Eucalyptus in a Changing World" Proc. IUFRO Conference. N.M.G. Borralho, J.S. Pereira, C. Marques, J. Coutinho, M. Madeira and M. Tomé (eds). Aveiro, Portugal. 11-15 October 2004. CD-ROM.
- Adams, W.T. and D.G. Joyce. 1990. Comparison of selection methods for improving volume growth in young coastal Douglas-fir. *Silvae Genetica* 39: 219-226.
- Adams, W.T., J. Vargas-Hernández and D. Joyce. 1990. Selecting for wood density in young Douglas-fir. In: Proceedings of the Joint Meeting of Western Forest Genetics Association and IUFRO Working Parties S2.02.05, 06, 12, and 14. 20-24 August 1990, Olympia Washington, USA. pp: 4.1-4.8.
- Ades, P.K. and P. Burgess. 1982. Improvement in early growth rate achieved by phenotypic selection. *Australian Forest Research* 12: 169-173.
- Adorno, M.F.C. e J.N. Garcia. 2003. Correlações lineares entre as principais características tecnológicas da madeira de clones de *Eucalyptus grandis* e *Eucalyptus urophylla*. *Scientia Forestalis* 63: 44-53.
- Alzate, S.B.A. 2004. Caracterização da madeira de árvores de clones de *Eucalyptus grandis*, *E. saligna* e *E. grandis* x *urophylla*. Tese (Doutorado). Piracicaba: Escola Superior de Agricultura "Luis de Queiroz". Universidade São Paulo. 133 p.
- Alzate, S.B.A., M. Tomazello Filho e S.M.S. Piedade. 2005. Variação longitudinal da densidade básica da madeira de clones de *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden, *E. saligna* Sm. e *E. grandis* x *urophylla*. *Scientia Forestalis* 68: 87-95.
- Aparicio, J.L., F. Larocca y F. Dalla Tea. 2005. Silvicultura de establecimiento de *Eucalyptus grandis*. In: IDIA XXI, Revista de Información sobre Investigación y Desarrollo Agropecuario 8: 66-69.
- Arnold, R.J., I.P. Burgess and E.B. Allender. 1996. *Eucalyptus grandis* seed source variation for growth and form in the southern Murray-Darling Basin. *Australian Forestry* 59: 114-119.

- Arnold R.J. and E. Cuevas. 2003. Genetic variation in early growth, stem straightness and survival in *Acacia crassicarpa*, *A. mangium* and *Eucalyptus urophylla* in Bukidnon province, Philippines. *Journal of Tropical Forest Science* 15: 332-351.
- Assis, T.F. 1999. Aspectos do melhoramento de *Eucalyptus* para a obtenção de produtos sólidos da madeira. *In: Workshop “Técnicas de Abate, Processamento e Utilização da Madeira de Eucalipto”*. Universidade Federal de Viçosa, Instituto Estadual de Florestas. Viçosa-MG. 22-24 de junho 1999. pp: 61-72.
- Braier, G. 2004. Tendencias y Perspectivas del Sector Forestal al Año 2020 - Argentina. FAO. 71p.
- Boland, D.J., M.I.H. Brooker, G.M. Chippendale, N. Hall, B.M.P. Hyland, R.D. Johnston, D.A. Kleinig and J.D. Turner. 1984. *Forest Trees of Australia*. 4º Ed. CSIRO. Australia. 687 p.
- Borralho, N.M.G. 1998. Genetics parameters estimation. *In: Curso “Mejora Genética Forestal Operativa”*. R. Ipinza, B. Gutiérrez y V. Emhart (eds). Valdivia, Chile. 16-21 noviembre de 1998. pp: 301-301.
- Borralho, N.M.G., P.P. Cotterill and P.J. Kanowski. 1992. Genetic parameters and gains expected from selection for dry weight in *Eucalyptus globulus* ssp. *globulus* in Portugal. *Forest Science* 38: 80-94.
- Bouvet, J.M. and P. Vigneron. 1995. Age trends in variances and heritabilities in *Eucalyptus* factorial mating designs. *Silvae Genetica* 44: 206-216.
- Burgess, I.P. 1988. Provenance trials of *Eucalyptus grandis* and *E. saligna* in Australia. *Silvae Genetica* 37: 221-227.
- Carpineti, L., F. Dalla Tea, J.E. Glade y M.A. Marcó. 1995. *Manual para Productores de Eucaliptos de la Mesopotamia Argentina*. INTA-SAGPyA. Buenos Aires, Argentina. 162p.
- Carrasco, E.V.M. e A.P. Azevedo Junior. 2003. Avaliação não destrutiva de propriedades mecânicas de madeiras através de ultra-som - Fundamentos físicos e resultados experimentais. *Revista Cerne* 9: 178-191.
- Cotterill, P.P. and C.A. Dean. 1988. Changes in the genetic control of growth of radiata pine to 16 years and efficiencies of early selection. *Silvae Genetica* 37: 138-146.

- Cown, D.J. 1978. Comparison of the Pilodyn and torsionmeter methods for the rapid assessment of wood density in living trees. *New Zealand Journal of Forestry Science* 8: 384-391.
- Cown, D.J., M. McConchie, D.L. McConchie. 1999. Developments in Pilodyn assessments of tree stems and logs. *In: Proceedings of the 11th International Symposium on Nondestructive Testing of Wood*. Madison, Wisconsin, USA. 9-11 September 1998. pp:117-122.
- Crechi, E., H. Fassola, S. Barth, A. Keller y J. Costa. 2006. Comparación para la mesopotamia y ajuste para Misiones - NE de Corrientes, Argentina, de ecuaciones de volumen total para *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden. *In: 12^o Jornadas Técnicas Forestales y Ambientales – FCF, UNaM – EEA Montecarlo, INTA*. 8-10 de junio de 2006 – Eldorado, Misiones. Argentina. CD-ROM.
- Cruz, C.D. e A.J. Regazzi. 1997. Modelos Biométricos Aplicados ao Melhoramento Genético. 2da. ed. UFV. Viçosa, Brasil. 390 p.
- Dias, F.M e F.A.R. Lahr. 2004. Estimativa de propriedades de resistência e rigidez da madeira através da densidade aparente. *Scientia Forestalis* 65: 102-113.
- Dickerson, G.E. 1969. Techniques for research in quantitative animal genetics. *In: Techniques and Procedures in Animal Science Research*. American Society of Animal Research. Albany, N.Y. pp: 36-79.
- Duda, L.L., M.D.V. Resende e H.C.S. Cândido. 1997. Avaliação genética e seleção em *Eucalyptus grandis* na região da Arapoti - PR. *Revista Árvore* 21: 537-545.
- Dvorak, W.S. 2004. Use of NIR to predict lignin content of pine wood. *In: CAMCORE 2003 Annual Report*. NC State University, Raleigh, NC. pp: 29-32.
- Eldridge, K. 1995. Eucalypt base populations for selection. *In: Eucalypt Plantations: Improving Fibre Yield and Quality*. B.M. Potts, N.M.G. Borralho, J.B. Reid, R.N. Cromer, W.N. Tibbits and C.A. Raymond (eds.). Proc. CRC-IUFRO Conf., Hobart, 19-24 February 1995. pp: 204-207.
- Falconer, D.S. y T.F.C. Mackay. 1996. Introducción a la Genética Cuantitativa. Traducido por A. Caballero R., C. López-Fanjul A., M.A. Toro I. y A. Blasco M. 4^o ed. Acribia S.A. Zaragoza, España. 469 p.

- Farfán-Vázquez, E.G., J. Jasso-Mata, J. López-Upton, J.J. Vargas-Hernández y C. Ramírez-Herrera. 2002. Parámetros genéticos y eficiencia de la selección temprana en *Pinus ayacahuite* Ehren. var. *ayacahuite*. Revista Fitotecnia Mexicana 25: 239-246.
- Franco, E.J., J.R.S. Scolforo, J.M. Mello e J.T. Lima. 1998. Eficiência na estimativa do peso seco para árvores individuais e definição do ponto ótimo de amostragem para determinação da densidade básica de *Eucalyptus camaldulensis*. Ciência Florestal 8: 77-92.
- Gonçales, J.C., L.C.S. Breda, J.F.M. Barros, D.G. Macedo, G. Janin, A.F. Costa e A.T. Vale. 2006. Características tecnológicas das madeiras de *Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden e *Eucalyptus cloeziana* F. Muell visando ao seu aproveitamento na indústria moveleira. Ciência Florestal 16: 329-341.
- Gonçalves, G.A., M.A.P. Ramalho, H.B. Andrade e O.G. Marques Junior. 1997. Resposta na segunda rotação pela seleção efetuada na primeira, em famílias de meios-irmãos de *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden. Revista Árvore 21: 377-383.
- Greaves, B.L., N.M.G. Borralho, C.A. Raymond, R. Evans and Ph. Whiteman. 1997. Age-age correlations in, and relationship between basic density and growth in *Eucalyptus nitens*. Silvae Genetica 46: 264-270.
- Greaves, B.L., N.M.G. Borralho, C.A. Raymond, and A. Farrington. 1996. Use of a Pilodyn for the indirect selection of basic density in *Eucalyptus nitens*. Canadian Journal of Forest Research 26: 1643-1650.
- Hansen, C.P. 2000. Application of the Pilodyn in forest tree improvement. DFSC Series of Technical Notes. TN55. Danida. Forest Seed Centre, Humlebaek, Denmark. 15 p.
- Haselein, C.R., M.C. Lopes, E.J. Santini, S.J. Longhi, S. Rosso, D.L.G. Fernandes e L.F. Menezes. 2004. Características tecnológicas da madeira de árvores matrizes de *Eucalyptus grandis*. Ciência Florestal 14: 145-155.
- Hodge, G.R and T.L. White. 1992. Genetic parameters estimates for growth traits at different ages in slash pine and some implications for breeding. Silvae Genetica. 41: 252-262.
- Hoffmeyer, P. 1978. The Pilodyn instrument as a non-destructive tester of the shock resistance of wood. In: Proceedings, 4th Nondestructive Testing of Wood Symposium. Vancouver, Washington State University. 28-30 August 1978. pp: 47-66.

