

**UNIVERSIDAD NACIONAL DE SANTIAGO DEL ESTERO**

**FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES “ING. NESTOR RENE  
LEDESMA”**



**VARIACIÓN GENÉTICA EN PROGENIES DE POLINIZACIÓN  
ABIERTA DE *Eucalyptus tereticornis* SMITH**

**TRABAJO FINAL DE GRADUACIÓN**

**CARLA SUSANA SALTO**

**2008**

**UNIVERSIDAD NACIONAL DE SANTIAGO DEL ESTERO**

**FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES “ING. NESTOR RENE  
LEDESMA”**



**VARIACIÓN GENÉTICA EN PROGENIES DE POLINIZACIÓN  
ABIERTA DE *Eucalyptus tereticornis* SMITH**

**TRABAJO FINAL DE GRADUACIÓN**

**CARLA SUSANA SALTO**

**Director**

**CARLOS RAÚL LÓPEZ**  
**Dr. Ingeniero de Montes**

**2008**

---

**VARIACIÓN GENÉTICA DE PROGENIES DE POLINIZACIÓN ABIERTA DE**  
***Eucalyptus tereticornis* SMITH**

<b>ÍNDICE DE CONTENIDOS</b> .....	<i>i</i>
<b>ÍNDICE DE TABLAS</b> .....	<i>iii</i>
<b>ÍNDICE DE FIGURAS</b> .....	<i>iii</i>
<b>RESUMEN</b> .....	<i>iv</i>
<b>ABSTRACT</b> .....	<i>v</i>
<b>CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN</b> .....	1
1.1. Hipótesis de trabajo.....	3
2. Objetivos.....	3
<b>CAPÍTULO 2. MARCO CONCEPTUAL</b> .....	4
2.1. Mejoramiento genético.....	4
2.1.1. Variabilidad genética.....	5
2.1.2. Selección.....	6
2.1.2.1. Pruebas genéticas.....	8
2.1.2.2. Parámetros genéticos.....	8
2.1.2.3. Heredabilidad.....	9
2.1.2.4. Correlaciones genéticas y fenotípicas.....	9
2.2. Género <i>Eucalyptus</i> .....	10
2.2.1. <i>Eucalyptus tereticornis</i> Smith.....	12
2.2.1.1. Antecedentes experimentales.....	14
<b>CAPÍTULO 3. PREDICCIÓN DE VALORES GENÉTICOS</b> .....	15
3.1. Modelos estadísticos aplicados al análisis genético.....	15
3.1.1. Modelos lineales.....	16
3.1.1.1. Efectos fijos y aleatorios.....	16
3.1.1.2. Modelo mixto lineal.....	18
3.1.1.2.1. Estimación de efectos fijos.....	19
3.1.1.2.2. Estimación de componentes de varianza.....	20
3.1.1.2.3. Estimación mediante métodos de Máxima Verosimilitud.....	21
3.1.1.2.4. Estimación simultánea de efectos fijos y aleatorios.....	22

---

3.1.1.2.5. Pruebas de hipótesis.....	23
3.2. Análisis genético mediante modelos mixtos.....	24
3.2.1. Estimación de valores genéticos en Mejoramiento Forestal.....	24
3.2.1.1. Predicción de valores de mejora a través de un modelo BLUP.....	27
3.2.1.1.1. Estimación del valor genético para varios rasgos.....	30
<b>CAPÍTULO 4. MATERIALES Y MÉTODOS.....</b>	<b>32</b>
4.1. Materiales.....	32
4.2. Métodos.....	32
4.2.1. Área de estudio.....	32
4.2.2. Instalación de ensayos.....	33
4.2.3. Análisis estadístico.....	33
4.2.4. Estimación de parámetros genéticos.....	35
4.2.5. Paquete estadístico.....	35
<b>CAPÍTULO 5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....</b>	<b>36</b>
<b>CAPÍTULO 6. CONCLUSIONES.....</b>	<b>41</b>
<b>REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....</b>	<b>42</b>

---

**VARIACIÓN GENÉTICA DE PROGENIES DE POLINIZACIÓN ABIERTA DE**  
***Eucalyptus tereticornis* SMITH**

**ÍNDICE DE TABLAS**

<b>Tabla 1.</b> Descripción del material genético.....	32
<b>Tabla 2.</b> Promedio y heredabilidad.....	37
<b>Tabla 3.</b> Componentes de varianza y ganancia estimada.....	38
<b>Tabla 4.</b> Correlaciones genéticas.....	38
<b>Tabla 5.</b> Estimaciones de ganancias genéticas con los mejores individuos en diámetro y rectitud de fuste .....	39

**ÍNDICE DE FIGURAS**

<b>Figura 1.</b> Área de distribución natural de <i>Eucalyptus tereticornis</i> .....	12
<b>Figura 2.</b> Escala categórica de rectitud de fuste.....	33
<b>Figura 3.</b> Valores de mejora de los individuos superiores al promedio en diámetro y rectitud de fuste.....	40

---

## RESUMEN

*Eucalyptus tereticornis* es una especie potencialmente adecuada para el cultivo de bosques con fines industriales en Santiago del Estero.

Para probar la adaptación al ambiente de destino y mejorar los rasgos asociados con el crecimiento y la rectitud de fuste por selección individual, fueron evaluadas 51 familias de polinización abierta. El ensayo fue establecido con un diseño experimental de bloques completos al azar con 4 repeticiones y parcelas de 5 plantas. Se midió el diámetro con corteza a 1,30 m y la rectitud del fuste al décimo año.

Los componentes de la varianza para cada rasgo fueron estimados por Máxima Verosimilitud Restringida (REML) y los valores de mejora fueron predichos usando el mejor predictor lineal insesgado (BLUP).

Las estimaciones de los parámetros genéticos para diámetro y rectitud del fuste mostraron valores de heredabilidad individual en sentido estricto de 0.53 y 0.39 y ganancias genéticas esperadas por selección de individuos con desempeño superior al promedio de 5.17 % y 6.9 % respectivamente. La escasa correlación genética entre los rasgos (-0,05) admite la mejora independiente en ambos rasgos. La selección de individuos por Niveles Independientes de Selección en ambos rasgos permite obtener ganancias de 12.57% en diámetro y 9.19% en la rectitud.

---

## **ABSTRACT**

*Eucalyptus tereticornis* is potentially adequate to be planted for industry in Santiago del Estero.

To prove adaptation and improve growth and form traits by individual selection, 51 open-pollinated families were assessed. The trial was laid out in a Randomized Complete Block design with four replications and five-tree plots, assessed for diameter at 1.30 m and stem straightness at 10<sup>th</sup> year.

Variance components were estimated by Restricted Maximum Likelihood (REML) and breeding values predicted using best linear unbiased prediction (BLUP).

Estimations of the genetics parameters showed high individual narrow sense heritability for diameter (0.53) and for stem straightness (0.39). There are 60 trees with predicted breeding values superior to the average in both traits. Genetics gains estimated by Independent culling Selection are about 5.17 % and 6.9 % for diameter and for stem straightness respectively.

Genetic correlation between traits is low (-0.05). This allows simultaneous improving for selection in both traits.

## 1. INTRODUCCIÓN

Uno de los ejes temáticos de la silvicultura de plantaciones es la creación de núcleos de producción forestal y recuperación de las áreas con vocación forestal que no poseen bosque. Las plantaciones forestales deben responder a la demanda de la industria forestal a mediano y largo plazo porque la composición de los bosques naturales no permite atenderla eficientemente debido a la diversidad de dimensiones y calidades de madera que ofrece (Cabrera Gaillard, 2003).

El desarrollo forestal de un país se basa en la silvicultura intensiva de plantaciones, que en la actualidad significa el cultivo intensivo en gran escala de árboles de especies de rápido crecimiento para la producción de madera industrial (BIRF, 1992; citado por Marcó, 2005).

El uso de especies introducidas ofrece, en la mayoría de los casos, ventajas sobre las especies nativas, si se las compara en velocidad de crecimiento y turnos de aprovechamiento. Estos aspectos son fundamentales para desarrollar proyectos forestales financieramente viables (White y Martin, 2002).

Las plantaciones industriales de la Argentina están destinadas a suministrar materia prima a las fábricas de pasta y tableros aglomerados, a los hornos de carbón vegetal; y a proveer trozas para aserrado, postes y estacas preservados (FAO, 1981).

Según la actualización del Primer Inventario Nacional de Plantaciones Forestales de 1998, la superficie de bosques cultivados de la Argentina hasta el año 2002 ascendía a 1.115.655 hectáreas. Este total se reparte principalmente entre especies de los géneros *Pinus* y *Eucalyptus* que participan, respectivamente, con 59% y 25% de esa superficie (SAGPyA, 2001; Braier, 2004).

El Delta del Río Paraná y las provincias de Misiones, Corrientes y Entre Ríos incluyen 80% del total de la superficie plantada. Existen otros núcleos forestales en Santa Fe, Córdoba, Noroeste Argentino y en la patagonia, pero de menor envergadura (Braier, 2004; Sánchez Acosta y Vera, 2005).

Si bien la producción del bosque implantado en el noroeste argentino aún es incipiente, cuenta aún con amplias superficies ociosas potencialmente aptas para la



implantación de especies de rápido crecimiento que contribuyan a satisfacer la demanda de productos leñosos, a la generación de fuentes de trabajo y a la disminución de la deforestación del monte nativo (López, 2004).

Entre las especies promisorias para esta región se encuentran las que pertenecen al género *Eucalyptus* debido a su amplio rango de adaptación a diferentes sitios y variada gama de usos. La capacidad de los eucaliptos para soportar condiciones relativamente rigurosas y, a pesar de todo, producir troncos de forma y dimensiones satisfactorias, los tornan importantes en la economía rural de países en desarrollo (Pryor, 1978). Dentro de este género, los eucaliptos colorados (*Eucalyptus tereticornis* y *Eucalyptus camaldulensis*), se muestran potencialmente adecuados para el cultivo de bosques implantados con fines industriales debido a sus características tecnológicas y silviculturales, y a los factores del ambiente de Santiago del Estero.

El éxito o fracaso de la silvicultura intensiva depende del soporte tecnológico que se disponga para asegurar la adaptabilidad, productividad y sostenibilidad del recurso forestal (Marcó, 2005).

La comprobación de la adaptación de los materiales genéticos al ambiente de implantación y el mejoramiento de los rasgos asociados a la productividad forestal comprende la definición de los componentes genéticos y ambientales de la variabilidad fenotípica de los materiales genéticos (Kageyama, 1980) y el aprovechamiento de la variabilidad genética por selección que favorece la reproducción de individuos con características deseables (Falconer, 1981).

La disponibilidad de ensayos genéticos y de modelos estadístico-genéticos apropiados para la evaluación y selección de genotipos son premisas básicas para la producción masiva y continua de material mejorado.

La evaluación de ensayos de familias de progenie de polinización abierta con el modelo Blup de árboles individuales proveen los valores de mejora precisos de los individuos que constituirán la población que abastecerá de propágulos mejorados por recombinación genética, para el establecimiento de bosques productivos.

## 1.1. HIPÓTESIS DE TRABAJO

Sobre la base de los antecedentes existentes, es posible levantar como hipótesis de trabajo que:

- Existen materiales genéticos, entre progenies de polinización abierta de *Eucalyptus tereticornis*, que se adecuan a las condiciones del ambiente de Santiago del Estero.
- Es posible mejorar la productividad forestal generando ganancias por selección individual y recombinación genética.

## 2. OBJETIVOS

### Objetivo General

Evaluación de la variación genética de progenies de polinización abierta de *Eucalyptus tereticornis*

### Objetivos Específicos

- Selección de los mejores individuos.
- Predicción de los valores de mejora individuales.
- Estimación de parámetros genéticos y ganancias esperadas.

## 2. MARCO CONCEPTUAL

### 2.1. Mejoramiento genético

Se puede considerar al mejoramiento genético forestal como una herramienta operacional de uso corriente, tal como las prácticas silviculturales. La finalidad de un programa de mejoramiento genético forestal es mejorar las principales características cuantitativas y cualitativas de rendimiento y calidad, así como garantizar la seguridad de cosecha a través de la selección de genes deseables y su perpetuación mediante la utilización de semillas o clones mejorados (Marcó, 2005).

El mejoramiento genético puede definirse como la modificación de materiales genéticos con fines productivos. Esta modificación se basa en la identificación y explotación de las diferencias genéticas entre los individuos en los rasgos de interés, incrementando la frecuencia de aquellos individuos deseables para su posterior masificación. Para que se cumplan estos fines es necesario definir básicamente tres elementos: la estrategia de mejoramiento, esto es, la declaración de los pasos a seguir para alcanzar el progreso genético esperado; los rasgos objetivos de selección y el conjunto de ensayos y técnicas estadísticas para predecir el valor genético de cada individuo (Torres, 2002).

Rasgo *objetivo de selección* es el rasgo o un conjunto de rasgos para los que se desea obtener ganancia genética. Es considerado el paso más importante en un programa de mejoramiento genético ya que entrega la dirección precisa hacia donde se quiere llegar con el programa. Está ligado al objetivo de producción de la empresa y establece en términos económicos la dirección en que se desarrollarán los esfuerzos de mejora. Usualmente son características de alto impacto en los procesos industriales o con impacto directo en la rentabilidad de los procesos productivos (Torres, 2002).

