

**UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
FACULTAD DE AGRONOMÍA**

**SELECCIÓN DE FAMILIAS E INDIVIDUOS EN PRUEBA
DE PROGENIE DE *Eucalyptus grandis* W. Hill Maiden EN
LA ESTACION EXPERIMENTAL BERNARDO
ROSENGURTT (E.E.B.R)**

por

**Lorenzo PORTEIRO PIACENZA
Axel VERA FITIPALDI**

**Trabajo final de grado
presentado como uno de los
requisitos para obtener el
título de Ingeniero Agrónomo**

**MONTEVIDEO
URUGUAY
2025**

PÁGINA DE APROBACIÓN

Trabajo final de grado aprobado por:

Director/a:

Ing. For. (MSc.) Franco Schinato

Co-Director/a

Ing. Agr. (MSc.) Gina Dogliotti

Tribunal:

Ing. For. (MSc.) Franco Schinato

Ing. Agr.(MSc.) Luis Gallo

Lic. Biol (Dra.) Marianella Quezada

Fecha:

7 de marzo de 2025

Estudiante:

Lorenzo Porteiro Piacenza

Axel Vera Fitipaldi

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, queremos agradecer a nuestro director de tesis, Ing. For. (Msc.) Franco Schinato, por su compromiso, dedicación y el invaluable apoyo brindado en esta etapa final de nuestra formación académica. Su guía y orientación, junto con su conocimiento y paciencia, han sido fundamentales para la realización de esta tesis.

También queremos expresar nuestra gratitud a Ing. Agr. (Msc.) Gina Dogliotti, por su dirección y orientación en todas las etapas de este trabajo.

Agradecemos al Ing. Agr. Matias Mañana y a la Ing. Agr. Sofia Arambillete por su disposición y ayuda en la medición dasométrica de los rodales.

Extendemos nuestro agradecimiento al personal técnico y no técnico de la Estación Experimental Bañado de Medina, por su amable atención y colaboración durante nuestra estadía en la estación.

Un agradecimiento especial para nuestras familias y amigos por su apoyo incondicional a lo largo de la carrera.

Por último, agradecemos a la Facultad de Agronomía y a todo el equipo docente por brindarnos las herramientas y conocimientos necesarios para nuestra formación como profesionales.

TABLA DE CONTENIDO

| | |
|--|-----------|
| PÁGINA DE APROBACIÓN..... | 2 |
| AGRADECIMIENTOS | 3 |
| LISTA DE FIGURAS Y CUADROS | 6 |
| RESUMEN | 7 |
| SUMMARY..... | 8 |
| 1 INTRODUCCIÓN..... | 9 |
| 2 OBJETIVOS..... | 11 |
| 2.1 Objetivos generales..... | 11 |
| 2.2 Objetivos específicos..... | 11 |
| 3 REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA | 12 |
| 3.1 Género Eucalyptus a nivel mundial..... | 12 |
| 3.2 Eucalyptus grandis | 12 |
| 3.3 Generalidades del sector Forestal Uruguayo..... | 14 |
| 3.4 Mejoramiento genético forestal..... | 15 |
| 3.4.1 Variabilidad genética en los programas de mejoramiento | 16 |
| 3.4.2 Interacción genotipo-ambiente | 16 |
| 3.4.3 Programas de MGF: Estructura (Ciclo de Mejoramiento)..... | 19 |
| 3.4.4 Selección (tipos de selección, selección de los progenitores)..... | 24 |
| 3.5 Prueba de progenie..... | 29 |
| 3.6 Parámetros Genéticos..... | 30 |
| 3.7 Análisis y Estimación de Parámetros Genéticos..... | 32 |
| 3.7.1 Uso de SELEGEN en procesos de selección genética..... | 33 |
| 4 MATERIALES Y MÉTODOS | 35 |
| 4.1 Caracterización del área de estudio | 35 |
| 4.1.1 Descripción de la Prueba de Progenies..... | 36 |
| 4.1.2 Descripción del Ensayo..... | 36 |
| 4.2 Medición de caracteres..... | 38 |
| 4.2.1 Caracteres cuantitativos | 38 |
| 4.3 Estimación de parámetros genéticos..... | 39 |
| 4.4 Selección de familias e individuos | 40 |
| 5 RESULTADOS Y DISCUSIÓN | 41 |
| 5.1 Caracteres dasométricos del ensayo de progenies..... | 41 |
| 5.1.1 Estado actual del ensayo | 41 |
| 5.1.2 Variables dasométricas | 42 |
| 5.2 Estimación de parámetros genéticos..... | 45 |

| | | |
|-----|--|----|
| 5.3 | Selección de familias e individuos | 48 |
| 6 | CONCLUSIÓN..... | 56 |
| 7 | BIBLIOGRAFÍA..... | 58 |
| 8 | ANEXOS..... | 65 |

LISTA DE FIGURAS Y CUADROS

| Figura No | Página |
|---|--------|
| Figura 1 Área de distribución natural de <i>Eucalyptus grandis</i> | 13 |
| Figura 2 Distribución de plantaciones de <i>E. grandis</i> (híbridos y clones) y <i>E. saligna</i> en Uruguay (2021)..... | 14 |
| Figura 3 Esquema de fase operativa y de desarrollo programa de mejoramiento genético . | 20 |
| Figura 4 Ciclo de mejora genética | 21 |
| Figura 5 Pirámide de Burdon. Integración entre la conservación y el mejoramiento genético | 22 |
| Figura 6 Localización de los bosques del ensayo bajo estudio en la Estación Experimental Prof. Bernardo Rosengurtt..... | 37 |
| Figura 7 Gráficas de los parámetros genéticos de las mejores 7 familias..... | 52 |
| | |
| Cuadro No | Página |
| Cuadro 1 Densidad de árboles y fallas según bloque del ensayo progenie..... | 42 |
| Cuadro 2 Promedio, mínimo y máximo para las variables dasométricas CAP, Ht, DAP, AB, VOL e IMA31 | 43 |
| Cuadro 3 Valores absolutos y porcentuales para volumen e IMA según bloque | 44 |
| Cuadro 4 Estimación de parámetros genéticos para volumen de prueba de progenie <i>E. grandis</i> | 45 |
| Cuadro 5 Ranking de familias en la prueba de progenie | 49 |
| Cuadro 6 Indicadores de selección de familias | 52 |
| Cuadro 7 Indicadores de selección de individuos..... | 54 |

RESUMEN

Este estudio se refiere a una prueba de progenies de *Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden en la Estación Experimental Bernardo Rosengurtt (E.E.B.R.). Los objetivos incluyen evaluar el crecimiento y el comportamiento de la especie para identificar genotipos superiores en productividad y calidad. Se midieron variables dasométricas como el diámetro a la altura del pecho (DAP), la altura total y el volumen real individual. El género *Eucalyptus*, con cerca de 600 especies, es fundamental en la silvicultura comercial a nivel global. En Uruguay, *Eucalyptus grandis* es una de las especies más utilizadas debido a su rápido crecimiento y la calidad de su madera. El ensayo original se realizó con 119 familias (provenientes de seis fuentes de semilla), bajo un diseño en bloques completos al azar (DBCA), que contaba con nueve bloques y cinco individuos por familia/bloque. Debido a la alta mortalidad, en la actualidad para este estudio se estableció una serie de criterios para la inclusión de bloques e individuos en el análisis genético del ensayo. Los resultados mostraron una significativa variabilidad genética entre las familias evaluadas, lo que permitió la selección de genotipos superiores. El volumen total para las 2,7 ha de los bloques considerados en el ensayo fue de 1.868,59 m³. Por otra parte, en cuanto al volumen por hectárea, este alcanzó los 692,07 m³, representando un aumento del 73,73 % respecto a la última evaluación registrada en el año 2004. La varianza genética aditiva asumió un valor reducido en el ensayo en términos generales, representando solo el 6,93 % del valor fenotípico promedio de los individuos. Esto se asoció a las limitaciones impuestas por la alta mortalidad y las condiciones ambientales adversas. No obstante, el ensayo evidenció una adecuada precisión en la estimación de parámetros genéticos. Las familias 79, 97 y 72 se destacaron en términos de volumen por presentar los mejores valores fenotípicos, con 1,765, 1,725 y 1,679 m³ árbol⁻¹, respectivamente. En contraste, las familias 64, 77 y 15 presentaron los valores de volumen más bajos, con 1,191, 1,189 y 1,186 m³ árbol⁻¹, respectivamente. Se identificaron las mejores familias e individuos para contribuir al mejoramiento genético forestal en Uruguay, proponiendo estrategias de selección y manejo genético para maximizar las ganancias genéticas y conservar la diversidad.