- Ignacio-Sánchez, E., J.J. Vargas-Hernández, J. López-Upton y A. Borja-de la Rosa. 2005. Parámetros genéticos del crecimiento y densidad de madera en edades juveniles de *Eucalyptus urophylla* S.T. Blake. *Agrociencia* 39: 469-479.
- Ipinza, R., B. Gutiérrez y M. Molina. 1997. Análisis genético univariado de siete ensayos de progenie y procedencia de *Eucalyptus nitens* (Deane & Maiden) Maiden en Chile. Potencial genético y silvícola. *In: IUFRO Conference Modelling Growth of Fast Grown Tree Specie*. 3-5 September 1997. Valdivia - Chile.
- Isik, F. and B. Li. 2003. Rapid assessment of wood density of live trees using the Resistograph for selection in tree improvement programs. *Canadian Journal of Forest Research* 33: 2426-2435.
- Kageyama, P.Y. e R. Vencovsky. 1983. Variação genética em progênies de uma população de *Eucalyptus grandis* (Hill) Maiden. *IPEF* 24: 9-26.
- Kang, H. 1985. Juvenile selection in tree breeding: Some mathematical models. *Silvae Genetica* 34: 75-84.
- King, J.N., F.C. Yeh, J.Ch. Heaman and B.P. Dancik. 1988. Selection of wood density and diameter in controlled crosses of coastal Douglas-fir. *Silvae Genetica* 37: 152-157.
- Koch, L. and L. Fins. 2000. Genetic variation in wood specific gravity from progeny tests of Ponderosa pine (*Pinus ponderosa* Laws.) in northern Idaho and western Montana. *Silvae Genetica* 49: 174-181.
- Knowles, R.L., L.W. Hansen, A. Wedding and G. Downes. 2004. Evaluation of non-destructive methods for assessing stiffness of Douglas fir trees. *New Zealand Journal of Forestry Science* 34: 87-101.
- Kube, P. and C. Raymond. 2002. Selection strategies for genetic improvement of basic density in *Eucalyptus nitens*. *CRC Technical Report 92*. Tasmania. 13 p.
- Kumar, D. and N.B. Singh. 2001. Age-age correlation for early selection of clones of *Populus* in India. *Silvae Genetica* 50: 103-108.
- Lambeth, C.C., J.P. van Buijtenen, S.D. Duke and R.B. McCullough. 1983. Early selection is effective in 20-year-old genetic test of Loblolly pine. *Silvae Genetica* 32: 210-215.

- Larocca, F., J. Aparicio y F. Dalla Tea. 2005. Manejo intensivo de forestaciones de eucaliptos. *In*: IDIA XXI, Revista de Información sobre Investigación y Desarrollo Agropecuario 8: 70-73.
- Lee, S.J. 2001. Selection of parents for the Sitka spruce breeding population in Britain and the strategy for the next breeding cycle. *Forestry* 74: 129-143.
- Lima, J.T., P.F. Trugilho e S.C.S. Rosado. 2002. Novas metodologias empregadas para avaliar variações nas características da madeira de *Eucalyptus*. *In*: Seminário Sólidos de Eucalipto: Avanços Científicos e Tecnológicos. Lavras: UFLA, 2002. pp: 135-149.
- Lobão, M.S., R.M.D. Lúcia, M.S.S. Moreira e A. Gomes. 2004. Caracterização das propriedades físico-mecânicas da madeira de eucalipto com diferentes densidades. *Revista Árvore* 28: 889-894.
- Lopes, M.C. 2003. Agrupamento de árvores matrizes de *Eucalyptus grandis* em função das variáveis dendrométricas e das características tecnológicas da madeira. Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal de Santa Maria (RS). 93 p.
- López, J.A. 2005. Madera de calidad para usos sólidos. *In*: IDIA XXI, Revista de Información sobre Investigación y Desarrollo Agropecuario 8: 175-179.
- López, J.A. 2006. Control genético del volumen y eficiencia de la selección temprana en *Pinus elliottii* Engelm. var. *elliottii*. *In*: 12º Jornadas Técnicas Forestales y Ambientales – FCF, UNaM – EEA Montecarlo, INTA. 8-10 de junio de 2006 – Eldorado, Misiones. Argentina. CD-ROM.
- López, J.A., M.A. Marcó, L. Harrand y P.Y. Genes. 2005. Interacción genotipo-ambiente y parámetros genéticos de la densidad de la madera de *Eucalyptus grandis* utilizando Pilodyn. *In*: 3º Congreso Forestal Argentino y Latinoamericano. 6 a 9 de septiembre de 2005. Corrientes, Argentina.
- López, J.A., L.M. Parisi y L. Harrand. 2003. Densidad de la madera de 3 huertos semilleros de progenies de *Eucalyptus grandis*. *In*: XVIII Jornadas Forestales. Concordia, Argentina. 23-24 de octubre 2003. CD-ROM.
- MacDonald, A.C., N.M.G. Borralho and B.M. Potts. 1997. Genetic variation for growth and wood density in *Eucalyptus globulus* ssp. *globulus* in Tasmania (Australia). *Silvae Genetica* 46: 236-241.

- Magnussen, S. and A.D. Yanchuk. 1993. Selection age and risk: finding the compromise. *Silvae Genetica* 42: 25-40.
- Malan, F.S. 1991. Variation, association and inheritance of juvenile wood properties of *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden with special reference to the effect of rate of growth. *South African Forestry Journal* 157: 16-23.
- Malan, F.S. 1995. *Eucalyptus* improvement for lumber production. In: Seminário Internacional de Utilização da Madeira de Eucalipto para Serraria. São Paulo. pp: 1-19.
- Marcó, M.A. 1991. Seed source trials of *Eucalyptus grandis* in Argentina. *INIA, Sistemas y Recursos Forestales* 10: 111-119.
- Marcó, M.A. 2001. Estrategias de utilización de recursos genéticos de las principales especies forestales exóticas en Argentina. In: III SIRGEALC, Simposio de Recursos Genéticos para América Latina e Caribe. 2001. Londrina, IAPAR. Anais 3: 71-74.
- Marcó, M.A., L. Harrand y F. Larocca. 2005. Producción de semilla y clones mejorados de eucaliptos. In: IDIA XXI, Revista de Información sobre Investigación y Desarrollo Agropecuario 8: 180-183.
- Marcó, M.A. and J.A. López. 1995. Performance of *Eucalyptus grandis* and *Eucalyptus dunnii* in the Mesopotamia region, Argentina. In: *Eucalypt Plantations: Improving Fibre Yield and Quality*. B.M. Potts, N.M.G. Borralho, J.B. Reid, R.N. Cromer, W.N. Tibbits and C.A. Raymond (eds.). Proc. CRC-IUFRO Conf., Hobart, 19-24 February 1995. pp: 40-45.
- Marcó, M.A. y E. Shield. 2005. *Eucalyptus* de rápido crecimiento para usos sólidos. In: IDIA XXI, Revista de Información sobre Investigación y Desarrollo Agropecuario 8: 184-185.
- Marcó, M.A. and T.L. White. 2002. Genetics parameters estimates and genetic gains for *Eucalyptus grandis* and *E. dunnii* in Argentina. *Forest Genetics* 9: 205-215.
- Martins, I.S., C.D. Cruz, A.J. Regazzi e I.E. Pires. 2003. Eficiência da seleção univariada direta e indireta e de índices de seleção em *Eucalyptus grandis*. *Revista Árvore* 27: 327-333.
- Martins, I.S., C.D. Cruz, M.G.B. Rocha, A.J. Regazzi e I.E. Pires. 2005. Comparação entre os processos de seleção entre e dentro e o de seleção combinada, em progênes de *Eucalyptus grandis*. *Revista Cerne* 11: 16-24.
- Martins, I.S., R.C.C. Martins e D.S. Pinho. 2006. Alternativas de índices de seleção em uma população de *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden. *Revista Cerne* 12: 287-291.