La medición de los rasgos objetivo puede resultar muy cara o inaccesible (Torres y Gezán, 1998). Una manera de resolver este problema es medir otras características llamadas *criterios de selección* y usarlas para predecir los valores genéticos de los rasgos objetivo (Apiolaza y Greaves, 2001).

### 2.1.1. Variabilidad genética

La existencia de variabilidad genética en las poblaciones es un presupuesto fundamental para la obtención de ganancias en los programas de mejoramiento (Namkoomg, 1984). El conocimiento de esa variación y de la estructura genética de las poblaciones, son esenciales para diseñar estrategias efectivas de mejoramiento por selección (Fonseca, 1982).

La gestión forestal se enmarca dentro de los principios básicos de conservación de la diversidad biológica, de la protección del ambiente y de sostenibilidad. Estos principios hacen necesario considerar, entre otros, distintos aspectos relacionados con la estimación, mantenimiento o aumento de la variabilidad genética de las especies forestales, pues determinan en gran medida la evolución futura de las poblaciones, su adaptación al medio y su conservación (Alía *et al*, 2003).

Básicamente existen dos causas de las variaciones de los individuos. Una se debe a las distintas condiciones ambientales a las que estos individuos están expuestos, y la otra, es la constitución genética individual (Balocchi y Delmastro, 1993).

La variación total de una población es la varianza fenotípica que representa la suma de los componentes genéticos y ambientales. La varianza genética es aditiva si el efecto de los genes que actúan es aditivo; y no-aditiva si incluye la interacción de los genes de diferentes loci (epistasia) y en el mismo loci (dominancia) (Borralho, 1998).

La varianza genética aditiva es la principal causa de semejanza entre parientes, determina la funcionalidad de las propiedades genéticas de la población y brinda una medida de cuanta variación es capaz de ser usada por el mejorador (Falconer, 1981; Borralho, 1998). El efecto aditivo de los genes es el que controla la mayoría de los caracteres de los árboles.

Una población genética es un grupo de individuos entre los que hay intercambio de genes (Williams y Matheson, 1994). El ambiente actúa sobre la capacidad de adaptación de las poblaciones naturales produciendo diferenciaciones genéticas que influyen en su evolución. Estas variaciones están jerarquizadas en especies, procedencias, familias de progenies y árboles individuales y pueden ser aprovechados en la mejora genética forestal si disponen de suficiente variabilidad genética.

La variación genética es un conjunto de diferencias heredables que se presentan dentro de una especie o población, causadas por adaptaciones particulares de los individuos, producto de la variabilidad ambiental (Vergara, 1998).

Al iniciar un programa de mejoramiento genético forestal, la primera actividad es determinar la cantidad, causa y naturaleza de la variación presente en la especie de interés y utilizarla para desarrollar mejores árboles que generen productos de mayor calidad (Zobel y Talbert, 1988).

Es posible reconocer la existencia de variabilidad en cualquier población de individuos. Hay una variación muy evidente de las características fenotípicas entre distintas especies y variaciones más sutiles dentro de una misma especie, aún creciendo en un mismo sitio (Balocchi y Delmastro, 1993; Vergara, 1998).

### **2.1.2. Selección**

Gracias a la mejora genética puede lograrse, entre otras cosas, mayor productividad por hectárea, mejor calidad del producto, mayor adaptación a áreas marginales de cultivo, reducción del turno de aprovechamiento y de los costos de establecimiento, cosecha y/o procesos industriales. La idea básica del mejoramiento genético es acumular combinaciones de genes que favorezcan los rasgos de interés a través de la selección (Ipinza, 1998). La selección explota la variabilidad existente procurando favorecer la reproducción de individuos con características deseables (Falconer, 1981). Su propósito es aumentar la proporción de estos individuos en una población, para que la semilla que produzcan genere bosques más productivos.

En las regiones con tradición forestal de nuestro país, la exploración del área de distribución de las especies promisorias fue constante apuntando definir los materiales que se adecuarán más estrechamente a las condiciones particulares de cada región para lograr mayor producción y mejor calidad en el plazo más corto. Estos objetivos se lograron mediante ensayos de especies y ensayos de orígenes/procedencia.

Sin embargo, el objetivo del mejoramiento forestal es lograr mejoras continuas explotando por selección la variabilidad disponible. Este objetivo se pueden lograr básicamente mediante dos tipos de selección: Selección Masal y Selección Individual.

La Selección Masal obvia la identificación de los individuos seleccionados y promueve los niveles de mejoramiento conocidos como “Área de cosecha de semillas” (A.C.S.) y “Área productora de semillas” (A.P.S.). La primera se logra mediante la cosecha de la semilla de los mejores individuos por su apariencia y la segunda mediante el “raleo por lo bajo” de la primera. Ambas niveles operan sobre la apariencia de los individuos de orígenes/procedencias promisorios o rodales comerciales de buen desempeño.

Una vez obtenidas las ganancias por selección masal, es natural avanzar en el mejoramiento mediante la selección Individual. La selección individual mantiene la identificación de los individuos seleccionados por su superioridad fenotípica en diversas fuentes (ensayos, rodales comerciales, etc.) y utiliza como herramienta a los ensayos de progenie para evaluarlos.

La selección actúa en dos etapas básicas: (i) la predicción del valor genético de los individuos, y (ii) en la decisión sobre como utilizar los individuos que presentan los mayores valores genéticos predichos (Resende, 2002).

La combinación del método de selección utilizado para escoger los árboles superiores y el diseño de cruza en el que ellos son regenerados, es la parte central de la estrategia de mejoramiento (Cotterill y Dean, 1990).

La selección de los candidatos para su propagación sexual se basa en los valores genéticos que son funciones de sus efectos genéticos aditivos. Para la propagación asexual, la selección de los candidatos se basa en los valores genotípicos que es una función del genotipo íntegro, esto es, de los efectos genéticos aditivos y no aditivos (Resende *et al.*, 1995).

En general, un proceso de selección primero ordena los candidatos usando alguna función de los datos observados, y luego elige una porción de los valores más altos (o más pequeños) de la función (White y Hodge, 1989). En consecuencia, la selección opera sobre un ranking de los árboles candidatos jerarquizados por sus valores de mejora predichos. La evaluación de la calidad de estos individuos se realiza a través de pruebas de progenies que tienen principalmente la finalidad de predecir sus valores de mejora sobre la base del desempeño de su descendencia.

### **2.1.2.1. Pruebas genéticas**

Las pruebas genéticas constituyen el corazón de los programas de mejoramiento genético y su objetivo es determinar las diferencias inherentes a las distintas categorías genéticas (Ipinza, 1998). Los objetivos de las pruebas pueden ser establecidos en términos del uso que se le dará a la información (Bridgwater, Talbert y Rockwood, 1983 citado por Ipinza, 1998).

Los ensayos de familias de progenie de polinización abierta tienen por finalidad aportar la información necesaria para jerarquizar las mejores familias e individuos en un rasgo determinado (Zobel y Talbert, 1988). Sobre la base del rendimiento de su progenie, califican la calidad genética de los progenitores que fueron seleccionados como material base para la creación de una nueva población de mejora (Eyzaguirre y Magni, 1995; Gezán y Torres, 1998). Esta herramienta permite discriminar la fracción genética y ambiental del fenotipo. La estimación de los parámetros genéticos descompone la varianza ambiental y genética para escoger el mejor método de selección o para calcular heredabilidades y correlaciones entre los rasgos para ayudar a decidir que rasgos deben recibir mayor atención en la selección (Ipinza, 1998).

### **2.1.2.2. Parámetros Genéticos**

Los parámetros genéticos constituyen variables que definen o caracterizan genéticamente una población. Dependen de la constitución genética de la población, es decir, de las frecuencias genéticas y genotípicas y son fundamentales para realizar un mejoramiento genético exitoso (Torres, 2002).

Las estimaciones de los parámetros genéticos permiten predecir las ganancias provenientes de las estrategias alternativas aplicadas al mejoramiento genético, proporcionando informaciones importantes para la selección y definición del programa de mejoramiento de la población (Pinto, 2004).

Existen diversos parámetros que permiten determinar el control genético, y por lo tanto, la variabilidad genética asociada a algún rasgo de interés (Mora y Zamudio, 2006).

Los parámetros genéticos poblacionales de mayor importancia para el mejoramiento forestal son la variancia genotípica y sus componentes aditivos y no aditivos, la heredabilidad

en sentido amplio y estricto, las interacciones genotipo x ambiente y las correlaciones genéticas y fenotípicas entre las características (Cockerham, 1963, Kageyama, 1980; Kikuti, 1988 citado por Pinto, 2004).

Una buena estimación de los parámetros genéticos (especialmente variancia genética aditiva y no aditiva, correlación genética y fenotípica entre los caracteres seleccionados, y el coeficiente de endogamia) son necesarios para predecir la ganancia de estrategias alternativas para el mejoramiento genético y elegir la mejor estrategia (Eldridge, 1978).

### **2.1.2.3. Heredabilidad**

La heredabilidad de una característica expresa la proporción de la variación fenotípica que es atribuible a diferencias genéticas entre los individuos (Zobel y Talbert, 1988). La heredabilidad expresa la confiabilidad de la medición fenotípica de un árbol como predictora del valor genético verdadero de ese árbol (Cotterill y Dean, 1990). Indica el grado en que los progenitores transmiten sus características a su descendencia.

Es la expresión de la contribución relativa del genotipo y el ambiente al fenotipo. La heredabilidad en sentido estricto ( $h^2$ ) expresa la proporción de la variancia genética aditiva en el fenotipo total. La heredabilidad en sentido amplio ( $H^2$ ) expresa la proporción de la variancia genética aditiva y no aditiva en el fenotipo total (Eldridge *et al.*, 1994; Torres, 2002).

Si el material es propagado sexualmente se usa la heredabilidad en sentido restricto, pues los efectos genéticos son transmitidos a sus descendientes por vía sexual (Dudley y Moll, 1969) Entretanto, si el material es propagado asexualmente, se usa la heredabilidad en sentido amplio, calculada con la varianza genética total (Toda, 1972).

### **2.1.2.4. Correlaciones Genéticas y Fenotípicas**

La correlación fenotípica es la asociación entre los valores medidos en dos rasgos en una población de árboles (Cotterill y Dean, 1990; Falconer, 1981). La correlación genética expresa la relación entre los valores genéticos aditivos de dos rasgos. Los estudios de esas correlaciones busca mejorar el material genético, con base en el conocimiento de la asociación entre esos caracteres (Vencovsky, 1987). Este recurso es empleado cuando se desea



seleccionar un carácter de difícil medición o baja heredabilidad, pero se sabe que se correlaciona fuertemente con otros caracteres de fácil observación y alta heredabilidad (Falconer, 1981).

Según Torres (2002), la correlación genética representa la correlación entre los valores genéticos aditivos entre dos características. Es necesario el conocimiento de las correlaciones genéticas para predecir la ganancia genética correlacionada en una característica, como consecuencia de la selección sobre otra característica.

Los rasgos de un individuo serán afectados por las condiciones ambientales en que se desarrolla. Así, el ambiente puede provocar correlaciones, positivas o negativas, entre los rasgos de un conjunto de plantas, de naturaleza puramente ambiental. Resulta evidente que no basta conocer la correlación fenotípica pues está generalmente enmascarada por los efectos del ambiente. Por este motivo es necesario conocer las estimaciones de las variancias y covariancias fenotípicas y genéticas de los caracteres (Vencovsky y Barriga, 1992). Un valor alto de correlación genética entre caracteres significa que la alteración en un carácter promueve alteraciones significativas en los otros caracteres (Resende, 2002).

La heredabilidad y las correlaciones son propiedades de la población en la que los datos fueron recolectados y de las circunstancias ambientales bajo las cuales se desarrollaron los individuos. Es decir, dependen de la constitución genética de la población, de sus frecuencias genéticas y genotípicas. Un programa de selección simultánea que ignore la importancia que tiene el conocimiento de las correlaciones llevará en el corto o mediano plazo a deterioros inaceptables en el rendimiento de ciertas características que eventualmente pudieran tener un impacto económico en la producción (Torres, 2002).

## **2.2. Género *Eucalyptus***

La palabra “*Eucalyptus*” se deriva de las raíces griegas: *eu*, que significa bien, y *Kalyptos*, que significa cubierto, en referencia a la cobertura de los botones florales por una pestaña u opérculo que cae cuando el pimpollo brota en floración (Bignell y Dunlop, 1998).

Eucalipto es el nombre común para especies de dos géneros, *Eucalyptus* y *Corymbia*, que dominan los bosques naturales de Australia y se extiende desde latitudes templadas (42°S) en Tasmania hasta tropicales (11°S) en Queensland. Dentro de esta

amplia gama de sitios hay gran variabilidad ecológica. Los eucaliptos se encuentran tanto en sitios con alta precipitación como en áreas semiáridas, incluidos cursos de agua en desiertos áridos donde la precipitación es mínima y errática. Vegetan desde las márgenes de playas costeras hasta altitudes de casi 3.000 m. en las montañas de Timor Oriental. La diversidad genética de los eucaliptos es grande: aproximadamente 900 especies han sido descritas y muchas especies exhiben una sustancial variación genética intraespecífica (Turnbull, 2007).