Palabras Clave: prueba de progenies, *Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden, variables dasométricas, parámetros genéticos

SUMMARY

This study refers to a progeny test of *Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden at the Bernardo Rosengurtt Experimental Station (E.E.B.R.). The objectives include evaluating the growth and performance of the species to identify superior genotypes in terms of productivity and quality. Dendrometric variables such as diameter at breast height (DBH), total height, and individual real volume were measured. The genus *Eucalyptus*, with approximately 600 species, is fundamental to commercial forestry worldwide. In Uruguay, *Eucalyptus grandis* is one of the most widely used species due to its rapid growth and high-quality wood. The original trial was conducted with 119 families (from six seed sources) under a randomized complete block design (RCBD), consisting of nine blocks and five individuals per family/block. Due to high mortality, a set of criteria was established in this study to determine the inclusion of blocks and individuals in the genetic analysis of the trial. The results showed significant genetic variability among the evaluated families, allowing for the selection of superior genotypes. The total volume for the 2.7 ha of the blocks considered in the trial was 1,868.59 m³. Additionally, the volume per hectare reached 692.07 m³, representing a 73.73% increase compared to the last recorded evaluation in 2004. The assumed additive genetic variance was generally low in the trial, representing only 6.93% of the average phenotypic value of the individuals. This was associated with limitations imposed by high mortality and adverse environmental conditions. However, the trial demonstrated adequate precision in estimating genetic parameters. Families 79, 97, and 72 stood out in terms of volume, presenting the highest phenotypic values, with 1.765, 1.725, and 1.679 m³ tree⁻¹, respectively. In contrast, families 64, 77, and 15 exhibited the lowest volume values, with 1.191, 1.189, and 1.186 m³ tree⁻¹, respectively. The best families and individuals were identified to contribute to forest genetic improvement in Uruguay, proposing selection and genetic management strategies to maximize genetic gains and conserve diversity.

Keywords: progeny tests, *Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden, dendrometric variables, genetics parameters

1 INTRODUCCIÓN

El género *Eucalyptus*, con cerca de 600 especies, se ha consolidado como uno de los más importantes a nivel mundial en la silvicultura comercial, debido a su rápido crecimiento y su capacidad de adaptación a diversas condiciones ambientales (Boland et al., 2019; Brussa, 1994). Este género es originario de Australia, donde se encuentra mayoritariamente distribuido, así como de algunas islas cercanas, como Tasmania, Nueva Guinea y Timor. Este género ha sido introducido y plantado en múltiples regiones, alcanzando más de 20 millones de hectáreas a nivel global (International Union of Forest Research Organizations, 2018). En Uruguay, *Eucalyptus* ocupa más del 80% de las plantaciones forestales comerciales, siendo *Eucalyptus grandis* una de las especies más utilizadas por su crecimiento vigoroso y la calidad de su madera (Balmelli, 2001; Dirección General Forestal [DGF], 2021).

El sector forestal uruguayo ha experimentado un crecimiento sostenido desde la década de 1960, cuando comenzaron a establecerse plantaciones comerciales de *E. grandis*. Hoy en día, el área forestada supera el millón de hectáreas, lo que representa aproximadamente el 6% del territorio nacional (DGF, 2021). Las condiciones climáticas y edáficas de Uruguay, particularmente en la región Centro-Norte, han sido propicias para el desarrollo de estas plantaciones, contribuyendo al éxito de la especie en el país. Además, el sector forestal desempeña un papel clave en la economía nacional, representando el 3.8% del PIB (Sociedad de Productores Forestales [SPF], 2022).

Uno de los pilares fundamentales para el éxito de la silvicultura comercial es el mejoramiento genético forestal (MGF). Este proceso aplica principios de la genética cuantitativa y molecular para mejorar características como la productividad, la resistencia a plagas y enfermedades, y la adaptabilidad a diferentes ambientes (Zobel & Talbert, 1994). A través de ciclos de selección recurrente y cruzamiento, se busca obtener árboles con características superiores que contribuyan al incremento de la calidad y el rendimiento de las plantaciones. En Uruguay, los programas de mejoramiento genético de *E. grandis* han sido clave para la optimización de las plantaciones comerciales, permitiendo la selección de genotipos superiores en productividad y calidad de la madera (Balmelli, 2001).

En los programas de mejora forestal, la variabilidad genética es fundamental, ya que constituye la base para seleccionar árboles con características fenotípicas deseables que se alineen con los objetivos de los programas. La interacción genotipo-ambiente, que refleja la expresión diferencial de un mismo genotipo o familia bajo distintas condiciones ambientales, representa la plasticidad de los materiales genéticos. Evaluar estos materiales en diferentes ambientes permite identificar su potencial fenotípico, convirtiéndose en una herramienta clave para aumentar las ganancias genéticas a lo largo de los ciclos de mejora (Zobel & Talbert, 1994). En Uruguay, los programas de mejoramiento han incorporado enfoques innovadores, como la evaluación de progenies y el uso de diseños experimentales avanzados,

con el objetivo de maximizar las ganancias genéticas y optimizar el manejo forestal (Sotolongo Sospedra et al., 2012).

En conclusión, el desarrollo de programas de mejoramiento genético de *E. grandis* en Uruguay ha permitido la consolidación de esta especie como un pilar fundamental del sector forestal. A través de la selección de genotipos superiores y la implementación de prácticas de manejo mejoradas, se ha logrado incrementar la productividad y la sostenibilidad de las plantaciones comerciales, contribuyendo significativamente al desarrollo forestal del país.

2 OBJETIVOS

2.1 Objetivos generales

Contribuir con el desarrollo del mejoramiento genético de *E. grandis* de la Facultad de Agronomía. Evaluar el crecimiento y comportamiento de la especie en un ensayo de 31 años de edad, instalado en la Estación Experimental Bernardo Rosengurtt (E.E.B.R.) con el fin de identificar los genotipos superiores en productividad y calidad en las plantaciones comerciales de Uruguay.

2.2 Objetivos específicos

1. Realizar la mensura de variables dasométricas para evaluar el crecimiento de las familias de *E. grandis* de la prueba de progenie en estudio.
2. Estimar indicadores de genética cuantitativa que permitan la eficiente selección de los materiales.
3. Proponer individuos de la prueba de progenie para ingresar a poblaciones de propagación y mejoramiento.

3 REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

3.1 Género *Eucalyptus* a nivel mundial

El género *Eucalyptus* cuenta con alrededor de 600 taxones específicos y subespecíficos, mayormente originarios de Australia y algunas islas vecinas (Brussa, 1994). Solo dos especies, *Eucalyptus uruphylla* y *Eucalyptus deglupta*, tienen áreas naturales fuera de Australia (Boland et al., 2019).

A nivel mundial, las especies de *Eucalyptus* son de las más plantadas, con aproximadamente 20 millones de hectáreas, superadas solo por el género *Pinus* (Borralho et al., 2018). Estas plantaciones se destinan principalmente a las industrias de papel, pasta de celulosa y carbón, así como para otros usos como postes, leña, aceites esenciales y cortinas cortavientos (SPF, 2022). El éxito global de *Eucalyptus* se debe a su rápido crecimiento y retorno de inversión, junto con su gran capacidad para responder al mejoramiento genético (Eldridge et al., 1994). Sin embargo, el mejoramiento debe formar parte de una estrategia de investigación a largo plazo y contar con un equipo de investigadores capacitados (Friedman & Namkoong, 1986).

Con cerca de 950 especies, los eucaliptos se han adaptado a diversas condiciones ambientales, predominando en áreas de mayores precipitaciones en su país de origen (Boland et al., 2019; Boland et al., 1980). Las especies presentan características distintivas como su corteza, que permite su identificación preliminar en campo, y hojas polimorfas en la mayoría de los casos (Brussa, 1994). Las flores, generalmente hermafroditas, están protegidas por un opérculo que cubre los órganos reproductores durante la maduración (Boland et al., 1980; Pryor & Knox, 1971). Algunas especies, como *Eucalyptus globulus* spp. *globulus*, presentan flores solitarias.