- Marques Jr., O.G., H.B. Andrade and M.A.P. Ramalho. 1996. Assessment of the early selection efficiency in *Eucalyptus cloeziana* F. Muell. in the northwest of Minas Gerais state (Brazil). *Silvae Genetica* 45: 359-361.
- Matheson, A.C. and L.J. Mullin. 1987. Variation among neighbouring and distant provenances of *Eucalyptus grandis* and *E. tereticornis* in Zimbabwean field trials. *Australian Forest Research* 17: 233-250.
- Mattos, P.P., J.C.D. Pereira e E.G. Schaitza. 1998. Determinação de parâmetros radiográficos em amostras de madeira de *Eucalyptus dunnii* e de *Pinus elliottii*. EMBRAPA. Comunicado Técnico Nro. 35. 5p
- Mitchell, H.L., 1960. Development of an adequate concept of wood quality for the guidance of genetics and forest managers. *In: Proceedings of 5th World Forestry Congress*. University of Washington, Washington. pp: 1341-1348.
- Moura, V.P.G., R.D. Barnes and J.S. Birks. 1987. A comparison of three methods of assessing wood density in provenances of *Eucalyptus camaldulensis* Dehnh. and other *Eucalyptus* species in Brazil. *Australian Forest Research* 17: 83-90.
- Namkoong, G. 1979. Introduction to Quantitative Genetics in Forestry. U.S. Department of Agriculture, Technical Bulletin No. 1588. Washington, D.C. 342 p.
- Nebgen, R.J. and W.J. Lowe. 1985. The efficiency of early and indirect selection in three sycamore genetic tests. *Silvae Genetica* 34: 72-75.
- Oliveira, J.T.S., J.C. Hellmeister e M. Tomazello Filho. 2005. Variação do teor de umidade e da densidade básica na madeira de sete espécies de eucalipto. *Revista Árvore* 29: 115-127.
- Paula, R.C., R.C.G. Borges, I.E. Pires, N.F. Barros e C.D. Cruz. 1996. Estimativas de parâmetros genéticos em famílias de meios-irmãos de *Eucalyptus camaldulensis* Dehnh. I. Características de crescimento e densidade básica da madeira. *Revista Árvore* 20: 309-317.
- Paula, R.C., I.E. Pires, R.C.G. Borges e C.D. Cruz. 2002. Predição da ganhos genéticos em melhoramento florestal. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 37: 159-165.
- Pinheiro, A.L. 1999. Considerações sobre a Taxonomia, Filogenia, Ecologia, Genética, Melhoramento Florestal e a Fertilização Mineral e seus Reflexos na Anatomia e Qualidade da Madeira. Viçosa: IF. 144 p.

- Poke, F.S., J.K. Wright and C.A. Raymond. 2004. Predicting extractives and lignin contents in *Eucalyptus globulus* using near infrared reflectance analysis. *Journal of Wood Chemistry and Technology* 24: 55-67.
- Raymond, C.A. and A.C. MacDonald. 1998. Where to shoot your Pilodyn: within tree variation in basic density in plantation *Eucalyptus globulus* and *E. nitens* in Tasmania. *New Forests* 15: 205-221.
- Rocha, M.G.B., I.E. Pires, R.B. Rocha, A. Xavier e C.D. Cruz. 2006. Avaliação genética de progênies de meio-irmãos de *Eucalyptus grandis* por meio dos procedimentos REML/BLUP e da ANOVA. *Scientia Forestalis* 71: 99-107.
- SAGPyA-INTA. 2005. Mejores Árboles para más Forestadores: el Programa de Producción de Material de Propagación Mejorado y el Mejoramiento Genético en el Proyecto Forestal de Desarrollo. Roberto Fernández (coord.). Secretaría de Agricultura, Ganadería, Pesca y Alimentos. Buenos Aires, Argentina. 241 p.
- Sánchez-Acosta, M. 1999. Experiencia argentina en la producción y utilización de la madera de eucalipto, panorama a 1999. *In: Workshop: Técnicas de Abate, Processamento e Utilização da Madeira de Eucalipto Viçosa*. Minas Gerais. 22-24 junho 1999. pp: 28-38
- Sánchez-Acosta, M. y L. Vera. 2005. Situación forestoindustrial de Argentina al 2005. *In: III Simposio IberoAmericano de Gestión y Economía Forestal*. Ubatuba, San Pablo, Brasil. 18-21 de septiembre de 2005.
- Sánchez-Monsalvo, V., J.G. Salazar-García, J.J. Vargas-Hernández, J. López-Upton y J. Jasso-Mata. 2003. Parámetros genéticos y respuesta a la selección en características del crecimiento de *Cedrela odorata* L. *Revista Fitotecnia Mexicana* 26: 19-27.
- Sánchez-Vargas, N.M., J.J. Vargas-Hernández, L.M. Ruiz-Posadas y J. López-Upton. 2004. Repetibilidad de parámetros genéticos en un ensayo clonal de *Eucalyptus urophylla* S.T. Blake en el sureste de México. *Agrociencia* 38: 465-475.
- Santos, P.E.T., I.O. Geraldi e J.N. Garcia. 2003. Estimativas de parâmetros genéticos de propriedades físicas e mecânicas da madeira em *Eucalyptus grandis*. *Scientia Forestalis* 63: 54-64.

- Santos, P.E.T., I.O. Geraldi and J.N. Garcia. 2004. Estimates of genetics parameters of wood traits for sawn timber production in *Eucalyptus grandis*. *Genetic and Molecular Biology* 27: 567-573
- SAS. 2002. SAS/STAT User's Guide. Release 8.00 Edition. SAS Institute Inc. Cary, North Carolina, U.S.A.
- Shelbourne, C.J.A. 1972. Genotype-environment interaction: Its study and its implications in forest tree improvement. *In: IUFRO Genetics-SABRAO Joint Symposia*. Tokyo, 1972. pp: 1-28.
- Shield, E. 2004. Silviculture for sawlogs - A review of the key elements, with special reference to *Eucalyptus grandis*. *In: "Eucalyptus in a Changing World" Proc. IUFRO Conference*. N.M.G. Borralho, J.S. Pereira, C. Marques, J. Coutinho, M. Madeira and M. Tomé (eds). Aveiro, Portugal. 11-15 October 2004. CD-ROM.
- Shimoyama, V.R.S. e L.E.G. Barrichelo. 1989. Densidade básica da madeira, melhoramento e manejo florestal. Serie Técnica IPEF nº20. 22 p.
- Smith, D.M. 1954. Maximum moisture content method for determining specific gravity of small wood samples. Forest Product Laboratory. Reprint N° 2014. Wisconsin. US Department of Agriculture. 8 p.
- Stamm, A.J. 1929. Density of wood substance, adsorption by wood, and permeability of wood. *Journal of Physical Chemistry* 33: 398-414.
- Squillace, A.E. 1974. Average genetic correlations among offspring from open-pollinated forest trees. *Silvae Genetica* 23: 149-156.
- Thiersch, C.R., J.R. Scolforo, A.D. Oliveira, G.D.S.P. Rezende e R. Maestri. 2006. O uso de modelos matemáticos na estimativa da densidade básica da madeira em plantios de clones de *Eucalyptus* sp. *Revista Cerne* 12: 264-278.
- Tibbits, W. and G. Hodge. 1998. Genetic parameters and breeding value predictions for *Eucalyptus nitens* wood fiber production traits. *Forest Science* 44: 587-598.
- Tomazello Filho, M. 1985. Variação radial da densidade básica e da estrutura anatômica da madeira do *Eucalyptus saligna* e *E. grandis*. *IPEF* 29: 37-45.
- Trugilho, P.F., S.C.S. Rosado, J.T. Lima e M.A.M. Souza. 2002. Tensões de crescimento: recentes experiências com medições não destrutivas. *In: Seminário Sólidos de Eucalipto:*

- Avanços Científicos e Tecnológicos. L.M Mendes (coord). Lavras: Centro de Estudos em Recursos Naturais Renováveis. Un. Fed de Lavras. 26-27 junho 2002. pp: 125-133.
- van Buijtenen, J.P. 1992. Fundamental genetic principles. *In: Handbook of Quantitative Forest Genetics*. L. Fins, S.T. Friedman and J.V. Brotschol (eds.). Kluwer Academic Publishers, The Netherlands. pp: 29-68.
- Vargas-Hernández, J. and W.T. Adams. 1992. Age-age correlations and early selection for wood density in young coastal Douglas-fir. *Forest Science* 38: 467-478.
- Vargas-Hernández, J.J., W.T. Adams and D.G. Joyce. 2003. Quantitative genetic structure of stem form and branching traits in Douglas-fir seedlings and implications for early selection. *Silvae Genetica* 52: 36-44.
- Varghese, M, Vishnu, K.N. Subramanian, S.S.R. Bennet and S. Jagadees. 1995. Genetic effects on wood and fiber traits of *Eucalyptus grandis* provenances. *In: Eucalypt Plantations: Improving Fibre Yield and Quality*. B.M. Potts, N.M.G. Borralho, J.B. Reid, R.N. Cromer, W.N. Tibbits and C.A. Raymond (eds.). Proc. CRC-IUFRO Conf., Hobart, 19-24 February 1995. pp: 64-67.
- Viana, J.M.S. 2001. Genetic correlations in family structured populations. *Revista Árvore* 25: 97-103.
- Volker, P.W. and C.A. Raymond. 1988. Potencial for breeding eucalypts in Tasmania. *Appita Journal* 41: 25-30.
- Wei, X. and N.M.G. Borralho. 1997. Genetic control of wood basic density and bark thickness and their relationships with growth traits of *Eucalyptus urophylla* in South East China. *Silvae Genetica* 46: 245-250.
- Wei, X. and N.M.G. Borralho. 1998. Genetic control of growth traits of *Eucalyptus urophylla* S.T. Blake in south east China. *Silvae Genetica* 47: 158-165.
- Wei, X. and N.M.G. Borralho. 2000. Genetic gains and levels of relatedness from best linear unbiased prediction selection of *Eucalyptus urophylla* for pulp production in southeastern China. *Canadian Journal of Forest Research* 30: 1601-1607.
- White, T.L. 1996. Genetic parameter estimates and breeding value predictions: issues and implications in tree improvement programs. *In: M.J. Dieters, A.C. Matheson, D.G. Nikles, C.E. Harwood and S.M. Walker (eds.). Tree Improvement for Sustainable*