Además de su lugar de origen, los eucaliptos pueden ser cultivados en la mayor parte de las regiones climáticas tropicales y templadas del mundo entre latitudes 45° S y 40° N. La supervivencia fuera de este rango depende de los climas locales excepcionalmente favorables (Eldridge *et al.*, 1994).

Según Pryor (1976), el género está subdividido en ocho subgéneros informales. El subgénero *Symphyomirtus* es el grupo que contiene la mayor parte de las especies cultivadas en el mundo, abarcando nueve secciones, de las cuales tres contienen prácticamente todas las especies más cultivadas como exóticas: Sección *Transversaria* (*E. grandis*; *E. saligna*, *E. urophylla*); Sección *Exsertaria* (*E. camaldulensis*, *E. exserta*, *E. tereticornis*); y Sección *Maidenaria* (*E. globulus*, *E. viminalis*, entre otros).

La gran variabilidad de sitios de ocurrencia hace esperar que las especies de eucalipto hayan desarrollado genotipos adaptados a las más variadas condiciones de suelo y clima (Lima, 1993). El desempeño de una especie de eucalipto sobre un sitio particular es el resultado de la interacción de su constitución genética con factores climáticos, edáficos y otros factores físicos y biológicos (Eldridge *et al.*, 1994).

La mayor parte de las especies de eucalipto son también relativamente tolerantes a la sequía y tienen mecanismos que ayudan a recuperar rápidamente la copa después de un daño por sequía o fuego. Esta amplia adaptabilidad a suelos y climas indica que puede ser cultivada en plantaciones grandes que cubren una variedad de suelos y microclimas. En la silvicultura global, los eucaliptos surgieron como la mejor opción en la difícil tarea de seleccionar una especie para equilibrar las condiciones de sitio y producir productos finales económicamente deseados. Por consiguiente, los eucaliptos ahora son usados en casi la mitad de todos los bosques plantados en los trópicos (Turnbull, 2007).

La experiencia generada en otros países ha demostrado que el cultivo de eucaliptos, además de los beneficios económicos, es una alternativa eficaz para disminuir la alta tasa de deforestación de las selvas naturales y preservar la biodiversidad. La silvicultura debe cumplir los objetivos básicos de la gestión forestal actual, manteniendo la diversidad de los bosques naturales para la conservación y la utilización de los recursos genéticos, y el mejoramiento genético de las plantaciones forestales (Martínez Ruiz *et al.* 2006).

### 2.2.1. *Eucalyptus tereticornis* SMITH

*Eucalyptus tereticornis* es una especie de bosque abierto que se distribuye naturalmente en una larga franja que se extiende desde el sur de Papúa Nueva Guinea hasta Victoria, Australia, en un rango de más de 30 ° de latitud (Figura 1). En esta faja, el clima puede ser monsónico con estaciones notablemente húmedas y secas a los 9° S en Papúa Nueva Guinea, con precipitación predominantemente en verano con un invierno muy seco en Queensland, una distribución de igual precipitación entre el invierno y el verano en el sur de Nueva Gales del Sur y un verano seco, y un invierno frío húmedo a los 38° S en el este de Victoria.

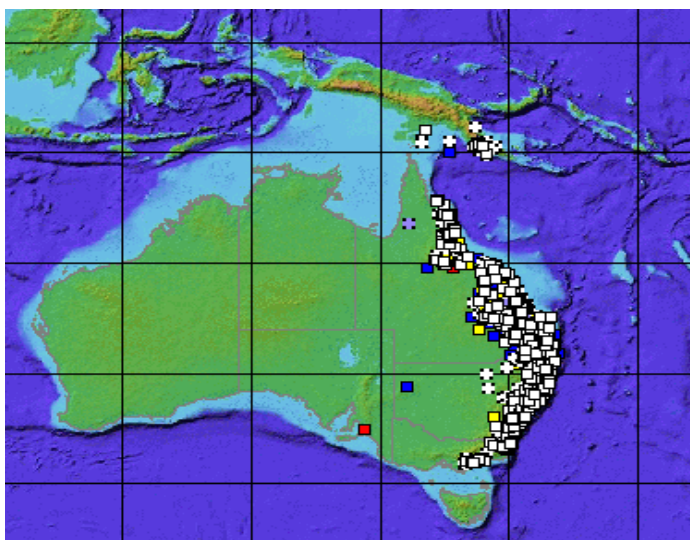


Figura 1. Área de Distribución Natural de *Eucalyptus tereticornis*. Fuente: Australia's Virtual Herbarium <http://www.rbg.vic.gov.au/cgi-bin/avhpublic/avh.cgi>

El rango altitudinal es aproximadamente de 1.000 m desde el nivel del mar, con una variación en la precipitación anual de 500 a 1500 mm. Está estrechamente relacionado con

*Eucalyptus camaldulensis* con el que comparte propiedades de la madera y características de crecimiento similares (Eldridge *et al.*, 1994).

Contiene ejemplares que pueden alcanzar 45 m de altura y 2 m de diámetro. Crece mejor en suelos profundos, bien drenados, ligeramente texturados, neutros o ligeramente ácidos. Fuera de su distribución natural, ha sido plantado en una gran variedad de sitios, incluyendo suelos de arcilla aluviales, fangosos y arenosos (Aguilar 1966, Benítez y Montesinos, 1998).

Tolera inundaciones estacionales durante períodos cortos y puede soportar hasta 15 heladas por año al sur de su rango natural. Es plantado ampliamente en áreas con precipitaciones de verano, aunque no tolera largos períodos de sequía. El óptimo de precipitación anual parece estar entre 800 mm a 1500 mm, pero han sido plantados en áreas con menor precipitación (400 mm en India, 550 mm en Israel, y 580 mm en Zimbahue) y en áreas con precipitación bastante mayor (2180 mm en Colombia y 3500 mm en Papúa Nueva Guinea) (Mariani *et al.*, 1981; Eldridge *et al.*, 1994; Alvarado *et al.*, 2003).

La temperatura máxima media del mes más cálido de su área de ocurrencia es de 27°C, mientras que la temperatura mínima media del mes más frío es de 7°C (Mariani *et al.*, 1981). *Eucalyptus tereticornis* no soporta temperaturas inferiores a -5°C (Mangieri y Dimitri, 1971).

La madera presenta buenas propiedades físicas y mecánicas, es de coloración rojiza con una textura uniforme, grano entrecruzado y es difícil de trabajar. Por su alta densidad (0.75 a 1.0 kg/dm<sup>3</sup>) y dureza es muy apta para fines energéticos (leña y carbón), con 5,280 kcal por kilogramo, para tableros de fibras de alta densidad y también para productos de madera sólida (parquet y muebles). A su vez, por su resistencia y durabilidad, es muy apta para la fabricación de pisos y productos de uso exterior, siendo muy apreciada para postes y carpintería rural. La madera es inmune a termitas y a la putrefacción seca. Los árboles también son usados en la restauración e inmovilización de dunas, para controlar la erosión por viento, y como cercos. También ha sido usada para la extracción de taninos y aceites. Sus hojas son usadas para obtener aceites esenciales, y las flores, para la producción de polen y miel (Alvarado *et al.*, 2003; Balmelli y Resquin, 2006). Todas las cualidades detalladas anteriormente permiten mostrar el potencial que presenta esta especie.

La gran variedad de ambientes en los que esta especie ha evolucionado hace esperable una importante variación del comportamiento productivo de diferentes fuentes de semilla. Por las excelentes propiedades de su madera y por su gran plasticidad, este eucalipto representa una alternativa interesante tanto para diversificar la producción forestal como para diversificar la producción en establecimientos ganaderos. Sin embargo, la utilización de esta especie va a depender de diversos factores, como un adecuado conocimiento sobre su comportamiento productivo en diferentes sitios, la disponibilidad de semilla mejorada, la demanda de la industria, tanto primaria como de remanufactura, las posibilidades de exportación y las acciones de promoción que se lleven adelante (Balmelli y Resquin, 2006).

### **2.2.1.1. Antecedentes Experimentales**

En la Argentina el eucalipto habría sido introducido en 1857 por Domingo F. Sarmiento. Las condiciones ambientales resultaron tan favorables que prontamente se difundieron en todas las estancias, parques y establecimientos rurales desde Comodoro Rivadavia hasta Jujuy y Misiones. *Eucalyptus tereticornis* fue introducido simultáneamente con *Eucalyptus camaldulensis* y ha sido cultivado en menor medida que éste (Mangieri y Dimitri, 1971).

De acuerdo con Marcó y Harrand (2005), la mayoría de los antecedentes nacionales son de la región pampeana, donde se concentran la batería de ensayos de orígenes y procedencias de especies de eucaliptos. Los resultados referidos a *E. tereticornis* destacaron al origen Raymond Terrace (NSW) y, en general, aquellos ubicados entre los 21° y 35° de latitud Sur.

Donaq *et al.*, 1998 (citado por Marcó, 2005), informan el mejor comportamiento en crecimiento de *E. camaldulensis* y *E. tereticornis* que *E. grandis* a los 10 años en un ensayo de especies de eucaliptos en un sitio arcilloso y compacto del NE de Entre Ríos.

### 3. PREDICCIÓN DE VALORES GENÉTICOS

El objetivo principal de un programa de mejoramiento genético forestal es la selección de individuos con características deseables para utilizarlos como progenitores en una próxima generación (Gezán y Torres, 1998).

El éxito del mejoramiento genético está asociado con el acierto en la elección de los mejores individuos que serán los progenitores de las próximas generaciones (Cruz y Carneiro, 2003).

La manera de identificar a los individuos portadores de genes deseables es la evaluación genética de los candidatos. La selección debe ser hecha con los valores genéticos aditivos de los individuos que serán utilizados en la recombinación y con los valores genotípicos de los individuos que serán clonados, siendo necesaria la obtención de la estimación de la variancia genética aditiva para la reproducción sexual y la variancia no aditiva para reproducción asexual (Barros *et al.*, 2006).

El valor genético de un árbol es la descripción del valor de los genes que traspasa a su progenie. Estos valores no son conocidos, pero se pueden predecir utilizando funciones de sus datos observados (Borralho, 1998). Los valores genéticos son variables aleatorias no observables predichas mediante los valores fenotípicos observables, comúnmente usados en los programas de mejoramiento de plantas (Resende, 2002).

Cuanta más información se tenga de los individuos a seleccionar más eficiente será el proceso de mejoramiento. El conocimiento de las relaciones genéticas permitirá estimar mejor el grado de control genético de un rasgo (Klooster, 2000).

Los valores genéticos son estimados a través de la utilización de toda la información disponible de los candidatos. Los datos pueden ser evaluaciones repetidas en un mismo individuo en diferentes estados de desarrollo, evaluaciones provenientes de sus padres o evaluaciones de otros rasgos en el individuo y de sus parientes (Resende y Higa, 1994).

#### 3.1. Modelos estadísticos aplicados al análisis genético

La combinación de rasgos que se deben mejorar para maximizar los beneficios económicos de un emprendimiento productivo define el objetivo del mejoramiento genético

forestal. Para diseñar una estrategia de mejora que plasme esos objetivos es necesario el establecimiento de pruebas genéticas para estimar valores de mejora y parámetros genéticos, y disponer de los recursos para la recolección y procesamiento de datos e interpretación de resultados. Para cumplir con estos fines, el primer paso es la descripción del modelo estadístico. El modelo es una expresión que identifica las fuentes de variación y la manera en que esas fuentes afectan el rasgo de interés (Borralho, 1998).

La representación más común del conjunto de datos que provienen de la medición de rasgos métricos es el modelo lineal.

### **3.1.1. Modelos lineales**

Un modelo estadístico lineal es la expresión de una relación estocástica lineal existente entre una variable dependiente y una serie de variables independientes, continuas o categóricas. Un modelo estadístico lineal se distingue de un modelo lineal determinista por la presencia de al menos una variable aleatoria (White y Hodge, 1989).

Los modelos lineales se usan comúnmente para describir y analizar datos en Ciencias Biológicas y su principal ventaja práctica es la representación de todos los efectos que inciden en una observación.

#### **3.1.1.1. Efectos fijos y aleatorios**

Para especificar un modelo estadístico lineal en un experimento es necesario definir si la naturaleza de sus efectos es fija o aleatoria.

Si las inferencias estarán circunscriptas a los efectos del modelo, los efectos son considerados fijos (Searle *et al.*, 1992). En los experimentos agrícolas y forestales clásicos, los tratamientos con fertilizantes, niveles de irrigación y espaciamientos de plantas son siempre tratados como efectos fijos debido a que el interés se centra sólo sobre los tratamientos exactos aplicados. En experimentos genéticos como las pruebas de progenie, las familias pueden representar una muestra aleatoria de una población de las familias de interés. En este caso el efecto de las familias es tratado como aleatorio porque la información que proveen se puede generalizar para toda la población.