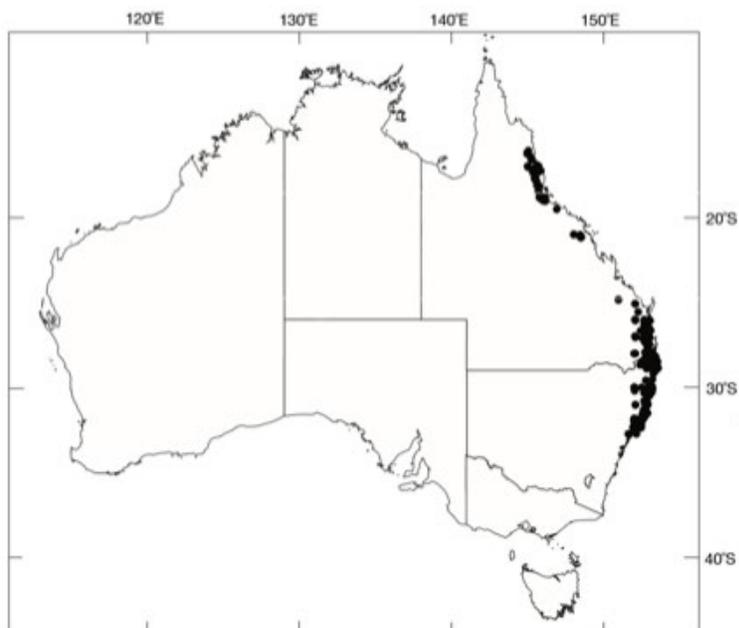
3.2 *Eucalyptus grandis*

Eucalyptus grandis es originaria de Australia, su distribución va desde Newcastle en Nueva Gales del Sur hasta Bundaberg en Queensland (Figura 1), donde crece en planicies y valles fértiles, prefiriendo suelos húmedos y bien drenados. Esta especie prospera en climas que van desde templados hasta tropicales, alcanzando alturas de 45-55 m y diámetros de 1,2-2 m a la altura del pecho (Boland et al., 2019). Su tronco es recto, con corteza caduca en fajas largas y una porción basal persistente (ver Anexo A). Las hojas juveniles son opuestas y ovales, mientras que las adultas son lanceoladas y de color verde oscuro. Las flores aparecen en inflorescencias axilares, con una floración a fines de verano y principios de otoño, y una segunda en primavera. Los frutos son piriformes, presentando un orificio deformado por valvas levementes exertas y la madera presenta albura de color rosa pálido y

duramen rosado a rojo claro, con una densidad de secado al aire entre 545-955 kg/m³ (Brussa, 1994).

Figura 1

Área de distribución natural de *Eucalyptus grandis*



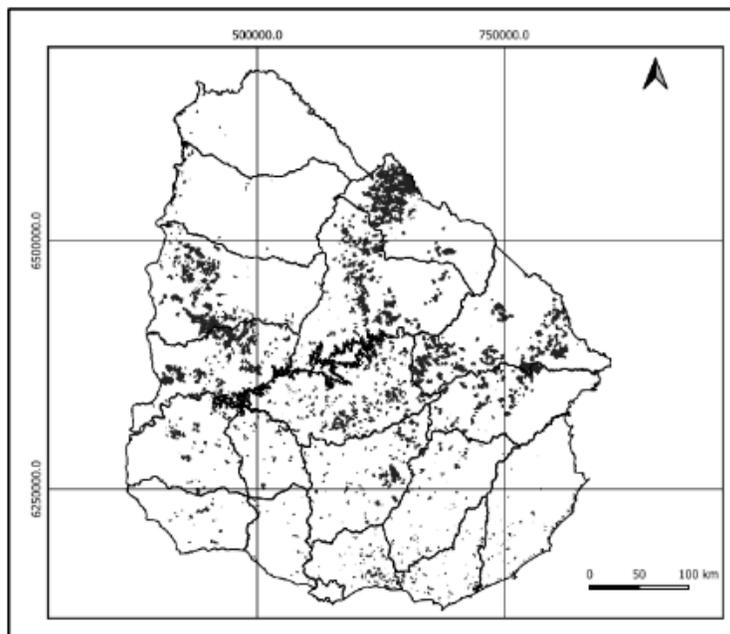
Nota. Tomado de Boland et al. (2019).

Introducida en Uruguay en 1963 desde Sudáfrica, con procedencia de huertos semilleros, *E. grandis* se expandió rápidamente en la década de 1960. Hoy, es una de las especies más plantadas, con más de 130.000 hectáreas de plantaciones comerciales (Figura 2), principalmente en los departamentos de Durazno y Cerro Largo, donde representa el 45 % del área forestada (Balmelli, 2001). La región Centro-Norte, que concentra el 43 % de los bosques plantados del país, es propicia para su desarrollo, con condiciones de suelo y clima adecuadas para el crecimiento de *E. grandis* y *Pinus* (Uruguay XXI, 2023).

En Uruguay, *E. grandis* muestra un crecimiento lento en los primeros años, acelerando a partir del cuarto o quinto año, con un incremento medio anual (IMA) de 47,3 m³/ha/año con corteza y volúmenes comerciales de 30 m³/ha (Balmelli & Resquín, 2006). Según el DGF (2021), la producción total de plantines fue de 112.974.727, con *E. dunnii* representando el 45,8 % y *E. grandis* el 33,4 % del total (Uruguay XXI, 2021).

Figura 2

Distribución de plantaciones de *E. grandis* (híbridos y clones) y *E. saligna* en Uruguay (2021)



Nota. Elaborado con base en DGF (2021).

3.3 Generalidades del sector Forestal Uruguayo

Según la DGF (2021), el área forestal efectiva en Uruguay creció de 565.793 ha en 1999 a 1.048.228 ha, representando el 6% del área del país. Las plantaciones comerciales están dominadas por *Eucalyptus* y *Pinus*, siendo el *Eucalyptus* el más importante, ocupando más del 80% de la superficie (Uruguay XXI, 2021, 2023). Las especies de mayor interés son *E. dunnii* y *E. grandis* (Boscana, 2021; DGF, 2021; Torres, 2006; Uruguay XXI, 2021).

Uruguay posee un gran potencial de expansión, con cuatro millones de hectáreas declaradas de prioridad forestal, el 24% del área agropecuaria total. El desarrollo industrial está impulsado por plantas de celulosa y aserraderos. En 2020, se extrajeron 17,9 millones de m³ de madera, con un 80% destinada a pulpa de celulosa y el 20% restante a trozas y combustible (Boscana, 2021). El complejo forestal representa el 3.8% del PIB nacional y genera más de 25.000 empleos (Uruguay XXI, 2021, 2023). Las exportaciones del sector alcanzaron USD \$1.473 millones en 2020, representando el 18% del total, siendo la pulpa de celulosa el principal producto exportado desde 2007 (Uruguay XXI, 2021, 2023).

3.4 Mejoramiento genético forestal

La cadena forestal se inicia con las actividades que se realizan en los viveros y el trabajo con los plantines; continuando con el manejo de los montes hasta la extracción de madera (Instituto Cuesta Duarte, 2018). El sector forestal uruguayo abarca desde la producción de semillas y plantas hasta el transporte de productos finales, destacándose la cadena celulósico-papelera, la transformación mecánica de madera y la generación de energía a partir de biomasa. Este sector se divide en tres fases. La fase primaria comprende la producción de material reproductivo y plantines, la plantación a campo y el manejo silvícola de las plantaciones en pie hasta la cosecha. La siguiente fase es la fase secundaria, que consta de las actividades de transformación de la madera en diversos productos y la comercialización de estos. La última fase del sector es la fase de logística, transporte y servicio (Uruguay XXI, 2021).

El mejoramiento genético es el proceso de manejo de los recursos genéticos, es una etapa fundamental y de suma importancia para el sector, ya que se encuentra en la fase primaria y el desarrollo de una cadena forestal depende del avance en la obtención de materiales genéticos superiores (Hudson & Parent, 2016; White et al., 2007). A través de este proceso, la cantidad y la organización de la variabilidad genética de una población específica son manejadas mediante ciclos recurrentes de selección y mejora. El mejoramiento genético forestal aplica los principios básicos de la genética al manejo de las especies forestales; dentro de sus objetivos fundamentales se encuentran el aumento de la productividad y la adaptabilidad de dichas especies, así como la conservación a largo plazo de la diversidad genética existente.

Mediante la mejora genética es posible alcanzar diversos objetivos, como el aumento de la productividad, genotipos superiores a partir de poblaciones amplias y diversas (poblaciones base), la mejora de la calidad de los productos, la adaptación de los materiales a las áreas marginales de cultivo y así como la conservación a largo plazo de la diversidad genética existente (Sotolongo Sospedra et al., 2012). Esto posiciona al mejoramiento genético como una herramienta operativa de uso común, similar a las prácticas silviculturales (Fernández, 2005).

Las principales metas de los programas de mejoramiento son: (1) maximizar la adaptabilidad de las especies a los sitios potenciales de plantación y por lo tanto la sobrevivencia, (2) la tasa de crecimiento, (3) la resistencia a enfermedades y (4) la calidad del producto final de los árboles (madera, leña, forraje, estabilización del suelo, etc.). De acuerdo con (Zobel & Talbert, 1994), los cambios y mejoras tanto en el crecimiento como en la calidad de los árboles se logran mediante los cruzamientos y control de los progenitores, por lo tanto, el mejoramiento genético forestal se integra con otras actividades de manejo de los montes, constituyendo, en términos generales, una herramienta complementaria de la

silvicultura. Así, se puede alcanzar la máxima producción mediante la obtención de materiales genéticos mejorados, combinados con buenas prácticas de manejo (Barner et al., 1995; Jara, 1995; White et al., 2007).