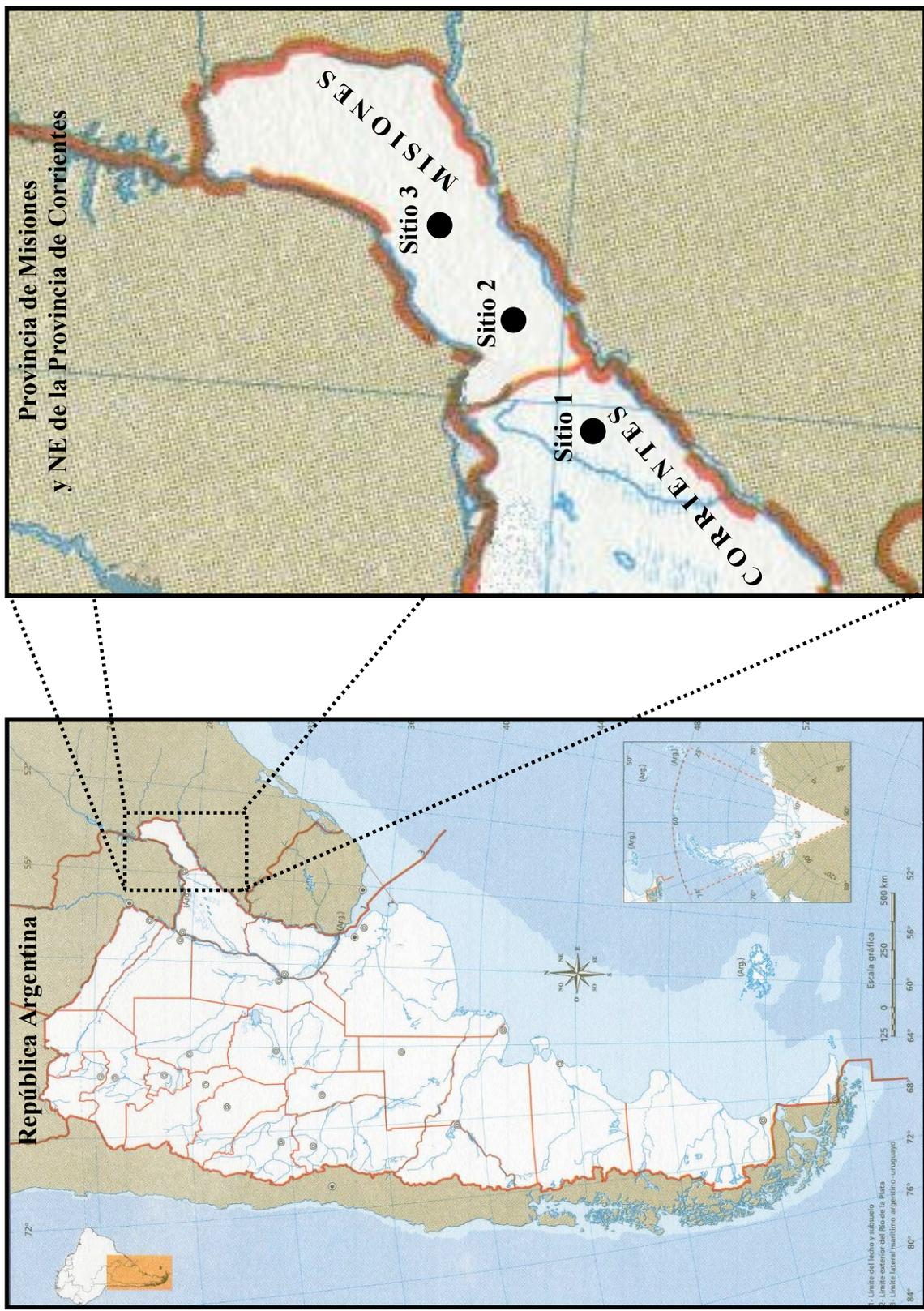
- Tropical Forestry. Proc. QFRI-IUFRO Conf. Caloundra, QLD, Australia. 27 October-1 November 1996. pp: 110-117.
- White, T.L. and G.R. Hodge. 1989. Predicting Breeding Values with Applications in Forest Tree Improvement. Kluwer Academic Publishers. The Netherlands. 368p.
- Wilkins, A.P. and R. Kitahara. 1991. Silvicultural treatments and associated growth rates, growth strains and wood properties in 12.5-year-old *Eucalyptus grandis*. Australian Forestry 54: 99-104.
- Wu, H.X. 1998. Study of early selection in tree breeding: 1. Advantage of early selection through increase of selection intensity and reduction of field test size. Silvae Genetica 47: 146-155.
- Wu, H.X. 1999. Study of early selection in tree breeding: 2. Advantage of early selection through shortening the breeding cycle. Silvae Genetica 48: 78-83.
- Xavier, A., R.C.G. Borges, C.D. Cruz e P.R. Cecon. 1997. Parâmetros genéticos de características de qualidade da madeira em *Eucalyptus grandis*. Revista Árvore 21: 71-78.
- Yamada, Y. 1962. Genotype by environment interaction and genetic correlation of the same trait under different environments. Japan Journal of Genetics 37: 498-509.
- Yanchuk, A.D. and G.K. Kiss. 1993. Genetic variation in growth and wood specific gravity and its utility in the improvement of interior spruce in British Columbia. Silvae Genetica 42: 141-148.
- Zobel, B. y J. Talbert. 1988. Técnicas de Mejoramiento Genético de Árboles Forestales. Traducido por M. Guzmán-Ortíz. Limusa. México. 545 p.
- Zobel, B.J. y J.P. van Buijtenen. 1989. Wood Variation. Its Causes and Control. Springer-Verlag, Berlin. 363 p.

ANEXOS

Anexo 1. Resumen descriptivo de los tres sitios de ensayo.

		Sitio 1. Municipio Virasoro, Prov. Corrientes	Sitio 2. Municipio Cerro Azul, Prov. Misiones	Sitio 3. Col. Cerro Moreno, Municipio Aristóbulo del Valle, Prov. Misiones
Ubicación	Lat.	28° 13' S	27° 39' S	27° 00' S
	Long.	56° 05' O	55° 26' O	54° 51' O
	Alt.	114 m.s.n.m	274 m.s.n.m	495 m.s.n.m
Relieve		Llanura	Cañada	Cerro
Temp. Media Anual (°C)		22.2	20.9	20.8
(Min - Max)		(15.6 - 26.3)	(16.0 - 26.2)	(16.0 - 26.6)
Precipitación Anual		1900 mm	2000 mm	2200 mm
Fecha de plantación		10 / 11 / 1996	10 / 12 / 1996	22 / 12 / 1996
Espaciamiento		3m x 3m	3m x 3m	3m x 3m
1era. Medición		18/05/2001	30/06/2001	19/08/2001
(Fecha y Edad)		4a 6m	4a 6m	4a 8m
2da. medición		26/04/05	25/05/2005	07/06/2005
(Fecha y Edad)		8a 5m	8a 5m	8a 5m
Nro. árboles iniciales		2560	2240	3200
Árboles evaluados				
1era. medición		77.2%	82.1%	75.6%
2da. medición		63.3%	65.9%	56.0%

Anexo 2: Ubicación geográfica de los sitios de ensayo.