La decisión de considerar como fijo o aleatorio un conjunto de efectos depende de las inferencias que se extraerán y está ligada al proceso de muestreo (White y Hodge, 1989). Es importante la información que se tenga de un factor para decidir si los niveles considerados son una muestra aleatoria (Searle *et al.*, 1992). El efecto es aleatorio si los niveles del factor en el experimento pueden ser considerados como una muestra aleatoria de alguna población de niveles generados estocásticamente (Henderson, 1984).

Si las clases definidas comprenden todos los posibles niveles de interés como por ejemplo sexo, edad o grupo y su número es relativamente pequeño y está limitado a este conjunto de niveles después de muestreos repetidos, el efecto puede ser considerado fijo.

Borrvalho, (1998) destaca que los efectos pueden ser considerados:

Fijos:

- Si todos los niveles de la clasificación se encuentran en el experimento, o
- Si sólo los niveles de interés del experimentador están en el experimento.
- Si los niveles en el experimento provienen de una población normalmente distribuida pero no fueron elegidas al azar.

Aleatorios:

- Si los niveles en el experimento son una muestra aleatoria tomada de una población de niveles con distribución normal.

En resumen, si un efecto es considerado fijo, todos los resultados del análisis se aplican solamente a los niveles presentes en el experimento. Caso contrario, se trata que sea representativo de la completa población de niveles para que las conclusiones se refieran a toda la población. Una repetición del experimento involucraría un conjunto diferente de niveles extraídos de la misma población.

La distinción entre efectos fijos y aleatorios generalmente es indudable, pero a veces puede ser sutil e incluso parecer paradójico (Borrvalho, 1998). En algunas situaciones la decisión de considerar ciertos efectos como fijos o aleatorios no es inmediatamente obvia y depende de la manera y contexto en que son recogidos los datos y del ambiente del que provienen (Searle *et al.*, 1992). Esta decisión a veces es simple, otras debatible o puede cambiar según los propósitos del análisis (White y Hodge, 1989).



En un ensayo de progenies con repeticiones, el efecto de los bloques es considerado aleatorio si el objetivo principal es sacar conclusiones acerca del desempeño familiar, pero es fijo si se trata de excluirlas de la varianza fenotípica total para estimar parámetros genéticos (Borralho, 1998).

Un modelo que contiene tanto efectos fijos como aleatorios es conocido como modelo mixto.

### 3.1.1.2. Modelo mixto lineal

Todos los modelos se componen de tres partes que afectan a los datos registrados:

- i) La ecuación que define los factores que deberían tener efecto sobre los rasgos observados.
- ii) Esperanzas y matrices de varianza-covarianza de las variables aleatorias.
- iii) Supuestos, limitaciones y restricciones.

La ecuación de un modelo mixto lineal expresado en forma matricial es:

$$y = X\beta + Zu + e$$

Donde:

$y$  es un vector  $nx1$  de  $n$  registros observados.

$\beta$  es un vector  $px1$  de  $p$  niveles de efectos fijos desconocidos.

$u$  es un vector  $qx1$  de  $q$  niveles de efectos aleatorios desconocidos.

$e$  es un vector  $nx1$  de efectos aleatorios residuales desconocidos.

$X$  es una matriz de orden  $n \times p$  conocida como matriz de incidencia que relaciona los registros en  $y$  con los efectos fijos en  $\beta$ .

$Z$  es una matriz de orden  $n \times q$  conocida como matriz de incidencia que relaciona los registros en  $y$  con los efectos aleatorios en  $u$ .

En el modelo descrito,  $\beta$ ,  $X$ ,  $Z$ , contienen constantes mientras que  $y$ ,  $u$  y  $e$  son vectores de variables aleatorias. Las interacciones entre efectos fijos son consideradas fijas, y aleatorias las restantes interacciones.

Debido a que la esperanza de  $u$  y  $e$  se asume igual a cero:

$$E(u) = 0 \quad \text{y} \quad E(e) = 0,$$

El vector de valores esperados de los datos observados, conocido como primer momento, es:

$$\begin{aligned} E(y) &= E(X\beta + Zu + e) = E(X\beta) + E(Zu) + E(e) \\ &= X\beta \end{aligned}$$

La estructura de varianza-covarianza de  $y$ , descrita por los segundos momentos de los vectores aleatorios es típicamente representada por:

$$\text{Var} \begin{pmatrix} u \\ e \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} G & 0 \\ 0 & R \end{pmatrix}$$

donde:

$\text{Var}(u) = G$  Matriz de orden  $qxq$  que contiene las varianzas y covarianzas entre los efectos genéticos del modelo lineal especificado para los registros en  $y$ .

$\text{Var}(e) = R$  Matriz de orden  $n \times n$  que contiene las varianzas y covarianzas entre componentes del error experimental del modelo lineal.

Todas son matrices cuadradas, no singulares, positivamente definidas y con elementos que se asumen conocidos.

Se asume independencia entre los efectos aleatorios y los términos del error, es decir:

$$\text{Cov}(u, e) = 0$$

### 3.1.1.2.1. Estimación de efectos fijos

Para estimar los efectos fijos en  $\beta$  y testar la importancia de las diferencias entre los diferentes niveles de estos efectos, consideramos el siguiente modelo:

$$y = X\beta + e$$

donde:  $E(y) = X\beta$  ;  $\text{Var}(y) = V = \text{Var}(e)$

Nótese que  $e$  es un vector con efectos aleatorios causados por varios factores aleatorios que pueden estar correlacionados. En consecuencia,  $\text{Var}(e)$  puede ser igual a:

$$V = ZGZ^T + R$$

El método clásico de ajuste de modelos lineales es el método de mínimos cuadrados desarrollado por Gauss en 1809 y Markoff en 1900. Los parámetros estimados de esta forma son insesgados y tienen la menor varianza de todos los posibles estimadores lineales, es decir, es el Mejor Estimador Lineal Insesgado (BLUE, Best Linear Unbiased Estimator):

Mejor: porque maximiza la correlación entre el valor verdadero y el valor estimado de los efectos, minimizando la varianza del error.

Lineal: los factores, para los que se requieren las estimaciones, son funciones lineales de las observaciones.

Insesgado: las estimaciones de los efectos fijos son tales que  $E(\hat{\beta} | b) = \beta$

El estimador mínimo cuadrado ordinario (OLS) es el vector  $\hat{\beta}$ , que minimiza la suma de cuadrados residual. Si existe la inversa generalizada de  $X^T X$ , estas ecuaciones proveen los estimadores mínimos cuadrados de  $\beta$ :

$$\hat{\beta} = (X^T X)^- X^T y$$

### 3.1.1.2.2. Estimación de componentes de varianza

La estimación de los componentes de varianza es esencial para la predicción de los valores de mejora, de las ganancias de un programa de mejora, así como de los parámetros que contribuyen a diseñar la estrategia de mejora.

El primer abordaje al problema de la estimación de los componentes de varianza fue realizado mediante el análisis de la varianza, y reconoce en Fisher, (1918) su antecedente más importante. El aporte a la teoría de la estimación de los componentes de varianza lo realizó con sus trabajos sobre genética cuantitativa, donde conciliaba la variación continua de los caracteres métricos con la naturaleza discreta de los procesos de herencia mendeliana. Luego Tippett en 1931, clarificó y extendió su aplicación a otros modelos de clasificación (Searle *et al.*, 1992).

El análisis de la varianza exige que los individuos estén asignados a grupos y tengan igual grado de parentesco. Su aplicación es simple para datos balanceados; pero en la práctica su aplicación se torna desventajosa debido a las variadas fuentes de desequilibrio

de las pruebas genéticas y a las complejas estructuras de pedigrí que se generan después de dos o tres generaciones de selección (Borralho, 1998).

Para resolver este inconveniente, Henderson (1953) propuso tres métodos donde reemplaza la suma de cuadrados del análisis de la varianza por formas cuadráticas que contienen las soluciones de los cuadrados mínimos de los efectos estimados (Searle *et al.*, 1992). A pesar de la extensiva utilización, los métodos de Henderson se tornaron imprácticos debido a su debilidad proveniente de estimaciones negativas de algunos componentes y su carencia de propiedades de la distribución.

### 3.1.1.2.3. Estimación mediante métodos de Máxima Verosimilitud

La aparición de nuevos esquemas de evaluación, trajo aparejada la aparición de modelos que permiten la incorporación de la información de las relaciones de parentesco entre individuos, como otros efectos tales como el maternal, el ambiental permanente y de dominancia entre otros, que se incorporan como efectos aleatorios adicionales. Estos modelos se adecuan a métodos más flexibles que los que basan las estimaciones en la esperanza de cuadrados medios. Estos métodos son de máxima verosimilitud porque maximizan la verosimilitud de un vector de datos, dado un conjunto de parámetros. En otras palabras, determinan cuan verosímil es que los datos muestreados provengan de una distribución con un conjunto de parámetros dado (Borralho, 1998). Estos métodos demandan atribuir una distribución a los datos y prescriben la estimación positiva de los componentes de varianza.

El método de Máxima Verosimilitud (ML) permite estimar tanto parámetros genéticos como efectos fijos y tiene propiedades estadísticas deseables de consistencia, eficiencia y distribución normal asintótica y evitar el sesgo de incluir datos provenientes de selección previa, por ejemplo, cuando los progenitores no son una muestra aleatoria de una población. Sin embargo, tiene el problema de considerar conocidos sin error, a los efectos fijos. En términos estadísticos, esto significa que se ignora los grados de libertad debidos al ajuste de esos efectos.

El método de Máxima Verosimilitud Restringida (REML), desarrollado por Patterson y Thompson (Searle *et al.*, 1992), evita este problema maximizando solamente la parte de la verosimilitud que es independiente de los efectos fijos (Borralho, 1998).

Para un modelo dado, la verosimilitud de los datos se puede expresar mediante una función y el objetivo de los métodos de máxima verosimilitud es encontrar los parámetros que maximicen esa función.

Dada una variable  $y$  con distribución normal, promedio  $\mu$  y desviación estándar  $\sigma$ , la representación matemática de su función de densidad es:

$$f(y) = \frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{1}{2} \frac{(y-\mu)^2}{\sigma^2}}$$

Esta función entrega la probabilidad de encontrar cierto  $y$ , dados los parámetros  $\mu$  y  $\sigma$ . Sin embargo, también puede ser usada en forma inversa para estimar la verosimilitud de los parámetros con datos  $y$  conocidos. Esto significa que la función de densidad de probabilidades puede ser usada como una función de verosimilitud.

Para encontrar los parámetros para los que la función  $f(y)$  tiene el máximo valor, se puede maximizar el logaritmo de  $f(y)$ :

$$L(\beta, V | y) = -\frac{1}{2} N \log(2\pi) - \frac{1}{2} \log(|V|) - \frac{1}{2} (y - X\beta)^T V^{-1} (y - X\beta)$$

Esta función proporciona la verosimilitud de los parámetros desconocidos  $\beta$  y  $V$ , dada la matriz de diseño  $X$  y los datos observados  $y$ .

Las estimaciones de máxima verosimilitud de los parámetros se logran maximizando la función de verosimilitud. El método de Máxima Verosimilitud Restringida (REML), maximiza la función de densidad después de ajustar los datos a los efectos fijos. El logaritmo de la probabilidad (Log Likelihood) es maximizado por métodos iterativos.

#### 3.1.1.2.4. Estimación simultánea de efectos fijos y aleatorios

Henderson (1984) desarrolló un conjunto de ecuaciones llamadas Ecuaciones de Modelos Mixtos (EMM) cuya resolución genera simultáneamente BLUE ( $X\beta$ ) y BLUP( $u$ ).

La expresión matricial de EMM es:

$$\begin{bmatrix} \hat{\beta} \\ \hat{u} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{X}^T \mathbf{R}^{-1} \mathbf{X} & \mathbf{X}^T \mathbf{R}^{-1} \mathbf{Z} \\ \mathbf{Z}^T \mathbf{R}^{-1} \mathbf{X} & \mathbf{Z}^T \mathbf{R}^{-1} \mathbf{Z} + \mathbf{G}^{-1} \lambda \end{bmatrix}^{-1} \begin{bmatrix} \mathbf{X}^T \mathbf{R}^{-1} \mathbf{y} \\ \mathbf{Z}^T \mathbf{R}^{-1} \mathbf{y} \end{bmatrix}$$

Si G y R son conocidas, la solución para los efectos fijos y aleatorios es:

$$\hat{\beta} = (\mathbf{X}^T \mathbf{V} \mathbf{X})^{-1} \mathbf{X}^T \mathbf{V} \mathbf{y}$$

$$\hat{u} = \mathbf{G} \mathbf{Z}^T \mathbf{V}^{-1} (\mathbf{y} - \mathbf{X} \hat{\beta})$$

Donde:

$\hat{\beta}$  es la solución de los Mínimos Cuadrados Generalizados para  $\beta$  así como su mejor estimador lineal insesgado (BLUE).

$\hat{u}$  es el mejor predictor lineal insesgado (BLUP) de  $u$ .

Supuestos:

- La distribución de  $y$  se asume normal multivariada. Los rasgos están determinados por muchos genes aditivos de efecto infinitesimal de muchos loci no ligados.
- Las varianzas y covarianzas (R y G) se asumen conocidas. En la práctica se estiman por REML.