Todos los programas de mejoramiento, desde su inicio, deben definir sus objetivos específicos, los cuales serán determinados por las características de la especie y las demandas del mercado al que está dirigido el producto (Burley, 2001). Las principales tareas del mejoramiento genético forestal (MGF) es ser capaz de reconocer la variabilidad, aislarla, reunirla en un árbol deseado y multiplicarla. Asimismo, la mejor herramienta para aumentar las ganancias es garantizar que a lo largo del desarrollo de las generaciones se mantenga una base genética suficientemente grande para que sea posible sostener las ganancias deseadas en el futuro (Zobel & Talbert, 1994). El proceso de selección tiene como objetivo aumentar la frecuencia de alelos vinculados a fenotipos deseados (Grattapaglia et al., 2018). La reproducción de estos individuos permite la recombinación de alelos favorables, mejorando así las características de interés en la progenie (Borém et al., 2017).

Finalmente, la estrategia de cualquier programa de mejoramiento genético tiene tres etapas fundamentales: la formación de una población de selección, la evaluación y selección de individuos, y la multiplicación de los genotipos/familias seleccionadas (González, 2019).

3.4.1 Variabilidad genética en los programas de mejoramiento

El primer paso al iniciar un programa de mejoramiento genético forestal es determinar la cantidad, causa y naturaleza de la variación presente en la especie de interés para aprovecharla adecuadamente (Zobel & Talbert, 1994). Las fuentes de variación genética están vinculadas a los procesos microevolutivos de las poblaciones, como la mutación, selección, migración y deriva genética, que alteran las frecuencias alélicas. Estos procesos pueden estudiarse mediante marcadores moleculares o abordajes de genética cuantitativa (White et al., 2007). A través de estos mecanismos, ciertos caracteres genéticos se asocian a la expresión de fenotipos específicos, que pueden ser transmitidos a la descendencia en mayor o menor proporción (Balocchi & Delmastro, 1993).

3.4.2 Interacción genotipo-ambiente

La variabilidad fenotípica no depende exclusivamente de la genética, sino que también puede verse afectada por el ambiente. Este fenómeno, conocido como interacción genotipo-ambiente, ocurre cuando el mismo genotipo expresa diferentes fenotipos en respuesta a diferentes condiciones ambientales. Esta interacción constituye otra fuente clave de variabilidad, esencial para el éxito en los programas de mejoramiento genético forestal (Donoso, 1993; Zobel & Talbert, 1994). La correcta comprensión y manejo de esta

interacción permite identificar genotipos que muestren estabilidad en su rendimiento bajo distintas condiciones ambientales, optimizando la selección en los programas de mejoramiento.

La genética forestal abarca diversas subdisciplinas de la genética, como la Genética Mendeliana, que estudia la herencia en individuos, la Genética Poblacional, que se enfoca en poblaciones naturales, y la Genética Cuantitativa, aplicada en poblaciones domesticadas (Falconer & Mackay, 1996; White et al., 2007). Estas ramas, junto con sus aplicaciones en la conservación de genes, el mejoramiento de árboles y la biotecnología, forman la base para entender y aprovechar la variabilidad genética en programas de mejoramiento.

Entre las subdisciplinas de la genética forestal, la genética cuantitativa recibe un interés especial, ya que busca determinar los factores que influyen en la expresión fenotípica de características controladas por diferentes locus génicos (Sotolongo Sospedra et al., 2012). El valor fenotípico de un individuo para un carácter cuantitativo o métrico es el resultado de la interacción entre su genotipo y el ambiente en el que se desarrolló. El carácter de interés para mejorar debe presentar una variación genética relativa en la población, y la magnitud de la mejora estará relacionada con el grado de heredabilidad (control genético) de la característica. Al seleccionar los “mejores” individuos, se alterarán las frecuencias alélicas de los genes que afectan dicho carácter, lo que puede llevar a que varios de ellos se vuelvan monomórficos. Esto resultará en individuos menos variables, es decir, un producto más homogéneo (Borém et al., 2017). El éxito del mejoramiento mediante enfoques de genética cuantitativa depende de conocer, al menos parcialmente, la herencia de los caracteres y del uso adecuado de esta información (Ipinza et al., 1998).

En diversos casos es de suma importancia el estudio de los mapas genéticos, debido a que muestran la posición de los genes y son valiosos para comprender la organización del genoma y su evolución. Son instrumentos útiles para identificar los genes que controlan a los fenotipos de interés. En la forestación se han identificado loci que controlan cuantitativamente rasgos hereditarios, en muchos árboles forestales para una variedad de rasgos de crecimiento, calidad de la madera y otros rasgos económicos y adaptables. Estos datos son útiles inmediatamente para la mejora y conservación genética de los árboles (Konstantin & Neale., 2001).

La mayoría de los rasgos morfológicos complejos son poligénicos, como la tasa de crecimiento (altura, diámetro o volumen) en árboles forestales. Estos rasgos poligénicos a menudo están influenciados por múltiples rasgos subyacentes, como tasas de fotosíntesis, respiración y patrones fenológicos (White et al., 2007). En contraste, las características cualitativas, como la tasa de crecimiento, densidad de la madera o resistencia a plagas y enfermedades, están controladas por pocos genes de efecto mayor. Por esta razón, los rasgos cuantitativos tienden a ser menos heredables que los cualitativos (West, 2006; Zobel &

Talbert, 1994). Estos caracteres están determinados por la constitución genética, el ambiente y el estado de desarrollo (edad) del árbol (Wellendorf & Ditlevsen, 1995).

El principal interés de los mejoradores genéticos es reunir los mejores genes en genotipos específicos y manipular el ambiente para que estos genotipos respondan positivamente, produciendo así el fenotipo más adecuado. Aunque el genotipo, que representa el potencial genético del árbol, no se puede observar directamente, puede determinarse mediante pruebas realizadas con diseños experimentales. Por otro lado, el ambiente se refiere a la suma de todos los factores no genéticos que afectan el crecimiento y la reproducción de los árboles. Por lo tanto, al observar el fenotipo, es difícil concluir si las características observadas son principalmente resultado del ambiente en el que crece el individuo o del control genético del propio genotipo. Esta incertidumbre se debe a la interacción entre el genotipo y el ambiente, que influye en la expresión fenotípica.

Mediante diversas metodologías, es posible determinar qué parte del fenotipo expresado por un individuo se debe a su genotipo y qué proporción es heredable a su progenie. La contribución genética se expresa comúnmente como la heredabilidad del carácter evaluado, que se define como la proporción de la varianza fenotípica observada atribuible a efectos genéticos (Falconer & Mackay, 1996; Lynch & Walsh, 1998). Aunque la media y la varianza (o la desviación estándar) son los parámetros estadísticos más utilizados para describir una población, estos no explican los mecanismos de herencia ni la proporción de la variación que tiene origen genético. Por lo tanto, es esencial separar la varianza observada o estimada en sus componentes genéticos y ambientales. Este cálculo implica descomponer los valores fenotípicos en fuentes de variación genética y ambiental (Zobel & Talbert, 1994).

La varianza fenotípica (FF) está influenciada por efectos genéticos (GG) y ambientales (EE), conforme al modelo conceptual que establece que (FF) = variación genética (GG) + variación ambiental (EE) (Falconer, 1989).

$$\sigma^2 F = \sigma^2 G + \sigma^2 E \quad (\text{ec. 1})$$

Entonces, la variabilidad genética comprende componentes aditivos y no aditivos:

$$\sigma^2 G = \sigma^2 a + \sigma^2 na \quad (\text{ec. 2})$$

Por lo tanto, la fórmula de la variación fenotípica puede extenderse a:

$$\sigma^2 F = \sigma^2 Ga + \sigma^2 Gna + \sigma^2 E \quad (\text{ec. 3})$$

La varianza genética aditiva (σ^2_a) surge de las diferencias entre progenitores y representa la proporción del valor fenotípico observado que se explica por la transmisión de genes de los progenitores a la progenie. En contraste, la varianza genética no aditiva (σ^2_{na}) abarca los efectos genéticos específicos y aleatorios que ocurren durante la recombinación genética, como la dominancia y la interacción génica. La variabilidad aditiva es el componente más relevante en los Programas de Mejoramiento Genético (PMG), ya que es la única parte que se transmite efectivamente a la descendencia.