Anexo 3. Orígenes (y procedencia local) de *Eucalyptus grandis* utilizadas en la evaluación

Origen / Procedencia	Nro. de familias	Latitud	Longitud	Altitud (m.s.n.m.)
1. Región de Mt Fraser/Mt Lewis (7 Km W de Julatten, QLD)[†]	10	16° 35' S	145° 16' E	1000
2. Región de Mt Lewis (WNW de Julatten, QLD)	7	16° 35' S	145° 17' E	900 – 1000
3. Davis Creek Road (E de Mareeba, QLD)	9	17° 03' S	145° 37' E	700 – 800
4. Tinaroo Creek Road (NNE de Atherton, QLD)	12	17° 06' S	145° 36' – 145° 37' E	1150 – 1200
5. Baldy S.F. (SSW de Atherton, QLD)	12	17° 19' – 17° 21' S	145° 25' E	900 – 1100
6. SSW of Atherton (hacia Herberton (QLD))	19	17° 19' – 17° 21' S	145° 25' E	900 – 1100
7. Wild River (SSW de Atherton, QLD)	9	17° 22' S	145° 24' E	920
8. E de Wondecla (QLD)	11	17° 23' – 17° 24' S	145° 27' – 145° 30' E	800 – 1000
9. S de Ravenshoe (QLD)	16	17° 42' – 17° 51' S	145° 29' – 145° 36' E	750 – 950
10. 10 Km S de Ravenshoe (QLD)	8	17° 42' S	145° 29' E	900 – 950
11. Mt Spec S.F. (cerca de Paluma, QLD)	35	18° 52' – 19° 01' S	146° 08' E	900 – 950
12. Huerto Clonal Local (Entre Ríos, ARG)	8	31° 22' S	58° 06' O	30

[†] QLD: Queensland; ARG: Argentina

Anexo 4. Número de familias involucradas por origen en la población de *Eucalyptus grandis* instalada en tres sitios del NE de Argentina

Origen / Procedencia	Sitio 1. Virasoro	Sitio 2. Cerro Azul	Sitio 3. Cerro Moreno
1	9	9	10
2	7	7	7
3	9	6	9
4	6	5	12
5	11	12	12
6	18	14	19
7	6	6	9
8	10	10	11
9	16	15	16
10	8	8	8
11	18	12	35
12	8	8	8
Total	126	112	156

Anexo 5. Promedios a nivel de origen para todas características evaluadas, por sitio de ensayo y en el conjunto. Para el análisis conjunto a excepción de FORM y PILO, todas las otras variables se encuentran estandarizadas (sin unidad).

DAP_01 (cm)	1. Virasoro	2. C. Azul	3. C. Moreno	Conjunto
1	17.43	16.24	20.16	5.58
2	17.72	14.62	19.44	5.40
3	17.43	15.15	19.54	5.43
4	17.32	15.40	19.25	5.41
5	16.57	15.20	19.65	5.33
6	17.64	15.61	19.53	5.48
7	15.64	15.72	19.78	5.33
8	18.03	15.42	20.47	5.61
9	17.93	16.30	20.34	5.65
10	17.36	16.02	19.25	5.45
11	16.75	14.71	19.80	5.36
12	18.87	15.25	21.42	5.78

HT_01 (m)	1. Virasoro	2. C. Azul	3. C. Moreno	Conjunto
1	19.05	19.55	22.49	10.66
2	19.31	18.56	22.52	10.60
3	18.90	18.63	22.21	10.47
4	18.59	18.67	22.21	10.42
5	18.33	18.85	22.00	10.33
6	18.56	19.24	21.99	10.45
7	18.02	19.12	22.37	10.38
8	18.99	18.96	22.49	10.57
9	19.01	19.74	22.49	10.67
10	18.62	19.51	22.36	10.55
11	18.39	18.33	22.37	10.36
12	19.67	18.82	23.03	10.77

VOL_01 (m³)	1. Virasoro	2. C. Azul	3. C. Moreno	Conjunto
1	0.21	0.19	0.33	2.49
2	0.33	0.16	0.31	2.32
3	0.31	0.17	0.31	2.33
4	0.31	0.18	0.30	2.34
5	0.19	0.17	0.31	2.25
6	0.32	0.18	0.31	2.39
7	0.17	0.18	0.32	2.25
8	0.23	0.18	0.34	2.50
9	0.23	0.20	0.33	2.55
10	0.21	0.19	0.30	2.36
11	0.19	0.15	0.32	2.26
12	0.25	0.17	0.38	2.68

FORM 01	1. Virasoro	2. C. Azul	3. C. Moreno	Conjunto
1	2.40	2.32	2.35	2.34
2	2.52	2.37	2.43	2.44
3	2.44	2.05	2.31	2.28
4	2.58	2.28	2.46	2.49
5	2.81	2.60	2.66	2.70
6	2.68	2.57	2.59	2.61
7	2.60	2.54	2.61	2.63
8	2.52	2.41	2.18	2.37
9	2.29	2.34	2.27	2.30
10	2.37	2.13	2.36	2.30
11	2.27	2.31	2.03	2.20
12	1.80	1.68	1.84	1.77

DAP_05 (cm)	1. Virasoro	2. C. Azul	3. C. Moreno	Conjunto
1	22.47	21.27	25.15	4.41
2	22.98	18.95	23.93	4.22
3	23.00	20.17	24.43	4.34
4	22.38	19.61	23.64	4.21
5	21.78	20.00	23.88	4.19
6	22.94	20.44	23.64	4.29
7	19.53	20.45	23.97	4.11
8	23.19	19.84	24.59	4.33
9	23.23	21.30	24.90	4.43
10	22.11	21.09	23.29	4.25
11	21.07	18.63	24.18	4.12
12	24.48	19.93	26.55	4.55

HT_05 (m)	1. Virasoro	2. C. Azul	3. C. Moreno	Conjunto
1	26.29	26.53	27.59	7.27
2	26.87	24.78	27.35	7.17
3	29.67	25.65	27.51	7.24
4	25.99	24.66	27.16	7.07
5	25.43	25.49	26.89	7.03
6	26.03	25.86	27.00	7.14
7	24.16	25.88	27.52	7.04
8	26.29	25.36	27.45	7.16
9	26.84	26.92	27.73	7.35
10	26.06	26.58	27.22	7.21
11	25.26	24.38	27.64	7.05
12	27.41	25.35	28.77	7.41

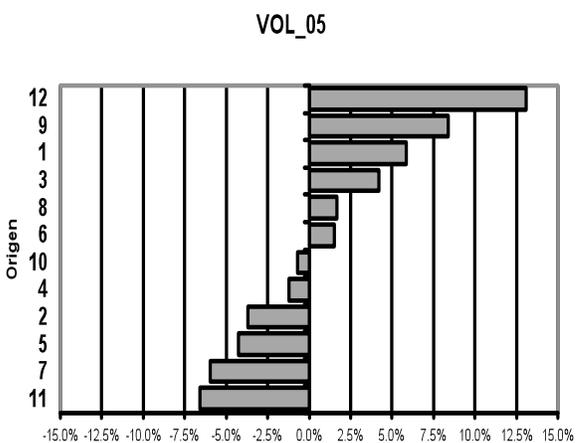
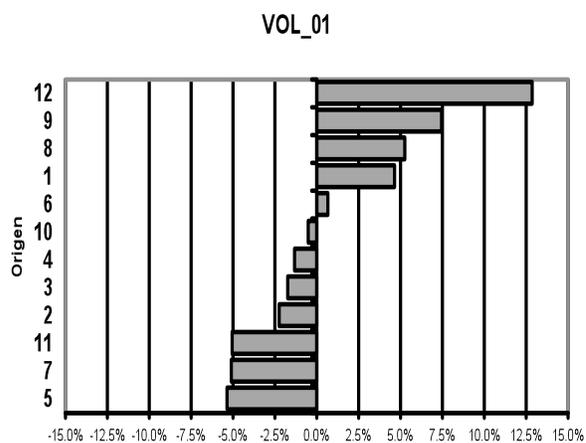
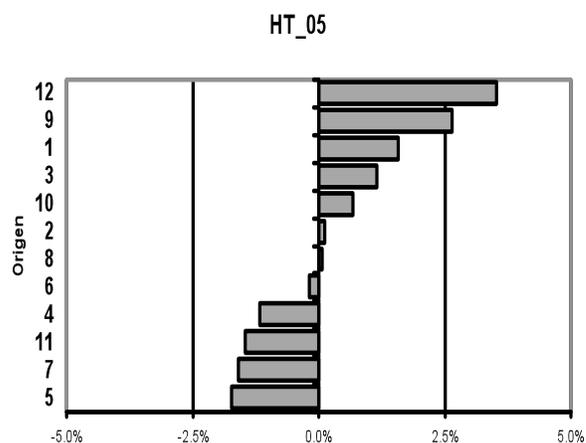
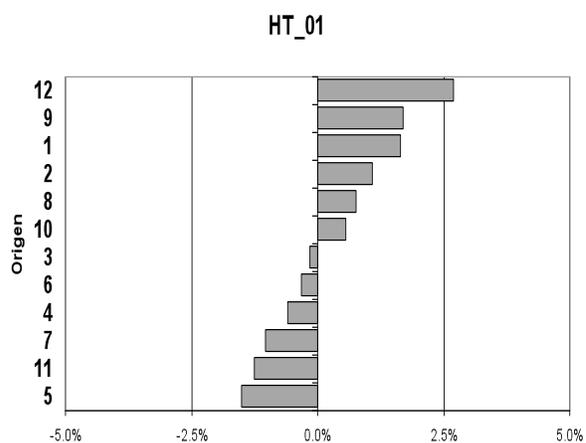
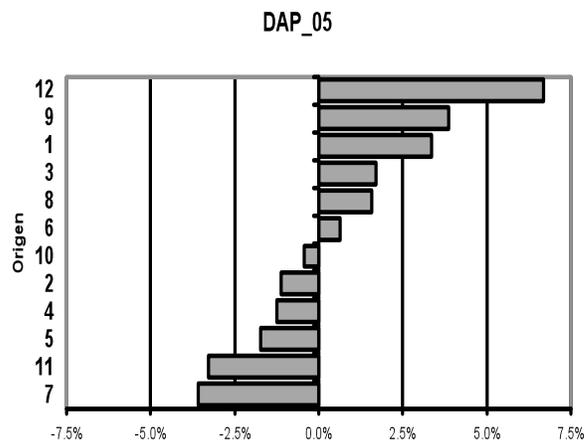
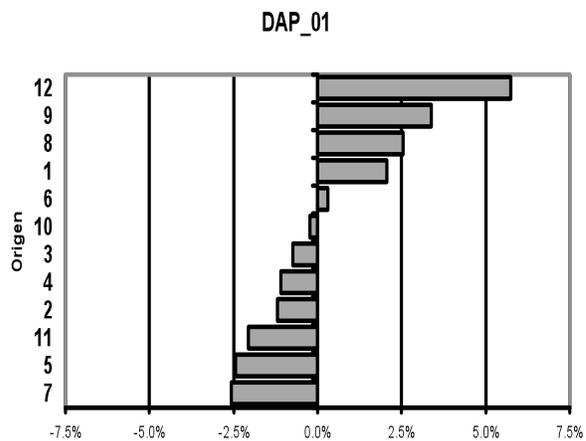
VOL_05 (m³)	1. Virasoro	2. C. Azul	3. C. Moreno	Conjunto
1	0.50	0.46	0.64	2.00
2	0.52	0.37	0.57	1.82
3	0.53	0.42	0.61	1.97
4	0.50	0.42	0.57	1.87
5	0.48	0.41	0.57	1.81
6	0.53	0.45	0.56	1.92
7	0.38	0.44	0.59	1.78
8	0.53	0.40	0.61	1.92
9	0.54	0.49	0.63	2.05
10	0.49	0.47	0.55	1.88
11	0.44	0.35	0.60	1.77
12	0.60	0.39	0.72	2.14