### 3.1.1.2.5. Pruebas de hipótesis

#### Efectos fijos

Para probar la importancia de los efectos fijos, el método estándar es la Proporción de Verosimilitud (Likelihood Ratio Test). Sin embargo, su uso genera dificultades si cambian los efectos fijos del modelo porque cambia la verosimilitud residual (Gilmour *et al.*, 2002).

Una alternativa mejor es el uso de la prueba de Wald. El enfoque secuencial de esta prueba es una mejoría respecto a la filosofía del análisis de varianza ya que prueba el cambio en la suma de cuadrados residual entre el modelo que no contiene un efecto y el que lo contiene (Gilmour *et al.*, 2002).

### Efectos aleatorios

El método general para comparar el ajuste de modelos por Reml es Likelihood Ratio Test (LRT). Sin embargo, LRT es válido sólo si los efectos fijos son los mismos en ambos modelos a comparar. Si LR2 es el logaritmo de la verosimilitud (LogL) del modelo más general, y LR1 es el LogL del modelo reducido, entonces LRT está dado por:

$$LRT = 2 \text{Log} (LR2/LR1) = 2\{\text{Log} (LR2) - \text{Log} (LR1)\}$$

Si  $r_1$  es el número de parámetros estimados en el modelo, la distribución asintótica de LRT en el modelo reducido es  $\chi^2_{(r_2 - r_1)}$ .

La hipótesis nula se rechaza con el nivel de probabilidades:

$$LRT > \chi^2_{(r_2 - r_1, \alpha)}$$

Para varianzas simples se usa:  $\chi^2_{0.05}$ ; varianzas múltiples:  $\chi^2_{r-0.05}$  y covarianzas:  $\chi^2_r$

### 3.2. Análisis genético mediante modelos mixtos

La aplicación de modelos mixtos en el mejoramiento genético animal se tornó una práctica común en la segunda mitad del siglo XX, gracias al desarrollo de la técnica de predicción de valores genéticos, BLUP, desarrollada por Henderson y a la disponibilidad de algoritmos eficientes para el procesamiento computacional. Esta metodología posee propiedades deseables de exactitud y precisión en la predicción de valores genéticos y se adecua a diferentes esquemas de selección.

#### 3.2.1. Estimación de valores genéticos en Mejoramiento Forestal

El valor genético de un árbol es la descripción del valor de sus genes que traspasa a su progenie. Estos valores no son conocidos para la mayoría de los rasgos, pero se pueden predecir utilizando funciones de sus datos observados (Borralho, 1998).

El objetivo principal de un programa de mejoramiento genético forestal es la selección de individuos con características deseables para utilizarlos como progenitores en una próxima generación (Gezán y Torres, 1998).

La evaluación de la calidad de estos individuos se realiza a través de pruebas de progenies que tienen principalmente la finalidad de predecir sus valores de mejora sobre la base del desempeño de su descendencia. En general, un proceso de selección primero ordena los candidatos usando alguna función de los datos observados, y luego elige una porción de los valores más altos (o más pequeños) de la función (White y Hodge, 1989). En consecuencia, la selección opera sobre un ranking de los árboles candidatos jerarquizados por sus valores de mejora predichos.

Existen varios métodos para jerarquizar genotipos que varían en complejidad y precisión (White y Hodge, 1989; Gezán y Torres, 1998):

**Promedio Simple.** Es el procedimiento más simple y consiste en calcular el promedio de una familia dada, con todas las observaciones individuales de un rasgo específico registradas en diferentes sitios y bloques. Este método presenta el inconveniente de favorecer a las familias con mayor representación en sitios y bloques con mejor calidad y viceversa.

Existen variantes a este método que ajustan las observaciones a las diferencias de variabilidad entre bloques y sitios que expresan los promedios familiares como desviaciones de los efectos ambientales fijos. Cotterill y Dean (1990) proponen el ajuste a las diferencias entre el promedio general y el promedio de los bloques.

**Promedios de promedios de parcela.** Este método evita el sesgo en la jerarquización que genera el anterior, pero asume que la información procedente de las parcelas posee el mismo valor aunque no contengan el mismo número de árboles.

También en este caso se sugiere el ajuste de las observaciones, especialmente de diámetro, usando la supervivencia como covariante (Vencovsky e Barriga, 1992).

**Promedios de Mínimos Cuadrados.** Su aplicación mejora los promedios aritméticos porque evita el sesgo debido a la desigual representación de las familias en las pruebas y



entrega los promedios marginales que serían esperadas si todas las familias estuvieran representadas en todos los bloques y sitios y pueden ser considerados estimaciones de la Capacidad Combinatoria General.

Para la estimación de los promedios se requiere la especificación de un modelo lineal que permita separar la porción genética de la ambiental. Este método asume igual precisión para todas las observaciones y que todos los efectos del modelo son fijos y por lo tanto estimables. En este caso el efecto de bloques se estima por mínimos cuadrados ordinarios (OLS) y es común a todas las familias independientemente de que algunas familias no estén en algunos bloques.

**Promedios de Mínimos Cuadrados Generalizados.** Este método estima los promedios familiares mediante un modelo lineal que utiliza los efectos fijos estimados por Mínimos Cuadrados Generalizados y que, a diferencia del anterior, toma en cuenta las diferencias de precisión entre las observaciones que provienen de la variedad de diseños experimentales y otras fuentes de desequilibrio en las pruebas genéticas. Estas diferencias de precisión se incorporan en una matriz de varianza-covarianza a partir de las estimaciones de los componentes de varianza del modelo utilizado.

Los métodos descritos comparten el inconveniente de asumir un modelo que considera fijos a los efectos genéticos y usan técnicas de análisis de la varianza y de estimadores de mínimos cuadrados para estimarlos. Esto implica suponer que los progenitores potenciales son individuos sin relaciones de parentesco, a pesar que muchas situaciones se viola este supuesto de independencia (Boca *et al.*, 2000).

Existen otras varias situaciones que contribuyen a dificultar la estimación de estos valores en forma precisa (White y Hodge, 1989):

- Los programas de mejora habitualmente prueban cientos de individuos a través de sus progenies dispuestas en ensayos replicados en varios sitios. Sin embargo, a pesar de los cuidados que se les brindan, diversas causas provocan la muerte de árboles ocasionando una fuente de desequilibrio de los ensayos.

- La dinámica de los programas de mejora lleva a una continua incorporación de genotipos. Esto determina la existencia de pruebas evaluadas con diferente precisión en años y sitios diferentes.
- La diferencia de edad de las mediciones en un mismo carácter puede ocasionar diferentes grados de correlación con los valores genéticos que están siendo predichos.
- Otro efecto del establecimiento de ensayos en varios sitios, es la existencia de diferente estructura de varianza de los promedios. Estas varianzas diferentes pueden ocurrir por efecto de la escala, o debido a la tendencia de aumentar a medida que aumenta el promedio (Snedecor y Cochran, 1967).

Estas circunstancias hacen que sea prácticamente imposible mantener balanceados los ensayos, lo que incide desfavorablemente en la estimación de los valores de mejora.

#### **3.2.1.1. Predicción de valores de mejora a través de un modelo BLUP**

Los diferentes abordajes descriptos para el ordenamiento de genotipos mediante la estimación de los efectos familiares como efectos fijos, junto con diferentes fuentes de desequilibrio de las pruebas genéticas, tornan ineficientes a esos métodos para la selección de los mejores individuos. Cuando la calidad y cantidad de los datos de los genotipos que están siendo evaluados son diferentes y se trata de predecir valores genéticos y no simplemente de estimar promedios familiares, es necesario el empleo de métodos más precisos (White y Hodge, 1989).

Las predicciones de los valores genéticos mediante métodos que tratan a estos efectos como aleatorios, tienen propiedades estadísticas más deseables que las estimaciones de los promedios familiares.

La aplicación del modelo BLUP en los programas de mejoramiento genético se hizo extensiva a otras áreas debido a su capacidad de usar toda la información que se genera en un programa de mejora. La extensión de esta teoría al área forestal es reciente, pero sin duda llegará a ser el método escogido en la evaluación genética de árboles en un futuro cercano (Borralho, 1998).

Estos métodos poseen además gran flexibilidad para adecuarse a diferentes esquemas de selección:

### Modelo Familiar

Para una prueba de familias de progenies de polinización abierta, para un esquema de selección “hacia atrás”, sería adecuado el modelo siguiente:

$$y_{ij} = \mu + b_j + f_i + e_{ij}$$

donde:

$y_{ij}$  son los datos de la  $i$ -ésima familia en el  $j$ -ésimo bloque;  $\mu$  es el promedio general;  $b_j$  el efecto del bloque;  $f_i$  el efecto de la familia y  $e_{ij}$  el efecto residual.

$$Var(f_j) = Var\left(\frac{1}{2}a_{mj}\right) = \frac{1}{4}\sigma_a^2$$

$$Var(e_{ij}) = Var\left(\frac{1}{2}a_{dj} + m + e\right) = \frac{3}{4}\sigma_a^2 + \sigma_e^2$$

El aporte de los progenitores es  $a_{.j}$  y  $m$  representa el muestreo mendeliano.

### Modelo progenitor

La estimación del valor de mejora de los progenitores a través del desempeño de las progenies está de acuerdo con el siguiente modelo:

$$y_{ij} = \mu + b_j + s_i + w_{ij}$$

donde:

$y_{ij}$  es el registro individual de la progenie del  $i$ -ésimo progenitor en el  $j$ -ésimo bloque;  $\mu$  es el promedio de la prueba;  $b_j$  es el efecto del bloque;  $s_i$  es el efecto del  $i$ -ésimo progenitor con distribución  $(0, \sigma_s^2)$ ; y  $w_{ij}$  es el error residual con distribución  $(0, \sigma_w^2)$ .

El análisis de este modelo entrega la Aptitud Combinatoria General de un progenitor, basado en el promedio de su progenie después de ajustado por el promedio general y el efecto de bloques.

**Modelo de árboles individuales**

Para una población de individuos emparentados se puede definir el siguiente modelo:

$$y_{ij} = \mu + a_i + e_{ij}$$

donde:

$$\text{Var}(y_{ij}) = A\sigma_a^2 + I\sigma_e^2$$

El modelo puede ser generalizado para incluir efectos fijos, errores correlacionados y árboles sin datos o con datos repetidos:

$$y = X\beta + Zu + e$$

Si  $\beta$  es desconocido, la mejor predicción lineal insesgada (BLUP) se obtiene mediante la aplicación de las ecuaciones de modelos mixtos (EMM) de Henderson:

$$\begin{bmatrix} \hat{\beta} \\ \hat{u} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X^T R^{-1} X & X^T R^{-1} Z \\ Z^T R^{-1} X & Z^T R^{-1} Z + A^{-1} \lambda \end{bmatrix}^{-1} \begin{bmatrix} X^T R^{-1} y \\ Z^T R^{-1} y \end{bmatrix}$$

donde:  $\lambda = \frac{1 - h^2}{h^2}$

Frecuentemente  $R$  se asume como la matriz identidad  $I$ , de manera que los efectos ambientales se asumen independientes entre observaciones. La matriz  $A$  es la matriz de parentesco aditiva que expresa la relación de parentesco entre los individuos. El uso de  $A$  (o de su inversa) es una característica común en los modelos de árboles forestales (Borralho, 1998).

Si se usan las varianzas y covarianzas correctas y se aplica el modelo genético adecuado, las estimaciones blup son insesgadas porque las estimaciones de los valores de mejora se acercan al valor real; consideran toda la información sobre las relaciones de parentesco incrementando la exactitud de las estimaciones y permiten comparar individuos de diferentes generaciones y proveer un estimador de la tasa de mejora de la población.

Los valores genotípicos están linealmente relacionados con el fenotipo sólo si se verifica un modelo infinitesimal, es decir, con la acción de un gran número de loci, donde cada uno tiene un pequeño efecto y una distribución normal de las desviaciones ambientales (Borralho, 1998).

En el modelo de árboles individuales es esencial una correcta definición de la población base porque se asume que los individuos provienen de una población infinitamente grande, que se cruzan al azar y que no se efectuó selección alguna, es decir, se asume que los árboles sin identificación del progenitor son una muestra de una simple población base con un promedio de mejora igual a cero y varianza común  $\sigma_a^2$  (Borralho, 1998).

#### 3.2.1.1.1. Estimación del valor genético para varios rasgos

En mejora genética vegetal y animal, generalmente se registran datos de varios rasgos debido a que la rentabilidad global de un cultivo está influida por más de una característica.

El análisis simultáneo de dos o más características posee las ventajas de aprovechar la correlación genética y ambiental entre rasgos para:

- Beneficiar la precisión de la estimación de la heredabilidad, sobre todo del rasgo que muestra el menor valor en este parámetro.
- Proveer estimaciones insesgadas de los valores genéticos en los casos en que hubo selección previa en algún rasgo y se dispone de individuos con diferente número de observaciones.

Cuanto mayor es la diferencia entre la correlación genética y la ambiental, mayor es la contribución de los rasgos correlacionados a la reducción de la varianza del error de predicción. La contribución de los rasgos correlacionados a la precisión de la estimación de los valores de mejora puede ser examinada con el método del Índice de selección.