Por otro lado, la variabilidad genética no aditiva se divide en variabilidad por dominancia, que resulta de la interacción de alelos en un locus, y variabilidad por epistasis, que proviene de interacciones entre loci. En los programas de mejoramiento genético forestal que emplean propagación vegetativa, se puede aprovechar tanto la variabilidad aditiva, que se transmite a la progenie, como la no aditiva, que no se transmite durante la reproducción sexual. Esto permite reproducir rápidamente individuos genéticamente idénticos al árbol de origen, optimizando la selección genética (Zobel & Talbert, 1994).

3.4.3 Programas de MGF: Estructura (Ciclo de Mejoramiento)

El mejoramiento genético forestal aplica los principios de la genética al desarrollo de descendencias de árboles con mayor valor productivo. Este proceso, esencialmente de domesticación, implica la selección y propagación de individuos con características deseables (Ipinza et al., 1998). La domesticación y mejora genética siguen una secuencia repetida de selección y cruzamiento, conocida como selección recurrente. Los Programas de Mejoramiento Genético (PMG) se dividen en dos grandes etapas: una fase operativa (producción) y una fase de desarrollo (investigación). La fase operativa se enfoca en la obtención de materiales mejorados para plantaciones, generando ganancias económicas de manera rápida. Por otro lado, la fase de desarrollo se orienta a la investigación, buscando establecer una amplia base genética y combinar características deseables en individuos de interés para el PMG (Figura 3).

El enfoque clásico de los PMG se basa en dos pilares fundamentales: primero, mejorar características de interés como supervivencia, productividad, propiedades de la madera, tolerancia a factores abióticos y resistencia a plagas. Segundo, reducir los tiempos de los ciclos de mejora utilizando la reproducción precoz en huertos semilleros injertados y mediante la evaluación temprana, apoyada en la correlación entre características juveniles y adultas (Zobel & Talbert, 1994).

Figura 3

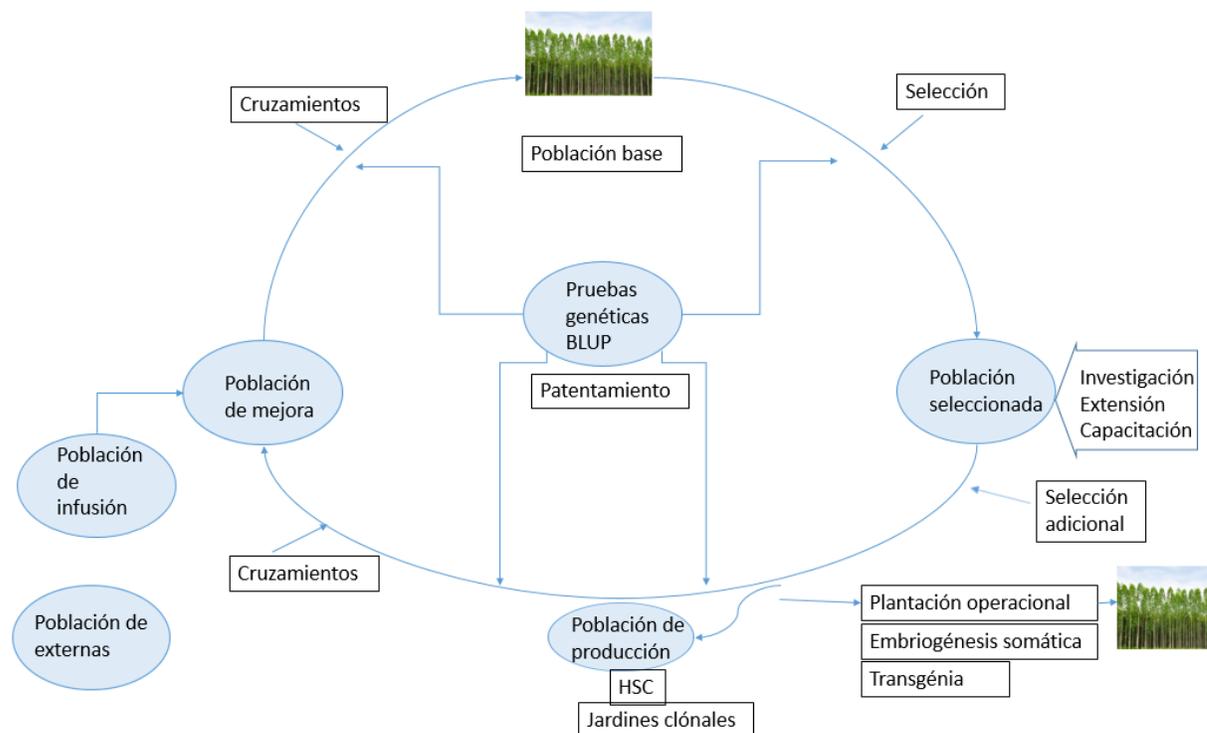
Esquema de fase operativa y de desarrollo programa de mejoramiento genético



Nota. Tomado de Zobel y Talbert (1994).

A continuación, se describe el esquema general del ciclo de mejoramiento genético, a partir del cual, con algunas variaciones, se han desarrollado todos los programas de mejoramiento a nivel mundial (White et al., 2007). El esquema incluye una población base, una población seleccionada, una población de producción (fuera del ciclo), una población de mejoramiento y una población de infusión (Figura 4.).

Figura 4
Ciclo de mejora genética

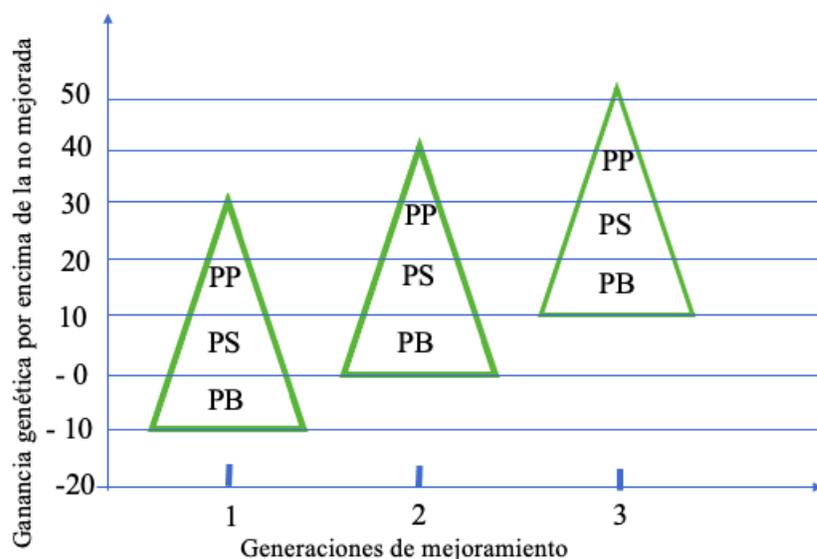


Nota. BLUP es un método para predecir el valor de mejora o valor genético de cada árbol o familia. Adaptado de White et al. (2007).

La población base, también denominada base genética, es la población fundacional. Por definición, corresponde a un grupo de individuos sometidos al proceso de selección (Ipinza et al., 1998). A partir de los individuos seleccionados, se desarrollará una población mejorada. Es fundamental que esta población base tenga una gran variabilidad genética para garantizar el éxito del plan de mejoramiento (Balmelli, 2001). Usualmente, la población base incluye una gran cantidad de árboles genéticamente diversos, que pueden provenir de ejemplares naturales o áreas implantadas, con o sin manejo, comerciales o de pruebas genéticas. La integración entre la conservación y el mejoramiento genético se refleja en la pirámide de Burdon (Figura 5), que destaca la importancia de estos aspectos para el progreso genético (Burdon, 1995).

Figura 5

Pirámide de Burdon. Integración entre la conservación y el mejoramiento genético



Nota. Adaptado de Ipinza et al. (2014).

En la Figura N°5, se puede observar la pirámide de Burdon, la cual representa la integración entre conservación y mejoramiento genético. En la base de la pirámide se encuentra la "población base de recursos genéticos forestales", que corresponde a la población sometida a selección. A medida que se obtienen ganancias genéticas a través de la selección, se progresa hacia la parte superior de la pirámide, donde se encuentra la población de élite, compuesta por los mejores individuos con los caracteres deseados.

Los individuos de la población base pueden ser seleccionados tanto de ensayos de progenie como de pruebas de procedencia, que exhiben una amplia diversidad genética y normalmente se recolectan de poblaciones de conservación *in situ* (Ipinza et al., 2014). Por encima de la población base se encuentra la población de mejoramiento, la cual se obtiene mediante un muestreo de la anterior y es de naturaleza *ex situ*. Esta población retiene los mejores fenotipos de la población base, manteniendo aún ciertos niveles de diversidad genética. Los individuos de esta población son utilizados en cruzamientos que serán evaluados en el futuro. En nuestro caso de estudio, la población base está formada por individuos seleccionados mediante selección masal fenotípica a lo largo de plantaciones comerciales de la época.