FORM_05	1. Virasoro	2. C. Azul	3. C. Moreno	Conjunto
1	2.41	2.30	2.32	2.33
2	2.47	2.44	2.33	2.41
3	2.75	2.29	2.53	2.53
4	2.71	2.37	2.64	2.64
5	3.06	2.62	3.04	2.92
6	2.85	2.59	2.77	2.75
7	2.78	2.41	2.76	2.68
8	2.72	2.42	2.23	2.46
9	2.65	2.50	2.46	2.54
10	2.79	2.45	2.66	2.64
11	2.53	2.39	2.14	2.34
12	1.83	1.68	1.81	1.77

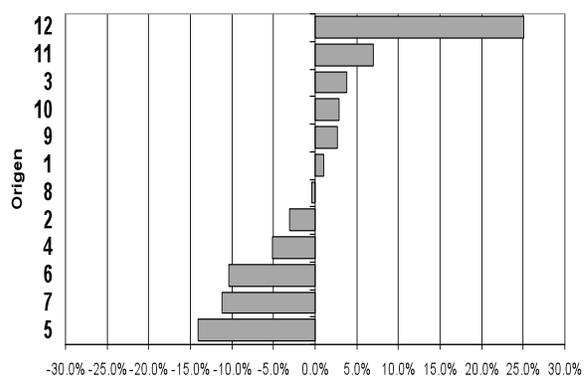
COR (%)	1. Virasoro	2. C. Azul	3. C. Moreno	Conjunto
1	7.07	7.12	7.97	4.90
2	6.51	6.44	7.53	4.56
3	6.76	6.47	7.05	4.46
4	6.98	6.86	7.49	4.71
5	7.16	7.29	7.32	4.80
6	7.75	7.62	7.73	5.09
7	7.37	7.55	7.55	4.94
8	7.40	7.49	7.54	4.93
9	7.20	7.12	7.19	4.73
10	7.35	7.19	7.02	4.73
11	6.88	6.77	7.12	4.55
12	5.85	6.13	6.46	4.08

PILO (mm)	1. Virasoro	2. C. Azul	3. C. Moreno	Conjunto
1	11.96	13.64	12.24	12.62
2	11.99	13.99	12.83	12.93
3	12.18	13.57	12.25	12.70
4	11.82	13.32	12.23	12.51
5	11.95	13.59	12.71	12.76
6	11.79	13.94	12.96	12.88
7	12.80	13.38	12.75	12.93
8	11.74	13.60	12.92	12.81
9	12.12	13.57	12.73	12.82
10	11.92	13.44	12.71	12.72
11	12.97	14.72	13.53	13.78
12	13.46	15.67	13.99	14.64

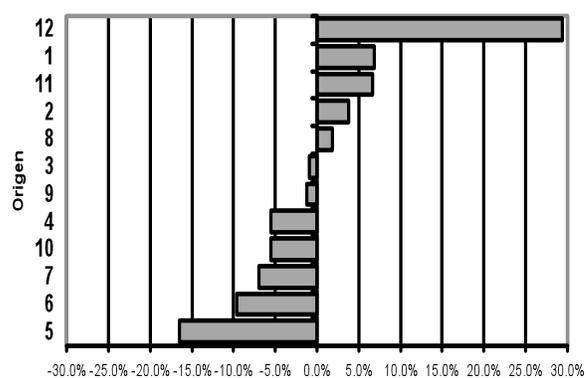
Anexo 6. Promedios por orígenes para las características evaluadas, expresados como porcentaje por encima o debajo de la media general de la población. (Valores positivos son deseables para todas las características)



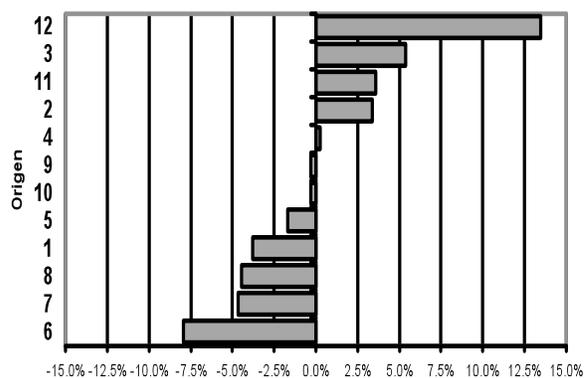
FORM_01



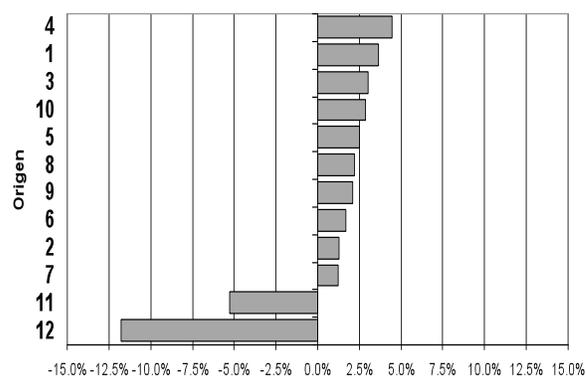
FORM_05



COR



PILO



Anexo 7. Componentes de varianza estimados para todas las características evaluadas, a nivel de sitios y en conjunto. Varianza total y proporción porcentual de cada componente.

Análisis por sitio

	VO (%)	VF (%)	Ve (%)	VT
1. Virasoro				
DAP_01	3.83	10.93	85.25	10.3059
HT_01	5.54	11.56	82.91	2.6354
VOL_01	3.21	11.33	85.46	0.0079
FORM_01	6.54	8.45	85.01	0.8212
DAP_05	2.77	11.90	85.32	28.5421
HT_05	3.24	11.07	85.70	12.7771
VOL_05	1.81	11.88	86.31	0.0682
FORM_05	6.61	9.88	83.51	1.1320
COR	6.69	8.42	84.88	2.9923
PILO	6.05	11.56	82.39	3.7112
2. Cerro Azul				
DAP_01	1.14	2.70	96.16	14.1572
HT_01	1.88	3.04	95.08	6.9392
VOL_01	1.18	2.41	96.41	0.0103
FORM_01	5.55	7.66	86.79	0.9093
DAP_05	1.10	3.66	95.24	34.0801
HT_05	1.52	3.27	95.20	24.6629
VOL_05	1.14	3.14	95.72	0.0831
FORM_05	4.11	8.02	87.87	1.0231
COR	7.27	5.96	86.77	2.5619
PILO	8.87	7.95	83.18	4.3596
3. Cerro Moreno				
DAP_01	2.84	3.75	93.41	9.1112
HT_01	1.01	2.91	96.08	3.6086
VOL_01	2.50	4.51	92.99	0.0120
FORM_01	6.49	9.16	84.35	0.7413
DAP_05	1.70	5.25	93.05	23.7428
HT_05	0.89	4.59	94.52	10.4257
VOL_05	1.27	6.06	92.67	0.0734
FORM_05	8.57	6.69	84.74	1.1258
COR	6.78	9.54	83.68	1.8091
PILO	5.25	14.34	80.41	3.7387

VO: Varianza de Orígenes, VF: Varianza de Familias(Orígenes), Ve: Varianza del error, VT: Varianza Total