Cuando se establecen ensayos genéticos en ambientes que difieren considerablemente, no es razonable asumir el supuesto de varianzas comunes (Borralho, 1998). En estas circunstancias se puede analizar un rasgo en distintos ambientes como rasgos diferentes. El análisis BLUP multivariado entregará los valores de mejora para cada individuo en cada sitio. Otra aplicación útil del análisis multivariado es el análisis de la correlación entre la edad juvenil y la adulta para un rasgo particular como rasgos diferentes.

El análisis multivariado mediante el uso de modelos mixtos es una extensión del análisis de un rasgo único, con la diferencia que por cada individuo se tiene un vector de efectos fijos, efectos aditivos y residuos para cada rasgo, según la siguiente expresión:

$$y_i = X_i b_i + Z_i u_i + e_i$$

Para dos rasgos corresponde la siguiente representación:

$$\begin{bmatrix} y_1 \\ y_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X_1 & 0 \\ 0 & X_2 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} b_1 \\ b_2 \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} Z_1 & 0 \\ 0 & Z_2 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} u_1 \\ u_2 \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} e_1 \\ e_2 \end{bmatrix}$$

Para estimar los efectos fijos y predecir los valores de mejora es necesario especificar las matrices de varianza-covarianza G y R asociadas a los vectores de efectos aleatorios ( $u_1, u_2$ ) y residuales ( $e_1, e_2$ ) respectivamente.

Los elementos de G se obtienen del producto directo ( $\otimes$ ) de los elementos de la matriz de parentesco A, por la matriz de covarianza genética  $G_0$ . La covarianza entre el valor de mejora de un rasgo  $i$  del individuo  $k$  y el valor de mejora del rasgo  $j$  en el individuo  $l$  es la covarianza genética aditiva entre el rasgo  $i$  y  $j$  multiplicada por el parentesco genético entre los individuos  $k$  y  $l$ .

La matriz de covarianza residual R asume que no hay correlación entre los residuos de los diferentes individuos y se obtiene por suma directa ( $\oplus$ ) usando la matriz de identidad I. Sin embargo, se debe tomar en cuenta la posible correlación entre diferentes rasgos medidos en un mismo individuo.

## 4. MATERIALES Y MÉTODOS

### 4.1. MATERIALES

Los materiales constan de 51 familias de polinización abierta de *Eucalyptus tereticornis* que se listan en la Tabla 1.

El material fue adquirido del Instituto de Pesquisas e Estudos Florestais (IPEF), São Paulo, Brasil.

Tabla 1. Descripción del material genético.

Procedencia	Grado de Mejora	Identificación	Origen	Lat	Long	Alt
Anhembi-SP	APS-F1	T3 B75	QLD: Mareeba, Helenvale, Mt. Garnete Cooktown	22° 8' S	48° 11' 67" W	457 m
Anhembi-SP	APS-F2	T3 E89	QLD: Cooktown, Helenvale, Mareeba, Mt. Garnet	22° 8' S	48° 11' 67" W	457 m

### 4.2. MÉTODOS

#### 4.2.1. Área de Estudio

El área de estudio es la Estación Experimental Fernández de la ciudad de Fernández, Dpto. Robles, Santiago del Estero, Argentina. Está ubicada a 63° 55' longitud Oeste y 27° 55' latitud Sur, y altitud de 160 metros sobre el nivel del mar.

La región tiene régimen monzónico con precipitaciones que varían entre 500 y 550 mm anuales, entre los meses de Noviembre y Marzo. La temperatura máxima media del mes más cálido es 32, 5° C y la temperatura mínima media del mes más frío es 2,9° C. Las heladas ocurren de Junio a Agosto y hay más de 300 días libres de ellas. Los vientos predominantes son del sector Norte, principalmente en el mes de Agosto.

El suelo está formado por materiales sedimentarios, con textura franca o franco-arenosos, profundos, ricos en calcáreos, sobre todo en profundidad. Aunque estos suelos son pobres en materia orgánica y nitrógeno, son ricos en todos los demás elementos.

### 4.2.2. Instalación de Ensayos

#### Diseño Experimental

El ensayo fue establecido en 1996 utilizando el diseño experimental de Bloques Completos al Azar con 4 repeticiones y parcelas lineales de 5 árboles. El distanciamiento inicial fue de 3 m x 2 m y la bordura perimetral simple.

#### Evaluación de los Ensayos

Los rasgos evaluados al décimo año fueron diámetro con corteza a 1,30 m (DAPcc) medido con cinta diamétrica y rectitud de fuste utilizando una escala categórica de bondad creciente de 1 a 4.

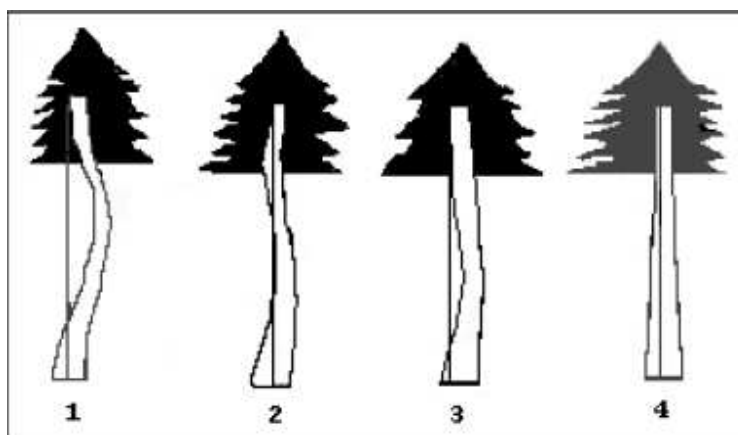


Figura 2. Escala categórica de rectitud de fuste. Fuente: Balocchi y Der Veer, 1994.

### 4.2.3. Análisis Estadístico

Para discriminar la influencia de los diferentes efectos se efectuaron análisis univariado y bivariado de los datos.

El modelo utilizado para los análisis univariado y bivariado corresponde a un modelo mixto de árboles individuales conforme a la siguiente notación matricial:

$$y = X\beta + Zu + e$$



En esta expresión,  $y$  es el vector de los datos de cada árbol;  $\beta$  es el vector de los efectos fijos;  $u$  es el vector de los efectos genéticos aditivos no observables;  $X$  y  $Z$  las matrices de incidencia que relacionan las observaciones a los efectos fijos y aleatorios del modelo, respectivamente. Las soluciones se obtienen resolviendo las ecuaciones de modelos mixtos (EMM)(Henderson, 1984):

$$\begin{bmatrix} X^T R^{-1} X & X^T R^{-1} Z \\ Z^T R^{-1} X & Z^T R^{-1} Z + G^{-1} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \hat{\beta} \\ \hat{u} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X^T R^{-1} y \\ Z^T R^{-1} y \end{bmatrix}$$

En estas ecuaciones,  $R$  es la matriz de varianza-covarianza de los residuos y  $G$  es la suma directa de las matrices de varianza - covarianza de cada uno de los efectos aleatorios si se asumen independientes. Si los niveles no son independientes, la matriz de identidad debe ser reemplazada por la matriz de parentesco (Dutkowski *et al.*, 2001).

### **Análisis univariado**

Se efectuó el análisis de los datos de cada variable con un modelo mixto de árboles individuales de acuerdo con la siguiente expresión lineal (Borralho, 1998):

$$y_{ij} = \mu + b_j + a_{ij} + e_{ij}$$

donde:

$y_{ij}$  Observación registrada de diámetro/rectitud del fuste.

$\mu$  Promedio general.

$b_j$  Efecto fijo de bloques.

$a_{ij}$  Efecto genético aditivo aleatorio de los individuos.

$e_{ij}$  Efecto residual.

El ajuste de este modelo tuvo la finalidad de proveer los valores iniciales de varianza de los efectos aleatorios para el proceso iterativo del ajuste del modelo bivariado (Apiolaza, 2002).

### **Análisis bivariado**

Se efectuó el análisis bivariado del diámetro y rectitud del fuste con un modelo mixto bivariado de árboles individuales con varianzas iniciales provistas por el análisis

univariado. El análisis simultáneo de dos rasgos beneficia la precisión en la estimación de los valores genéticos por el conocimiento de la correlación genética y ambiental.

Los datos fueron ajustados a los efectos fijos de bloques para excluir su influencia en la varianza fenotípica total (Borralho, 1998). A pesar de que Asreml efectúa la prueba de Wald, que prueba sucesivamente un efecto con los restantes del modelo por defecto, no se modelaron los efectos fijos de bloques y promedio general debido a su necesaria inclusión en el modelo. La inclusión de los efectos aleatorios fue testada mediante la Prueba de Razón de Verosimilitud (LRT) (Searle, 1971).

#### **4.2.4. Estimación de parámetros genéticos**

Los componentes de la varianza para cada rasgo fueron estimados por Máxima Verosimilitud Restringida (REML) y los valores de mejora predichos usando el Mejor Predictor Lineal Inssegado (BLUP).

#### **4.2.5. Paquete estadístico**

Los análisis fueron realizados con ASREML (Gilmour *et al.*, 2001) dado que permite la resolución de modelos lineales mixtos generales que involucran grandes cantidades de datos desequilibrados, gracias a la eficiencia del algoritmo iterativo de Información Promedio, y a su flexibilidad para especificar las estructuras de varianzas y covarianzas de los modelos. ASREML permite que tanto  $\mathbf{G}$  y  $\mathbf{R}$  se definan como la suma directa de los productos directos de las matrices de covarianza parametrizadas (Paz *et al.*, 2001).

Este paquete cubre las necesidades de análisis genéticos univariados, multivariados, espaciales, de sitios múltiples y de medidas repetidas. Permite además realizar estimaciones directas de parámetros genéticos, funciones de promedios de mínimos cuadrados y el cálculo de sus errores de estimación a partir de la matriz de información promedio (Average Information Matrix) (Gilmour *et al.*, 2002).

## 5. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

El análisis exploratorio y genético de los datos promueve la siguiente discusión de los resultados:

Fue comprobado el supuesto de normalidad de los datos de diámetro mediante la prueba de Shapiro Wilk (prob=0,30). La ausencia de datos extremos se comprobó mediante la rutina de análisis automático de Asreml.

Para el ajuste de los efectos aleatorios en cada variable se probaron dos modelos que responden a las siguientes expresiones:

$$y_{ij} = \mu + b_j + p_{ij} + a_{ij} + e_{ij} \quad (1)$$

$y_{ij}$  Observación registrada de diámetro/rectitud del fuste,  $\mu$  promedio general,  $b_j$  efecto fijo de bloques,  $p_{ij}$  efecto aleatorio de parcela,  $a_{ij}$  efecto genético aditivo aleatorio de los individuos,  $e_{ij}$  efecto residual.

$$y_{ij} = \mu + b_j + a_{ij} + e_{ij} \quad (2)$$

$y_{ij}$  Observación registrada de diámetro/rectitud del fuste,  $\mu$  promedio general,  $b_j$  efecto fijo de bloques,  $a_{ij}$  efecto genético aditivo aleatorio de los individuos,  $e_{ij}$  efecto residual.

Como se puede apreciar estos modelos difieren entre si por la adición de un efecto que está representado por la parcela.

El LRT (Likelihood Ratio Test) en el diámetro normal es 0.63 y en la rectitud de fuste es 1.011. El valor crítico ( $p = 0.05$ ) es igual a 3.84. De acuerdo con esto se deduce que el efecto de la parcela no es significativo, por lo que el modelo escogido en función del valor del logaritmo de verosimilitud es el (2). En consecuencia, este modelo corresponde usar también en el análisis bivariado.

La estimación y predicción de los efectos fijos y aleatorios respectivamente, que permiten calcular los parámetros genéticos y evaluar las posibles estrategias de selección, se reportan en las tablas siguientes.

La Tabla 2 muestra los promedios, parámetros genéticos y errores estándar estimados para diámetro y rectitud del fuste.

Tabla 2. Promedio y heredabilidad ( $h^2$ ). Los errores estándar se indican entre paréntesis.

Rasgo	Parámetros	
	Promedio	$h^2$
Diámetro (cm.)	17,81 (0,41)	0,531 (0,18)
Rectitud de Fuste (1- 4)	3,01 (0,06)	0,399 (0,16)

La heredabilidad individual ( $h^2$ ) en sentido estricto estimada para el diámetro normal presenta un valor considerablemente alto, debido a la naturaleza seleccionada del material. Un valor de heredabilidad de 0.17 fue obtenido por Kedharnat y Vakshasya (1977) para *Eucalyptus tereticornis* a los 4 años de edad, encontrándose estimaciones similares (entre 0.18 y 0.19) para *Eucalyptus saligna* (Valera y Kageyama, 1995).

Rocha *et al.*, (2006) determinaron valores de heredabilidad que varían desde 0.14 hasta 0.64 en diámetro a la altura del pecho en *Eucalyptus urophylla*.

La heredabilidad individual de la rectitud de fuste es un valor moderado (0.399), y es coherente con las citas de la literatura, que considera a la rectitud como una característica con fuerte control genético. Un valor de 0.45 fue obtenido por Valera y Kageyama (1995) en *Eucalyptus saligna* a los 32 meses de edad.