En la cúspide de la pirámide se encuentra la población élite, cuya finalidad es servir como fuente de propágulo para el uso operativo, garantizando la producción de germoplasma necesario para alcanzar altos niveles de ganancias genéticas. Esta población está compuesta por un reducido número de individuos seleccionados de la población base, optimizados para

maximizar las ganancias genéticas dentro del ciclo, aunque esto implique una reducción en la diversidad genética de la especie (Ipinza et al., 2014).

Los individuos de la población de mejoramiento se cruzan entre sí, ya sea mediante polinización abierta o controlada, para generar una nueva población base que se establecerá siguiendo un diseño experimental en una prueba de progenie, la cual estará sujeta al proceso de selección. Estos individuos son fundamentales para las pruebas genéticas, cuyo objetivo es crear la población base de la siguiente generación (Zobel & Talbert, 1994). La selección tiene dos efectos: incrementa la frecuencia de los genes deseables, así como disminuye la variabilidad genética (Balmelli, 2001). En esta etapa del ciclo, las pruebas genéticas juegan un papel clave, ya que permiten realizar el "ranking" de los individuos seleccionados (Ipinza et al., 1998). Asimismo, los diseños de cruzamientos son de suma importancia en esta fase. Este tema se tratará con mayor detalle en el capítulo siguiente, ya que los cruzamientos deben seguir un diseño ordenado para generar nuevas combinaciones con frecuencias alélicas que favorezcan la expresión de fenotipos deseados.

En los programas de generaciones avanzadas, los árboles superiores se seleccionan de acuerdo con su desempeño individual, así como el de sus progenitores y parientes. La descendencia de estos árboles seleccionados se distribuirá según el rasgo en cuestión, pero su media será genéticamente superior a la progenie de los árboles de la población base (Ipinza et al., 1998). Dado que la etapa de selección es una actividad central en este trabajo de tesis, será abordada con mayor profundidad en el subtópico 2.4.3.

Dentro de los programas de mejoramiento genético forestal, la población de producción tiene la función de generar descendencia genéticamente mejorada para plantaciones operacionales. Los huertos semilleros clonales y las áreas de multiplicación clonal (jardines clonales) son los tipos más comunes de poblaciones de producción. Esta población puede optimizarse mediante la información obtenida de las pruebas de progenie, lo que permite evitar que lleguen a las plantaciones operacionales individuos genéticamente inferiores (Ipinza et al., 1998).

Considerando de la reducción de la variabilidad genética de los materiales desarrollados a medida que se repiten los ciclos de selección recurrente, es común el uso de bancos clonales en los programas, con el objetivo de preservar genotipos que presentan características sobresalientes para ciertos rasgos de interés. Estos genotipos, aunque no cumplen con todos los criterios de selección, se mantienen en los bancos para su uso futuro en cruzamientos y la búsqueda de nuevos materiales, sin interferir en la población de mejoramiento establecida (White et al., 2007).

En la generación de variabilidad genética, los cruzamientos y las pruebas genéticas cumplen objetivos fundamentales para la mejora. Estos incluyen proporcionar el valor de

mejora para jerarquizar a los progenitores y optimizar los huertos semilleros, obtener estimaciones de parámetros genéticos para desarrollar estrategias de mejora, y definir una nueva población base para la selección de genotipos en la siguiente generación. La elección del diseño en un programa de mejora depende de diversos factores prácticos, como los costos, los parámetros genéticos en estudio (aptitud combinatoria general o específica) y las estrategias de selección y mejoramiento para futuras generaciones (Ipinza et al., 1998).

Es importante destacar que, en la mayoría de los programas de mejoramiento, se incorporan periódicamente árboles provenientes de fuentes externas al programa genético, ya sean estas naturales, manejadas o previamente mejoradas. Esto se hace con el fin de ampliar la base genética o introducir características adicionales. En los programas avanzados, estas adiciones, conocidas como infusiones, deben ser cuidadosamente evaluadas mediante pruebas genéticas para evitar comprometer las ganancias alcanzadas (Ipinza et al., 1998).

El ciclo de mejoramiento se basa principalmente en dos actividades: la selección y el cruzamiento, las cuales se aplican secuencialmente en cada ciclo de mejora. Inicialmente, se seleccionan individuos para formar la población seleccionada, y posteriormente algunos de estos individuos se cruzan para inducir la recombinación genética y la formación de nuevos alelos. La descendencia resultante constituye la base para la población del siguiente ciclo de mejora, donde nuevamente se seleccionan los mejores individuos. Si este proceso se ejecuta de manera eficiente, cada ciclo sucesivo proporciona una mejora genética adicional, ya que los progenitores superiores de la primera generación se cruzan, y muchas de las selecciones del segundo ciclo contienen alelos favorables de estos progenitores. Este ciclo es recurrente, iniciándose un nuevo ciclo tras la finalización del anterior, lo que permite generar progresivamente mayores ganancias genéticas. El intervalo entre eventos de selección en ciclos consecutivos se conoce como intervalo de ciclo o generación (White et al., 2007).

Dado que la selección es una de las actividades más importantes para el progreso genético en los programas de mejoramiento, se tratará con mayor profundidad en el siguiente capítulo, debido a su relevancia en el desarrollo de esta tesis.

3.4.4 Selección (tipos de selección, selección de los progenitores)

En la práctica, el proceso de selección resulta en el cambio de la frecuencia de los alelos deseados que afectan características importantes de los árboles, en forma tal que las plantas mejoradas tengan un rendimiento superior al del material no mejorado. La forma de lograr esto es a través del proceso de selección, el cual puede definirse como “la selección de individuos con cualidades deseadas para servir de progenitores en la siguiente generación” (Zobel & Talbert, 1988, p. 154). El mejoramiento genético forestal se basa en

el supuesto de que, a través de la selección y el cruzamiento de solo los mejores individuos, se pueden cambiar las frecuencias alélicas y genotípicas de los genes que determinan una característica particular. A su vez, las ganancias que se obtienen en la descendencia de los árboles seleccionados con respecto a la población base solo se pueden explicar por cambios en las frecuencias alélicas y genotípicas (Jara, 1995; Wellendorf & Ditlevsen, 1995)

La selección está basada en el principio de que el valor genético promedio de los individuos seleccionados será mejor que el valor promedio de los individuos de la población como un todo. Sin embargo, el mejoramiento que potencialmente puede lograrse por selección de una característica es una función de la heredabilidad de esa característica, así como de la variación de esta en la población. Los parámetros genéticos son utilizados para orientar la estrategia de selección y los valores genéticos son utilizados para ranquear las familias (y seleccionar las mejores) y estimar ganancias genéticas

El valor de cría de un individuo es una estimación del valor genético aditivo para una característica determinada, es decir, la parte del valor genético que puede ser transmitida a la siguiente generación. La selección se basa en el principio de que el valor genético promedio de individuos selectos será superior al valor promedio de la población. La ganancia genética a ser obtenida para una característica dada es función de: a) la heredabilidad $\{h^2\}$; b) de la variación en la misma que exista en la población donde se realiza la selección (Wright, 1976). En consecuencia, los valores de cría se consideran relativos en lugar de absolutos, comparados con la media de la población. Las evaluaciones de progenie permiten estimar los valores de cría de los progenitores (también llamados valores genéticos parentales) y de los individuos (valores genéticos individuales), facilitando así la identificación y selección de las familias y los individuos más sobresalientes dentro de la población de selección (West, 2006).

Independientemente del método de selección, es crucial decidir cuántos individuos seleccionar. Una selección más intensiva, con menos individuos, aumenta el valor de cría promedio y las ganancias genéticas en la descendencia. No obstante, una mayor intensidad de selección también restringirá el rango de genotipos representados entre los descendientes y reducirá drásticamente la base genética del PMG. Esto podría tener limitantes en las oportunidades para una selección posterior, especialmente si el objetivo de cría del programa cambia con el transcurso del tiempo, ya que los alelos deseables para algunos rasgos podrían haberse perdido de la población reproductora (West, 2006). Para lograr avances genéticos significativos a través de la selección, es esencial que exista una amplia variabilidad en la característica de interés dentro de la población y una alta variabilidad genética en general. Cuando se intenta seleccionar para múltiples características simultáneamente, la intensidad de selección suele disminuir, resultando en menores mejoras genéticas para cada característica en estudio. Por lo tanto, es fundamental identificar y concentrarse en las

variables de mayor importancia para maximizar las ganancias genéticas (Eldridge et al., 1994).