Análisis conjunto

	VO (%)	VF (%)	VSO (%)	VSF (%)	Ve (%)	VT
DAP_01	0.72	4.26	1.61	1.75	91.65	1.0039
HT_01	0.57	3.66	2.07	2.48	91.23	1.0049
VOL_01	0.50	4.48	1.70	1.83	91.50	1.0035
FORM_01	6.51	6.16	0.19	2.08	85.07	0.8220
DAP_05	0.48	4.90	1.15	2.27	91.20	1.0033
HT_05	0.27	4.56	1.34	2.12	91.71	1.0048
VOL_05	0.12	5.13	1.22	2.14	91.40	1.0029
FORM_05	6.57	6.75	0.42	1.49	84.77	1.1016
COR	5.67	6.61	1.23	1.49	85.00	1.0088
PILO	5.79	10.94	0.74	0.82	81.72	3.9297

VO: Varianza de Orígenes, VF: Varianza de Familias(Orígenes), VSO: Varianza de interacción Sitio-Origen, VSF: Varianza de interacción Sitio-Familia(Origen), Ve: Varianza del error, VT: Varianza Total

Anexo 8: Correlaciones genéticas (sobre la diagonal) y fenotípicas (debajo de la diagonal) entre todas las características evaluadas

Sitio 1. Virasoro^{†‡§}

	DAP_01	HT_01	VOL_01	FORM_01	DAP_05	HT_05	VOL_05	FORM_05	COR	PILO
DAP_01		0.902 (0.029)	1.254 (-0.088)	-0.122 (0.161)	0.977 (0.007)	0.911 (0.027)	1.018 (-0.006)	-0.235 (0.148)	-0.085 (0.164)	-0.349 (0.136)
HT_01	0.773		0.905 (0.028)	-0.291 (0.148)	0.914 (0.025)	1.018 (-0.006)	0.910 (0.026)	-0.342 (0.137)	-0.296 (0.149)	-0.339 (0.135)
VOL_01	0.984	0.810		-0.076 (0.161)	1.284 (-0.098)	1.5656 (-0.226)	0.998 (0.001)	-0.203 (0.149)	-0.092 (0.162)	-0.202 (0.147)
FORM_01	-0.174	-0.231	-0.173		-0.256 (0.150)	-0.288 (0.151)	-0.262 (0.150)	0.893 (0.033)	0.163 (0.169)	0.086 (0.161)
DAP_05	0.956	0.736	0.937	-0.232		0.945 (0.017)	1.005 (-0.002)	-0.365 (0.134)	-0.185 (0.157)	-0.398 (0.128)
HT_05	0.823	0.830	0.806	-0.259	0.848		0.955 (0.014)	-0.373 (0.136)	-0.337 (0.147)	-0.431 (0.127)
VOL_05	0.942	0.748	0.948	-0.228	0.983	0.850		-0.297 (0.141)	-0.136 (0.159)	-0.352 (0.133)
FORM_05	-0.279	-0.266	-0.280	0.659	-0.337	-0.302	-0.336		0.210 (0.159)	0.205 (0.149)
COR	-0.073	-0.163	-0.090	0.118	-0.087	-0.134	-0.105	0.087		-0.354 (0.143)
PILO	-0.261	-0.118	-0.217	0.094	-0.333	-0.293	-0.288	0.147	-0.2301	

[†] Entre paréntesis el error estándar de estimación.

[‡] Valores de correlación superiores a 1.00 o errores estándar negativos, son fallas en el método de estimación.

[§] Todas las correlaciones fenotípicas son significativas al 5% de probabilidad

Sitio 2. Cerro Azul[†] §

	DAP_01	HT_01	VOL_01	FORM_01	DAP_05	HT_05	VOL_05	FORM_05	COR	PILO
DAP_01		0.789 (0.136)	0.969 (0.023)	0.028 (0.268)	0.980 (0.013)	0.751 (0.153)	0.922 (0.053)	-0.150 (0.260)	-0.173 (0.279)	-0.006 (0.262)
HT_01	0.803		0.803 (0.133)	-0.053 (0.260)	0.838 (0.096)	0.971 (0.019)	0.822 (0.110)	-0.232 (0.245)	-0.134 (0.274)	-0.038 (0.255)
VOL_01	0.971	0.811		-0.081 (0.277)	1.533 (-0.468)	-0.047 (0.365)	1.000 (0.000)	0.057 (0.276)	-0.147 (0.292)	0.310 (0.247)
FORM_01	-0.281	-0.249	-0.269		-0.055 (0.241)	-0.220 (0.243)	-0.169 (0.246)	1.018 (-0.007)	0.351 (0.183)	0.231 (0.180)
DAP_05	0.940	0.714	0.919	-0.327		0.831 (0.098)	0.982 (0.011)	-0.267 (0.223)	-0.276 (0.239)	-0.097 (0.234)
HT_05	0.835	0.841	0.799	-0.314	0.841		0.780 (0.130)	-0.363 (0.220)	-0.394 (0.231)	0.096 (0.247)
VOL_05	0.909	0.707	0.927	-0.319	0.974	0.834		-0.362 (0.218)	-0.341 (0.239)	-0.010 (0.247)
FORM_05	-0.387	-0.272	-0.364	0.698	-0.424	-0.344	-0.404		0.170 (0.201)	0.391 (0.160)
COR	-0.052	-0.105	-0.052	0.079	-0.080	-0.155	-0.090	0.055		-0.563 (0.139)
PILO	-0.398	-0.355	-0.392	0.128	-0.414	-0.375	-0.392	0.191	-0.269	

[†] Entre paréntesis el error estándar de estimación.

[‡] Valores de correlación superiores a 1.00 o errores estándar negativos, son fallas en el método de estimación.

[§] Todas las correlaciones fenotípicas son significativas al 5% de probabilidad.

Sitio 3. Cerro Moreno † ‡ §

	DAP_01	HT_01	VOL_01	FORM_01	DAP_05	HT_05	VOL_05	FORM_05	COR	PILO
DAP_01		0.782 (0.120)	0.993 (0.004)	0.410 (0.171)	0.995 (0.003)	0.830 (0.082)	0.981 (0.009)	0.027 (0.223)	-0.476 (0.162)	-0.054 (0.187)
HT_01	0.629		0.872 (0.069)	0.233 (0.219)	0.888 (0.059)	0.851 (0.082)	0.939 (0.031)	-0.005 (0.250)	-0.269 (0.218)	-0.342 (0.186)
VOL_01	0.979	0.722		0.348 (0.170)	1.119 (-0.058)	0.241 (0.232)	0.996 (0.002)	-0.006 (0.209)	-0.468 (0.153)	-0.086 (0.174)
FORM_01	-0.390	-0.300	-0.385		0.342 (0.164)	0.052 (0.196)	0.287 (0.162)	0.978 (0.007)	-0.069 (0.156)	0.167 (0.137)
DAP_05	0.946	0.580	0.930	-0.374		0.899 (0.046)	0.994 (0.002)	-0.026 (0.200)	-0.424 (0.155)	-0.069 (0.168)
HT_05	0.748	0.767	0.767	-0.363	0.735		0.953 (0.021)	-0.136 (0.209)	-0.357 (0.175)	-0.184 (0.173)
VOL_05	0.927	0.610	0.937	-0.372	0.980	0.7866		-0.014 (0.191)	-0.435 (0.146)	-0.102 (0.159)
FORM_05	-0.406	-0.349	-0.418	0.734	-0.423	-0.4005	-0.4298		0.074 (0.169)	0.236 (0.144)
COR	-0.097	-0.119	-0.091	0.084	-0.091	-0.1439	-0.0884	0.082		-0.346 (0.126)
PILO	-0.187	-0.167	-0.190	0.100	-0.253	-0.2232	-0.2438	0.106	-0.248	

† Entre paréntesis el error estándar de estimación.

‡ Valores de correlación superiores a 1.00 o errores estándar negativos, son fallas en el método de estimación.

§ Todas las correlaciones fenotípicas son significativas al 5% de probabilidad.

Análisis conjunto [†] [‡] [§]

	DAP_01	HT_01	VOL_01	FORM_01	DAP_05	HT_05	VOL_05	FORM_05	COR	PILO
DAP_01		0.820 (0.059)	1.016 (-0.005)	0.013 (0.154)	0.984 (0.005)	0.886 (0.036)	0.976 (0.008)	-0.081 (0.149)	-0.273 (0.142)	-0.166 (0.135)
HT_01	0.759		0.858 (0.047)	-0.123 (0.161)	0.818 (0.058)	0.912 (0.030)	0.842 (0.050)	-0.211 (0.152)	-0.384 (0.139)	-0.338 (0.131)
VOL_01	0.911	0.628		-0.023 (0.152)	1.001 (0.000)	0.944 (0.018)	0.994 (0.002)	-0.133 (0.145)	-0.285 (0.139)	-0.200 (0.132)
FORM_01	-0.194	-0.075	-0.262		-0.034 (0.150)	-0.143 (0.151)	-0.069 (0.148)	1.048 (-0.013)	0.067 (0.140)	0.213 (0.121)
DAP_05	0.932	0.638	0.939	-0.257		0.913 (0.028)	0.997 (0.001)	-0.149 (0.143)	-0.318 (0.135)	-0.179 (0.132)
HT_05	0.882	0.852	0.740	-0.169	0.803		0.953 (0.015)	-0.229 (0.142)	-0.350 (0.1349)	-0.282 (0.128)
VOL_05	0.797	0.497	0.935	-0.298	0.934	0.659		-0.188 (0.139)	-0.323 (0.132)	-0.179 (0.130)
FORM_05	-0.210	-0.084	-0.311	0.696	-0.311	-0.171	-0.369		0.127 (0.134)	0.164 (0.120)
COR	0.201	0.079	0.084	0.058	0.119	0.177	0.008	0.053		-0.439 (0.102)
PILO	-0.296	-0.269	-0.319	0.089	-0.349	-0.314	-0.349	0.113	-0.160	

[†] Entre paréntesis el error estándar de estimación.