Estos resultados demuestran las posibilidades de mejorar los rasgos evaluados. De acuerdo con Squillace *et al.* (1967) y Falconer (1983) citados por Valera y Kageyama (1995), el conocimiento de la heredabilidad es fundamental en los programas de mejoramiento ya que permite la predicción de la ganancia genética, auxiliando en la selección y establecimiento de métodos apropiados de mejoramiento para la especie estudiada.

Cuanto más altos son los valores de heredabilidad para un carácter, más fácil se torna su mejoramiento (Borges, 1980). Altos valores de heredabilidad también indican que el ambiente ha influido poco en el fenotipo, reflejando un alto control genético.

Los componentes de varianza y las ganancias estimadas se expresan en la Tabla 3.

Tabla 3. Componentes de Varianza y Ganancia Estimada

Rasgo	Parámetros		
	$\sigma^2A$	Gs (%)	CVa (%)
Diámetro (cm.)	9,553	5,17	13,28
Rectitud de Fuste (1-4)	0,155	6,9	10

La existencia de suficiente varianza genética aditiva constituye un indicativo de la facilidad de identificación de genotipos superiores que proporcionarán ganancias con la selección (Cruz y Regazzi, 1994 citado por Rocha et al., 2006). Para facilitar su valorización se usa el coeficiente de variación genética aditiva (CVa) que es una ponderación de la varianza genética respecto al promedio del rasgo. Los coeficientes de variación genética aditiva del diámetro a 1.30 m y de la rectitud del fuste son 17.35% y 13.10% respectivamente. Coeficientes de variación genética cercanos al 10% indican ganancias sustanciales por selección (López, 2004).

Las ganancias genéticas (Gs) esperadas por selección de individuos con desempeño superior al promedio para los rasgos considerados son de 5.17 % para el diámetro normal y 6.90% para la rectitud de fuste.

Tabla 4. Correlaciones Genéticas y Errores Estándar Estimados.

Rasgo	Parámetros	
	$r_F$	$r_G$
Diámetro (cm.)	0,18 (0,05)	-0,05 (0,28)
Rectitud de Fuste (1-4)		

La Tabla 4 muestra las estimaciones de correlación genética y fenotípica entre los rasgos. La correlación fenotípica ( $r_F$ ) entre el diámetro y la rectitud de fuste es positiva y baja y señala que la influencia de los efectos genéticos y ambientales comunes es baja. La correlación genética ( $r_G$ ) entre ambos rasgos es de signo negativo. Sin embargo, su pequeño valor indica que la selección de uno de ellos no provocaría ganancias ni pérdidas en el restante. En consecuencia, existe la posibilidad de mejorar independiente ambos rasgos.

### Selección en ambos rasgos

La finalidad usual del mejoramiento es lograr ganancias genéticas en más de un rasgo simultáneamente. Los índices de selección para varios rasgos cubren esta demanda y existen variadas metodologías para lograrlos. La selección por Niveles Independientes de Selección de los individuos que superan al promedio general en cada rasgo (Tabla 5) responde a este cometido y provee el resultado de la Figura 3. Las ganancias genéticas a obtener con el aporte particular de los individuos selectos se muestran en la Tabla 5.

Tabla 5. Estimaciones de ganancias genéticas con los mejores individuos en diámetro y rectitud de fuste.

Individuo	Ganancia Individual (%)		Individuo	Ganancia Individual (%)	
	Diámetro	Rectitud Fuste		Diámetro	Rectitud Fuste
11	8,59	5,21	176	16,77	12,98
14	9,10	5,32	177	27,18	16,34
26	8,13	7,27	178	20,81	17,24
28	19,68	13,94	179	13,60	18,12
30	8,11	7,25	180	16,70	12,93
31	13,56	7,97	191	11,47	9,80
32	13,52	7,95	192	8,56	8,19
33	13,48	7,94	194	11,44	9,78
35	9,39	7,33	195	19,94	14,91
44	14,56	5,83	201	21,71	6,04
45	17,02	5,46	202	13,64	15,75
61	15,88	7,38	203	12,76	15,95
66	10,68	6,02	204	12,35	10,13
67	10,65	6,00	211	15,40	5,49
68	10,63	5,99	216	10,12	7,05
70	10,61	5,98	217	10,10	7,03
73	7,76	5,18	218	10,08	7,02
75	14,69	13,61	219	10,06	7,00
76	15,27	10,93	220	10,04	6,99
84	7,74	16,52	231	8,93	6,61
112	18,63	13,29	232	8,91	6,60
115	7,05	5,34	233	8,90	6,58
123	12,85	11,47	234	8,88	6,57
139	7,07	13,55	235	8,87	6,56
142	11,49	11,40	246	7,91	5,82
166	17,41	14,97	247	7,90	5,81
170	12,04	8,61	249	7,88	5,80
171	10,48	9,51	250	7,87	5,79
172	15,36	7,06	251	31,73	14,36
174	10,46	9,48	272	12,02	8,59
<b>Total</b>			<b>Total</b>	12,57	9,19

Las estimaciones de ganancias se logran promediando directamente las estimaciones BLUP de los Valores de Mejora (White and Hodge, 1989) y permiten escoger el esquema de selección más conveniente. La tabla 5 muestra que la selección de los mejores

individuos permitirá obtener ganancias totales de 12.57 % en diámetro y 9.19 % en rectitud de fuste.

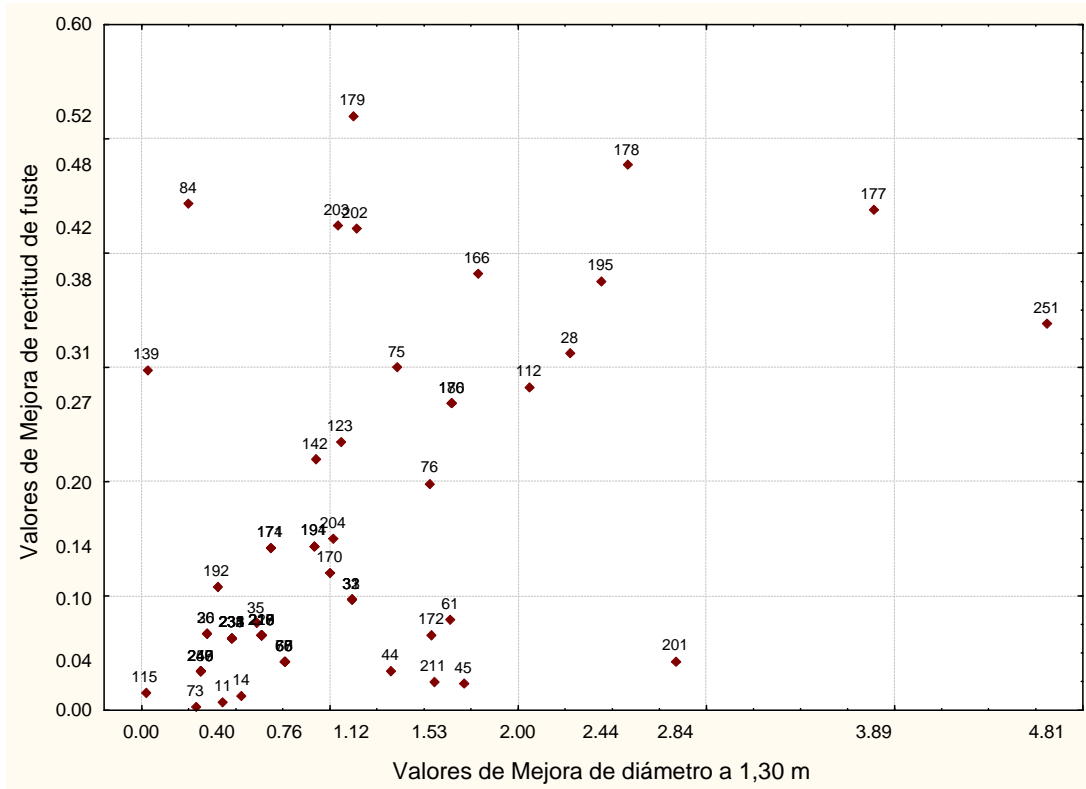


Figura 3. Valores de mejora de los individuos superiores al promedio en diámetro y rectitud de fuste.

La figura 3 muestra la identificación de los individuos selectos por sus valores de mejora que superan el promedio general en ambos rasgos por niveles independientes de selección.

## 6. CONCLUSIONES

- La variación genética estimada entre progenies de *Eucalyptus tereticornis* introducidos en Santiago del Estero es significativa y puede ser aprovechada para la mejora del diámetro y rectitud de fuste por selección entre individuos.
- Los valores de heredabilidad obtenidos con las estimaciones de los componentes de varianza por el método propuesto, es 0.53 para el diámetro normal y 0.39 para la rectitud de fuste. Estos valores se consideran moderadamente altos y evidencian un alto control genético en la expresión de los rasgos y muestran el potencial para la obtención de ganancias por selección.
- Es posible el mejoramiento conjunto del diámetro y la rectitud de fuste debido a la baja correlación genética entre ellos (-0.05).
- La ganancia genética esperada por selección de los individuos con desempeño superior al promedio general es 5.17% y 6.9% en diámetro y rectitud de fuste respectivamente.
- La selección de los mejores individuos en ambos rasgos permite obtener ganancias totales de 12.57 % en diámetro y 9.19% en la rectitud de fuste. Fueron seleccionadas 60 plantas del total de 1020.



## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aguilar, J.Y. 1966. Relación de Algunos aspectos de la flora útil de Guatemala. Segunda edición. Guatemala. 383 pp.
- Alía, R.; Agúndez, D.; Alba, N.; Gonzalez Martinez, S.C.; Soto, A. 2003. Variabilidad Genética y Gestión Forestal. Ecosistemas: Revista Científica y Técnica de Ecología y Medio Ambiente, N° 3.
- Alvarado, C. R.; Alvarado, C.A.; Mendoza, O.O. 2003. *Eucalyptus tereticornis* Smith. En: Tropical Tree Seed Manual. Autor: Vozzo, J.A. United States Department of Agriculture, Forest Service. Pp. 470-472. [en línea]: [Fecha de consulta 6 de Febrero de 2008] Disponible en: <http://www.rngr.net/Publications/ttsm>
- Apiolaza, L.A. 2002. ASReml Cookbook. [en línea]: [Fecha de consulta 6 de Febrero de 2008] Disponible en: [http://uncronopio.org/luis/asreml\\_cookbook.html](http://uncronopio.org/luis/asreml_cookbook.html)
- Apiolaza, L.; Greaves, B. 2001. Why are most breeders not using economic breeding objectives? En: IUFRO Symposium "Developing the Eucalypt of the Future". Valdivia, Chile. 1-10 pp.
- Balmelli, G.; Resquin, F. 2006. Eucaliptos Colorados: Una Alternativa para la Diversificación Productiva. Revista INIA N° 7. Uruguay. Pp. 35-37.
- Balocchi, C.; Delmastro, R. 1993. Principios de Genética Forestal. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile, Valdivia. 180 pp.
- Balocchi, C.; Der Veer, C. 1994. Manual de Ensayos Genéticos. Bioforest S.A. Chile. 70 pp.
- Barros Rocha, M. G.; Pires, I. E.; Barros Rocha, R.; Xavier, A.; Cruz, C. D. 2006. Avaliação Genética de Progênes de Meio-Irmãos de *Eucalyptus grandis* por Meio dos Procedimentos REML/BLUP e da ANOVA. Scientia Forestalis, N° 71. Pp. 99-107.
- Benítez Ramos, R.F.; Montesinos Lagos, J.L. 1998. Catalogo de Cien Especies Forestales de Honduras: Distribución, Propiedades y Usos. Escuela Nacional de Ciencias Forestales. Honduras. 216 pp.
- Bignell, C.M.; Dunlop, E. 1998. Volatile leaf oils of some South-western and Southern Australian species of genus *Eucalyptus* (Serie 1). Part XIX Flavour and Fragrance Journal 13, vol. 2. Pp. 131-139.
- Boca, T. 2000. Métodos de evaluación de materiales genéticos. Aplicación de modelos mixtos (BLUP). Estación Experimental Agropecuaria Pergamino. Programa de actualización para fitomejoradores.
- Borges, R.C.G. 1980. Estimativas de heredabilidade e correlações entre caracteres de crescimento em *Eucalyptus grandis*. Tese de Mestrado. Universidade Federal de Visçosa. Brasil. 82 pp.
- Borrvalho, N.M.G. 1998. Defining Breeding Objectives. En: Mejora Genética Forestal Operativa. Eds.: Ipinza R.; Gutierrez B.; Emhart V. Valdivia, Chile. Pp. 387-390.