Según Zobel y Talbert (1994), los métodos de selección son variados, dependiendo de la variación genética de la población, es el método que se selecciona. El método más utilizado al comienzo de los programas de mejoramiento forestal es el de selección masal. Este método se caracteriza por seleccionar individuos con base solamente en sus fenotipos, es por ello, que este método de selección funciona mejor para características altamente heredables. Cuando se dispone de tiempo para establecer el programa se puede establecer pruebas genéticas de progenie y selección dentro de las familias para iniciar huertos semilleros.

Las metodologías de selección de árboles son generalmente modificadas y adaptadas en cada programa de mejoramiento forestal, desarrollando su propio enfoque, según la especie, las características del rodal o de la población, los objetivos específicos y los recursos disponibles. No obstante, la mayoría de estos métodos son variaciones, modificaciones o combinaciones de dos o tres métodos generales. Esto asegura que los árboles se midan con un criterio uniforme, lo cual es fundamental en trabajos cooperativos o asociativos, donde un árbol plus seleccionado y evaluado mediante un método estándar se convierte en una unidad de valor o de intercambio. A continuación, separaremos los métodos de selección en dos grandes grupos:

1. Métodos de selección para poblaciones sin diseño experimental

Dentro de este método de selección encontramos:

- Selección masal: Este método se basa exclusivamente en los fenotipos de los individuos, sin considerar datos sobre el rendimiento de sus ancestros, progenies y otros individuos seleccionados. La selección masal es más efectiva para características con alta heredabilidad, donde el fenotipo es un buen indicador del genotipo. Este método se utiliza principalmente cuando el parentesco no se conoce, como en plantaciones comerciales donde se seleccionan individuos basados en sus características observables (Zobel & Talbert, 1994).
- Método de árboles de comparación: Tal como menciona Ipinza et al. (1998), este método implica comparar el árbol candidato con sus vecinos para las características objeto de mejoramiento, generalmente dentro de un radio de 10 a 20 metros. Se utiliza un formulario de campo para registrar las medidas o puntajes de los árboles vecinos y del candidato. Posteriormente, se calcula el diferencial de selección o el puntaje final del árbol candidato, basado en su superioridad sobre los árboles de comparación. Presentando este método ventajas tales como elimina el efecto de

diferencia de edad (compara árboles de la misma edad), minimiza las diferencias de sitios (compara árboles vecinos) y aumenta tanto la heredabilidad como las ganancias genéticas.

Este método se emplea comúnmente en plantaciones coetáneas, utilizando árboles vecinos como testigos, asumiendo que, debido a la baja variación ambiental, las diferencias fenotípicas resultan de sus genotipos. Generalmente, la población base está formado por un conjunto de poblaciones, o rodales, incluyendo todos los árboles, los cuales pasan por una evaluación inicial fenotípica. Los árboles sobresalientes se seleccionan como candidatos y luego se comparan con sus vecinos más cercanos. El diferencial de selección, en este caso, estima la diferencia entre la media de los árboles seleccionados y de los árboles vecinos (testigos) incluidos en la evaluación fenotípica.

2. Métodos de selección para poblaciones de base establecidas con diseño experimental

En los ensayos genéticos forestales, uno de los objetivos del diseño experimental es posibilitar la evaluación de las diferencias genéticas reales entre familias, asimismo poder descomponer los efectos del ambiente y de la genética sobre la expresión del fenotipo (Zobel & Talbert, 1994). Dado que el valor fenotípico de las características de interés depende de factores genéticos y de factores ambientales, para lograr una adecuada evaluación de las diferencias genéticas entre familias, los factores ambientales deben ser controlados y mantenidos lo más constantes posible para todas las familias incluidas en el ensayo. El control de los factores ambientales es difícil de lograr, dado que el experimento debe desarrollarse en condiciones de terrenos forestales y bajo condiciones de manejo similares a las aplicadas operacionalmente (Balocchi & De Veer, 1994). La variación ambiental presente en el área de ensayo debe ser considerada en el diseño con la finalidad de evaluar adecuadamente las diferencias genéticas entre familias. Además, las plantaciones forestales se efectúan en diferentes años y en diferentes sitios; por lo tanto, estos factores deben ser considerados en la planificación de los diseños (Bridgwater et al., 1983).

La elección del diseño experimental en ensayos genéticos forestales es relativamente sencilla y depende de tres factores clave: la variabilidad del sitio, el tamaño del ensayo y el número de parcelas necesarias. Además, es importante tener en cuenta el número de árboles en cada parcela y su tamaño (Balocchi & De Veer, 1994; Bridgwater et al., 1983). Según estos autores, existen tres tipos principales de diseños experimentales: el diseño completamente al azar, el diseño de bloques al azar y el diseño de bloques incompletos (Zobel & Talbert, 1994).

En el diseño completamente al azar, las repeticiones de cada tratamiento se asignan aleatoriamente dentro del área del ensayo. La unidad básica es la unidad experimental o parcela, que representa un tratamiento en una repetición y puede estar compuesta por uno o varios individuos (Balocchi & De Veer, 1994). Este diseño es fácil de analizar

estadísticamente y es eficaz cuando el área de prueba es muy uniforme. Sin embargo, debido a la falta de uniformidad habitual en los sitios forestales, este diseño puede no ser ideal, ya que puede aumentar el error al evaluar muchas familias. Esto se debe a que en los ensayos genéticos se prueban habitualmente muchos materiales (familias, clones, orígenes), lo que hace que el ensayo sea relativamente grande y dificulta encontrar áreas suficientemente homogéneas.

El diseño de bloques al azar, descrito por Balocchi y De Veer (1994), asigna los tratamientos al azar dentro de bloques o repeticiones. Cada bloque se diseña para minimizar la variación ambiental. Es el diseño más comúnmente utilizado en ensayos genéticos forestales, ya que ajusta estadísticamente las diferentes condiciones ambientales y asegura que los miembros de una familia estén expuestos a distintos ambientes dentro del ensayo, reduciendo así la variación ambiental dentro de los bloques (Cochran & Cox, 1990). Este diseño ofrece mayor precisión estadística que el diseño completamente al azar porque permite separar las diferencias ambientales de las variaciones genéticas dentro y entre familias (Zobel & Talbert, 1994).

El diseño de bloques incompletos se emplea cuando es necesario evaluar un gran número de familias o cuando el tamaño de los bloques debe mantenerse lo más pequeño posible debido a una alta variabilidad ambiental (Balocchi & De Veer, 1994; Friedman & Namkoong, 1986). Según Zobel y Talbert (1994), este diseño utiliza repeticiones (bloques) de tamaños iguales, pero cada bloque no contiene todas las familias o clones en prueba, sino solo una parte, distribuyéndose hasta que todas estén incluidas en el ensayo. La principal ventaja de este diseño es que reduce el tamaño de los bloques, aumentando la precisión al disminuir la variación ambiental dentro de ellos.

Los bloques incompletos son más eficientes que los bloques completos cuando se utiliza un gran número de familias, ya que se evita que el tamaño del bloque crezca excesivamente. Sin embargo, su establecimiento y análisis es más complejo, y en algunos casos puede ser difícil comparar familias de diferentes bloques incompletos. Además, el desbalance en el diseño, causado por la pérdida de individuos o parcelas completas, o por un número desigual de repeticiones por familia, puede aumentar la complejidad del análisis estadístico en los diseños de bloques incompletos.

Es crucial establecer criterios claros para la distribución del material en el ensayo, tales como el número de sitios de prueba, el tipo y tamaño de las parcelas, y el número de repeticiones por familia en cada sitio. Estos factores afectan directamente la eficiencia de la estimación de los parámetros genéticos y las medias familiares (Bridgwater et al., 1983). Por otro lado, realizar ensayos en múltiples sitios es esencial tanto por razones prácticas como científicas. Repetir el ensayo en al menos dos localidades minimiza el riesgo de pérdida de material o datos si uno de los sitios se ve afectado por factores naturales. Además, la interacción genotipo-ambiente, común en especies forestales, puede generar errores

significativos si no se maneja adecuadamente, ya que puede confundirse con efectos genéticos y conducir a una sobreestimación de la heredabilidad y las correlaciones genéticas (Bridgwater & Stonecypher, 1978).

3.5 Prueba de progenie

Según Burdon y Shelbourne (1971) y Zobel y Talbert (1994), los ensayos de evaluación genética tienen varios objetivos, entre los que se incluyen: la evaluación de progenitores mediante pruebas de progenie, la estimación de parámetros genéticos, la producción de una población base para el siguiente ciclo de selección y cruzamiento, la demostración de ganancias genéticas, y la generación de semilla mejorada (Burdon & Shelbourne, 1971; Zobel & Talbert, 1994). En este contexto, la prueba de progenie es fundamental, ya que define la estructura del experimento, por lo que se explicará con mayor detalle a continuación.