[‡] Valores de correlación superiores a 1.00 o errores estándar negativos, son fallas en el método de estimación.

[§] A excepción de COR/VOL_05, todas las correlaciones fenotípicas son significativas al 5% de probabilidad.

Anexo 9: Familias involucradas en la subproblación formada para muestrear la densidad de la madera por medio de extracción de muestras con barreno de Pressler.

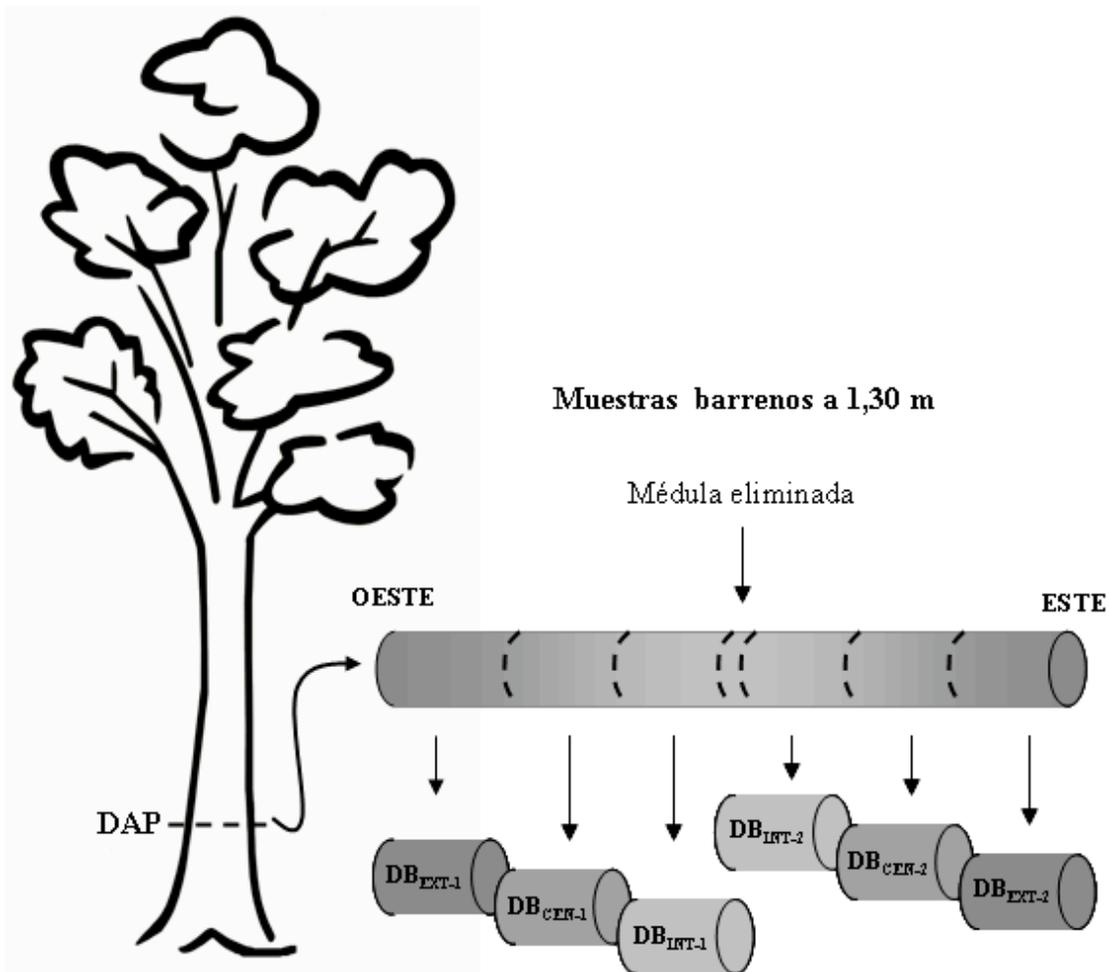
Grupo [†]	Origen / Procedencia [¶]	Familia	Número de árboles muestreados		
			1. Virasoro	2. C. Azul	3. C. Moreno
1	1	619	10	10	10
		624	8	10	10
		626	10	10	10
5	2	645	10	9	9
	3	502	8	9	7
5	5	650	10	10	10
		659	10	9	10
6	6	544	7	9	9
		548	10	9	9
		549	10	9	8
		551	9	9	10
7	7	556	10	9	7
		557	9	10	10
		558	10	10	10
8	8	634	10	10	10
		635	10	10	9
		638	9	10	10
		640	9	10	10
10	9	512	8	10	10
		515	10	10	10
		526	10	9	9
10	10	529	9	10	9
		530	10	10	10
		533	10	10	10
12	11	579	9	10	10
		2	9	9	10
		4	10	9	10
		5	9	9	10
		6	9	9	10
12	12	7	10	9	10
		N [§]	282	285	286

[†] Agrupamiento de individuos por desbalance de familias dentro de los orígenes.

[¶] Código de origen.

[§] Número total de individuos muestreados por sitio.

Anexo 10. Descripción gráfica de la toma de muestra para la medición de la densidad de la madera en árboles en pie de 9.5 años de edad de *Eucalyptus grandis*.



Fórmulas de cálculo:

$$DM_{EXT} = (DM_{EXT-1} + DM_{EXT-2}) / 2$$

$$DM_{CEN} = (DM_{CEN-1} + DM_{CEN-2}) / 2$$

$$DM_{INT} = (DM_{INT-1} + DM_{INT-2}) / 2$$

$$DM_{SEC} = (DM_{EXT} * 0.5552) + (DM_{CEN} * 0.3343) + (DM_{INT} * 0.1105)$$

Anexo 11. Método de cálculo utilizado para estimar la densidad básica de la madera (Smith, 1954).

$$DM = \frac{1}{\frac{PH - PS}{PS} + \frac{1}{D}} = \frac{1}{\frac{PH}{PS} - 0.347}$$

donde: DM es la densidad básica de la porción de madera muestreada, PH es el peso de la madera completamente saturada de agua, PS es el peso de la madera seco en estufa, y D es el valor de la densidad de la sustancia de la madera (es decir la densidad de la pared celular), la cual es relativamente constante y solo varía ligeramente entre especies (entre 1.50 y 1.56) como resultado de la variación de la composición química de la pared celular (Stamm, 1929); para este trabajo se consideró $D=1.53$.

Anexo 12. Detalle del Pilodyn 6J y del trabajo de penetración que realiza en la madera.



Detalle del descortezado para la toma de muestra.

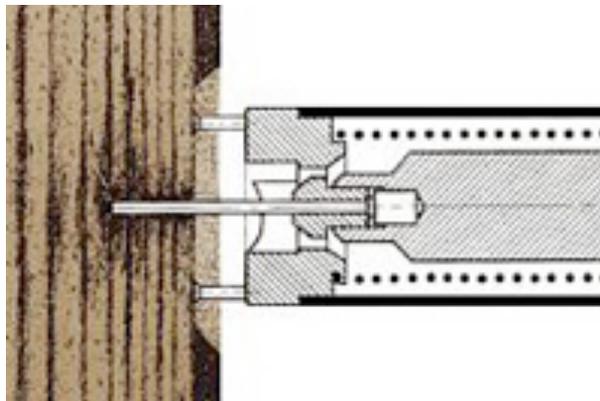


Ilustración de la penetración de la aguja del Pilodyn en la madera del árbol.

Anexo 13. Componentes de varianza estimados en la subpoblación utilizada para el análisis de la densidad de la madera. Varianza total y proporción porcentual de cada componente.

	VO (%)	VSO (%)	VF (%)	VSF (%)	Ve (%)	VT
1. Virasoro						
PILO	15.40		10.30		74.30	4.2383
DB_EXT	11.29		9.59		79.12	2231.2357
DB_SEC	11.83		10.75		77.42	1579.4578
2. C. Azul						
PILO	20.12		3.93		75.94	4.9200
DB_EXT	10.18		9.08		80.74	2165.7140
DB_SEC	10.81		6.28		82.92	1387.1539
3. C. Moreno						
PILO	1.25		18.42		80.33	4.7218
DB_EXT	4.95		7.58		87.47	2318.7120
DB_SEC	6.61		8.92		84.47	1731.9567
Conjunto						
PILO	9.69	2.60	9.63	1.19	76.89	4.6325
DB_EXT	7.74	0.76	6.62	2.19	82.69	2235.4585
DB_SEC	8.78	0.67	6.63	2.20	81.74	1564.7267

VO: Varianza de Orígenes, VF: Varianza de Familias(Orígenes), VSO: Varianza de interacción Sitio-Origen, VSF: Varianza de interacción Sitio-Familia(Origen), Ve: Varianza del error, VT: Varianza Total