- Borralho, N.M.G. 1998. Genetics Parameters Estimation. En: Mejora Genética Forestal Operativa. Editores: Ipinza, Gutiérrez, Emhart. Valdivia, Chile. Pp. 301-310.
- Borralho, N.M.G. 1998. Predicción de Valores de Mejora a Través de un Modelo Blup de árboles Individuales. En: Mejora Genética Forestal Operativa. Editores: Ipinza, Gutiérrez, Emhart. Valdivia, Chile. Pp. 359-386.
- Braier, G. 2004. Estudio de tendencias y perspectivas del sector forestal en América Latina. Documento de trabajo. Informe Nacional Argentina. Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable, Secretaría de Agricultura, Ganadería, Pesca y Alimentos de la Nación, Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. 67 pp.
- Cabrera Gaillard, C. 2003. Plantaciones Forestales: Oportunidades para el Desarrollo Sostenible. Serie de Documentos Técnicos n° 6. Universidad Rafael Landívar, Facultad de Ciencias Ambientales y Agrícolas. Instituto de Agricultura, Recursos Naturales y Ambiente. Guatemala. 20 pp.
- Cotterill, P.; Dean, C. 1990. Successful Tree Breeding with Index Selection. CSIRO Publications, Melbourne. 81 pp.
- Cruz, C.D.; Carneiro, P.C.S. 2003. Modelos Biométricos Aplicados ao Melhoramento Genético. Viçosa MG. Editora UFV. vol.2, 585 pp.
- Dudley, J. W.; Moll, R. H. 1969. Interpretation and Use of Estimation of Heritability and Genetic Variances in Plant Breeding. Crop Science, vol. 2, N° 3. Pp. 257-262.
- Dutkowski, G.W., Gilmour A.R., Borralho, N.M.G. 2001. Modification of the Additive Relationship Matrix for Open Pollinated Trials. In: IUFRO Conference "Developing the Eucalypt of the Future". Instituto Forestal. Valdivia, Chile. 71 pp.
- Eldridge, K.G. 1978. Genetic Improvement of Eucalypts. International Scientific Journal of Forest Genetic Silvae Genetica 27 Vol. 5. Institute of Forest Genetics and Forest Tree Breeding. Pp. 205-209.
- Eldridge, K.; Davidson, J.; Harwood, C.; Van Wyk, G. 1994. Eucalypt Domestication and Breeding. Oxford University Press Inc. New York, United States. 287 pp.
- Eyzaguirre, R.; Magni, C. 1995. Propuesta Metodológica de Evaluación Genética de dos Ensayos de Progenie de Polinización Abierta de *Pinus radiata* considerando el Efecto de la Competencia. Revista de Ciencias Forestales, Volumen 10. Chile. Pp. 107-121.
- FAO. 1981. El Eucalipto en la repoblación forestal. Serie FAO Montes 11. 765pp.
- Falconer, D.S. 1981. Introduction to Quantitative Genetics. Longman & Co., New York, NY. 340p.
- Fonseca S., 1982. Variação Fenotípica e Genética em Bracatinga. Tesis de Maestría. ESALQ - Universidad de San Pablo, Piracicaba, S.P. Brasil, 86 pp.
- Gezán Pacheco, S.; Torres Cuadros, J. 1998. Metodologías para la Determinación del Valor de Mejora. En: Mejora Genética Forestal Operativa. Editores: Ipinza, Gutiérrez, Emhart. Valdivia, Chile. Pp. 311-337.

- Gilmour, A.R., Cullis, B.R., Welham, S.J., Thompson, R. 2001. ASREML reference manual. Biomet Bull No. 3, NSW Agriculture, Orange, Australia.
- Gilmour, A.R.; Gogel, B.J.; Cullis, B.R.; Welham, S.J.; Thompson, R. 2002. ASREML User Guide Release 1.0. VSN International Ltd, Hemel Hempstead, UK. [en línea]: [Fecha de consulta 27 de Enero de 2008] Disponible en: [http://www.ciser.cornell.edu/FAQ/ASReml/ASREML\\_user\\_guide.PDF](http://www.ciser.cornell.edu/FAQ/ASReml/ASREML_user_guide.PDF)
- Henderson, C.R. 1984. Applications of Linear Models in Animal Breeding. University of Guelph. Ontario, U.S.A. 462 pp.
- Ipinza Carmona, R. 1998. Ciclo de Mejoramiento Genético. En: Mejora Genética Forestal Operativa. Editores: Ipinza, Gutiérrez, Emhart, Valdivia. Chile. Pp. 49-68pp.
- Ipinza Carmona, R. 1998. Diseño de Ensayos Genéticos. En: Mejora Genética Forestal Operativa. Editores: Ipinza, Gutiérrez, Emhart, Valdivia. Chile. Pp. 249-280.
- Kageyama, P. 1980. *Variación genética en progénies de uma população de E. grandis.* Tesis doctoral. ESALQ - Universidad de San Pablo, Piracicaba, S.P. Brasil, 125 pp.
- Kedharnath, S.; Vakshasya, R.R. 1977. Estimatives of Components of Variance, Hereditability and Correlations Among Some Growth Parameters in *Eucalyptus tereticornis*. In: World Consultation of Forest Tree Breeding, 3, Canberra. Proceedings, Roma, FAO, 1977. Pp. 6 -21.
- Klooster, D. 2000. Institutional Choice, Community and Struggle: A Case Study of Forest Co-Management in México. World Development. 65 pp.
- Lima, W. P. 1993. Impacto Ambiental Do Eucalipto. 2 ed. Editora da Universidade de São Paulo. Brasil. 301 pp.
- López, C. 2004. Variación Genética en Procedencias y Progenies de *Eucalyptus camaldulensis* Introducidas en el Noroeste Argentino. Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Madrid, Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Montes. España. 89 pp.
- Mangieri, H.R.; Dimitri, M.J. 1971. Los Eucaliptos en la Silvicultura. Editorial ACME, S.A.C.I. Buenos Aires, Argentina. 226 pp.
- Marcó, M.A. 2005. Conceptos Generales del Mejoramiento Genético Forestal y Su Aplicación a los Bosques Cultivados de la Argentina. En: Mejores Árboles Para Mas Forestadores. Proyecto Federal de Desarrollo. Secretaria de Agricultura, Ganadería, Pesca y Alimentos. Buenos Aires, Argentina. Pp. 9-17.
- Marcó, M.A.; Harrand, L. 2005. Valor Potencial de los Eucaliptos Colorados en Combinaciones Híbridas. I Jornada Sobre Potencialidad Foresto-Industrial del Eucalipto en Santiago del Estero. Santiago del Estero, Argentina.
- Mariani, E.O., Mariani, C.E., and Lipinsky, S.B. 1981. Tropical Eucalyptus. In: McClure, T.A. and Lipinsky, E.S. (eds.), CRC Handbook of Biosolar Resources, vol. II. Resource Materials. CRC Press, Inc., Boca Raton, FL. Pp. 373-386.
- Martínez Ruiz, R., Azpíroz Rivero; H.S; Rodríguez de la O. J.L., Cetina Alcalá, V. M.; Gutiérrez Espinoza, M.A. 2006. Importancia de las Plantaciones Forestales de Eucalyptus. Revista Ra Ximhai. Vol.2, número 3. Universidad Autónoma Indígena de México, Mochicahui, El Fuerte, Sinaloa, México. 815-846 pp.

- Mora, F.; Zamudio, F. 2006. Variabilidad Genética del Crecimiento en Progenies Selectas de *Pinus radiata*. Revista Ciência Florestal, Santa Maria, vol. 16, Nº 4. Pp. 399-405.
- Namkoong, G. 1984. Inbreeding, Hybridization and Conservation in Provenances of Tropical Trees. In: Joint Meeting of IUFRO working Parties of Provenance and Genetic Improvement Strategies in Tropical Forest Trees. Mutare. 7 pp.
- Paz, M., Gutiérrez, B., Ipinza, R. 2001. Comportamiento de la Heredabilidad y los "Rankings" Individuales en un Ensayo de Progenies-Procedencias de *Eucalyptus nitens* en Función del Tiempo e Intervenciones de Raleo. En: IUFRO Conference "Developing the Eucalypt of the Future". Instituto Forestal. Valdivia, Chile. 70 pp.
- Pinto Júnior, J.E. 2004. REML/BLUP Para Análise de Múltiplos Experimentos, No Melhoramento Genético de *Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden. Tese de Doutorado. Universidad Federal do Paraná. Curitiba, Brasil. 106 pp.
- Pryor, L.D. 1976. The Biology of Eucalypts. Institute of Biology's Studies. London, Edward Arnold Ltd. 82 pp.
- Pryor, L. D. 1978. Los Hábitos Reproductivos del Eucalyptus. Unasylna Nº 119-120. Revista Internacional de Silvicultura e Industrias Forestales. Volumen 30. FAO-Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. [en línea]: [Fecha de consulta 9 de Enero de 2008] Disponible en: [www.fao.org/docrep/11900s/11900s00.htm](http://www.fao.org/docrep/11900s/11900s00.htm)
- Resende, M.D.V. 2002 a. Genética Biométrica e Estatística no Melhoramento de Plantas Perenes. Brasília. Embrapa Informação Tecnológica; Colombo: Embrapa Florestas. 975 pp.
- Resende, M.D.V. de; Higa, A.R. 1994. Estimación de Valores Genéticos no Melhoramento de *Eucalyptus*: Selección em um Carácter com Base em Informações do Indivíduo e de Seus Parentes. Embrapa Florestas. Boletim de Pesquisa Florestal, Colombo, Nº 28/29. Pp. 11-36.
- Resende, M. D. V. de.; Sturion, J. A.; Mendes, S. 1995. Genética e Melhoramento da Erva-Mate (*Ilex paraguariensis* St. Hil.). Curitiba: EMBRAPA-CNPQ. Embrapa Florestas. Documentos, 25. 33 pp.
- Rocha, M.G.B.; Pires, I.E.; Xavier, A.; Cruz, C.D.; Rocha, R.B. 2006. Avaliação Genética de Progenies de Meio-Irmãos de *Eucalyptus urophylla* Utilizando os Procedimentos REML/BLUP e E(QM). Ciência Florestal, Santa Maria, vol. 16, Nº 4, Pp. 369-379.
- SAGPyA. 2001. Inventario de Plantaciones Forestales y Establecimiento de una Base de Datos. Informe Final. Volumen I. Proyecto Forestal de Desarrollo. Buenos Aires, Argentina. 168 pp. [en línea]: [Fecha de consulta 7 de Enero de 2008] Disponible en: <http://www.sagpya.gov.ar/>
- Sánchez Acosta, M.; Vera, L. 2005. Situación Foresto-Industrial de Argentina al 2005 (Ejemplo de una Cadena Forestal). Série Técnica IPEF, Edição Nº 35. Proceedings of the 3rd Iberian American Symposium on Forest Management and Economics and 11th Symposium on System Analysis in Forest Resources Ubatuba, Brasil. Pp. 23-44.
- Searle, S. R. 1971. Linear models. John Wiley & Son, New York. 532 pp.

- Searle, S.R.; Casella, G.; McCulloch, C.E. 1992. Variance Components. 2. Ed. Editor J. Willey. New York. 501 p.
- Snedecor, G.W.; W. G. Cochran. 1967. Statistical Methods. Iowa State University Press, Ames, IA. 593p.
- Toda, R. 1972. Heritability Problems in Forest Genetics. In: IUFRO Genet Sabao Joint Symposia, Tokyo Annales. Pp. 1-9.
- Torres, J. 2002. Apuntes de Genética Forestal. Cátedra de Mejoramiento Genético Forestal, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad de Chile. 132 pp.
- Torres, J. y Gezan, S. 1998. Índice de selección. En: Mejora Genética Forestal Operativa. Eds.: Ipinza R.; Gutierrez B.; Emhart V. Valdivia, Chile. Pp. 341-358.
- Turnbull, J.W. 2007. Development of sustainable forestry plantations in China: a review. Impact Assessment Series Report No. 45. Australian Centre for International Agricultural Research. Canberra, Australia. 76 pp.
- Valera, F.P.; Kageyama, P.Y. 1995. Parámetros Genéticos y Espaciamiento en Progenies de *Eucalyptus saligna* SMITH. Revista IPEF N° 48/49. Brasil. Pp. 61-76.
- Vencovsky, R. 1987. Herança Quantitativa. In: Melhoramento e Produção de Milho. 2. ed. Campinas: Fundação Cargill. Editores: Paterniani, E.; Viegas, G. P. Pp. 137-214.
- Venkovsky, R.; Barriga, P. 1992. Genética Biométrica no Fitomelhoramento. Sociedade Brasileira de Genética. Brasil. 496 pp.
- Vergara Lagos, R. 1998. La Variabilidad Poblacional. En: Mejora Genética Forestal Operativa. Editores: Ipinza, Gutiérrez, Emhart, Valdivia. Chile. Pp. 39-48.
- Williams, E. R.; Matheson A. C. 1994. Experimental Design and Analysis for use in Tree Improvement. CSIRO Publications, Melbourne. 174 pp.
- White, T. L.; Hodge, G.R. 1989. Prediction Breeding Values with Applications in Forest Tree Improvement. Kluwer Academic Publishers. Dordrech, Netherlands. 367pp.
- White, A.; Martin, A. 2002. Who Owns the World's Forest? Forest Trends. Center for International Environmental Law. Washington, D. C. USA. 30 pp.
- Zobel, B.; Talbert, J. 1988. Técnicas de Mejoramiento Genético de Árboles Forestales. Grupo Noriega- Editorial, México. 544 pp.