Las pruebas de progenie son el método más eficaz para evaluar el valor genético de los progenitores seleccionados. Estas pruebas permiten identificar progenitores que producen descendencia con una expresión fenotípica deseable, así como discernir si esta expresión se debe a factores genéticos aditivos, no aditivos o ambientales. Además, si los progenitores ya están establecidos en un huerto semillero, es posible realizar raleos para conservar únicamente los genotipos superiores. En los programas iniciales, es común observar grandes diferencias entre las progenies (Zobel & Talbert, 1994).

La elección del diseño de cruzamiento entre los individuos de la población base es una decisión central en el programa de evaluación genética (Van Buijtenen, 1983). El tipo, número y tamaño de las distintas progenies que se generen dependen de estos diseños de cruzamiento, lo que a su vez afecta la información genética que se puede obtener de los ensayos de campo. Esta información es crucial para evaluar a los progenitores, estimar parámetros genéticos y contar con el material adecuado para las futuras generaciones de selección.

Aunque los ensayos de evaluación genética pueden tener varios objetivos, es raro que un solo diseño de evaluación cumpla adecuadamente con todos ellos. Por ello, es esencial seleccionar el diseño apropiado para cada objetivo y, en algunos casos, desarrollar diseños complementarios que satisfagan múltiples objetivos simultáneamente. Según Zobel y Talbert (1994), los diseños de cruzamiento se dividen en dos grupos: medios hermanos (donde solo se conoce un progenitor, la madre) y hermanos completos (donde se conocen ambos progenitores). Entre los diseños de medios hermanos, los más comunes son la polinización libre y la policruza.

La policruza se caracteriza como un método de polinización controlada en el cual el polen de un grupo de individuos conocidos se mezcla y se utiliza para polinizar a los progenitores femeninos. A pesar de ser un método de polinización controlada, las familias resultantes son de medios hermanos, ya que solo se conoce el progenitor materno. La polinización libre, por su parte, es la forma más sencilla y económica de generar una nueva progenie, ya que ocurre de manera natural. Ambos diseños permiten estimar la aptitud combinatoria general (ACG) de los padres y los parámetros genéticos relacionados con la varianza aditiva, pero no permiten estimar la aptitud combinatoria específica (ACE) ni la varianza no aditiva.

Los diseños de hermanos completos, en cambio, permiten estimar adecuadamente tanto la ACG como la ACE y los componentes de varianza, tanto aditiva como no aditiva. Sin embargo, este tipo de cruzamiento presenta el inconveniente de requerir una gran cantidad de cruza controladas para generar un número suficiente de familias no emparentadas genéticamente, las cuales se utilizarán en los siguientes ciclos de selección.

Un riesgo asociado con el uso de familias de medios hermanos en los diseños de cruzamiento es el aumento de la endogamia si se emplean para la selección en generaciones futuras, ya que no se conoce la relación genética entre las familias. Burdon y Shelbourne (1971) describen un diseño clásico de policruza y sus posibles modificaciones para mitigar este problema. Por otro lado, el principal inconveniente del diseño de polinización abierta es que el progenitor que aporta el polen no se selecciona, lo que reduce las ganancias del proceso de selección. En contraste, en el diseño de hermanos completos, se conocen ambos progenitores de la progenie, lo que permite una mejor evaluación genética (Zobel & Talbert, 1994).

3.6 Parámetros Genéticos

Los parámetros genéticos, derivados del análisis de las pruebas de progenie, son fundamentales para entender la contribución de los factores genéticos en la variación fenotípica de una población. Estos parámetros se utilizan para evaluar el potencial de mejoramiento y la respuesta a la selección en programas de mejoramiento genético. La heredabilidad se refiere a la proporción de la variación en una población que puede atribuirse a diferencias genéticas entre individuos, y es un parámetro clave para determinar el grado de parentesco entre ellos (Falconer, 1989; Zobel & Talbert, 1994). Existen dos tipos principales de heredabilidad: la heredabilidad en sentido amplio (H^2) y la heredabilidad en sentido estricto (h^2). La heredabilidad en sentido amplio se expresa mediante la siguiente ecuación:

$$H^2 = \frac{\sigma^2_{Ga} + \sigma^2_{Gna}}{\sigma^2_{Ga} + \sigma^2_{Gna} + \sigma^2_A} \quad (ec. 4)$$

Esta relación marca la importancia relativa del genotipo como determinante del valor fenotípico. Por otro lado, la heredabilidad en sentido estricto (h^2) indica la proporción de la variación fenotípica que se debe a la variación genética heredada por los parientes. Esto permite evaluar los cambios evolutivos en la población y su respuesta a la selección (De Resende et al., 2018). Valores altos de heredabilidad sugieren una mayor influencia genética, mientras que valores bajos reflejan un impacto mayor del medio ambiente en la expresión del fenotipo. Esto resalta la importancia de la varianza genética dentro de la población y ayuda a determinar si hay una alta o baja variación entre los individuos, lo que influye en la selección final de los mismos. Los valores bajos de heredabilidad requieren una selección más precisa debido a la fuerte influencia ambiental, y pueden ser descritos conceptualmente mediante la siguiente ecuación:

La metodología descrita en esta sección está relacionada con el tercer objetivo específico de esta tesis, indicado el apartado 1.1.2. La determinación de los progenitores y de los individuos de la prueba de progenie que formarán la población seleccionada será realizada con base en el ranking presentado como resultado de los análisis del Selegen. Para esto, se realizará la selección en dos niveles: 1) familias; 2) individuos. La selección de las familias corresponde a la definición de los progenitores superiores (madres) que dan origen a la prueba de progenie, mientras que la selección de individuos se refiere a la determinación de los árboles superiores (hijos) presentes en la prueba de progenie. La definición de las familias superiores será realizada buscando: i) maximizar la ganancia genética para el volumen individual de la progenie; ii) mantener una base genética con un tamaño efectivo poblacional (N_e) igual a 50 (Da Costa et al., 2000; Pereira & Vencovsky, 1988). Para el primer caso se buscará el conjunto de familias, que resulten en el mayor progreso genético (PG), considerando el diferencial de selección (DS), la heredabilidad (H) y las ganancias genéticas (GG). En el segundo, de la totalidad de las 119 familias evaluadas, se considerarán las 50 mejores rankeadas con base en el volumen promedio de sus progenies ($m^3 \text{ árbol}^{-1}$). El mantenimiento de un $N_e = 50$ asume que no existe parentesco entre las familias evaluadas. A su vez, la selección de individuos (genotipos de la prueba de progenie) será realizada acorde a su ranking de volumen, manteniendo: i) los mejores 20 genotipos, buscando maximizar el PG; ii) una base genética poblacional con $N_e = 50$ para los genotipos superiores.

$$h^2 = \frac{\sigma^2_{Ga}}{\sigma^2_{Ga} + \sigma^2_{Gna} + \sigma^2_A} \quad (\text{ec. 5})$$

La heredabilidad mide la correspondencia entre el valor fenotípico y el valor genético, con un rango de 0 a 1. Valores cercanos a 0 indican una fuerte influencia ambiental, mientras que valores cercanos a 1 reflejan un fuerte control genético. En términos generales, la heredabilidad expresa hasta qué punto los fenotipos de la descendencia están determinados por los genes transmitidos por los padres (Falconer & Mackay, 1996), o, en otras palabras,

qué proporción de la variación total observada se explica por la variación genética en la población.

Otro estimador clave de la mejora en el proceso de selección es el diferencial de selección, que se refiere a la diferencia entre la media fenotípica de los individuos escogidos como progenitores y la media fenotípica de la población total antes de la selección. Este concepto es crucial, ya que está estrechamente relacionado con la ganancia genética: un mayor diferencial de selección proporciona una mayor oportunidad para obtener mejoras significativas en la población (Pastrana, 2011).

La ganancia genética se manifiesta cuando se observa una mejora en los valores de los rasgos en una población seleccionada en comparación con la población original. Esta mejora depende de varios factores clave. La variabilidad genética, por ejemplo, constituye la base para cualquier selección efectiva, mientras que la precisión en la estimación de los valores genéticos está influenciada por la heredabilidad. Además, la intensidad de selección, que mide la diferencia entre la media fenotípica de la población y el promedio de los individuos seleccionados, también influye en la magnitud de la ganancia genética alcanzable en un programa de mejoramiento (Pastrana, 2011).

Por otra parte, las correlaciones genéticas entre características reflejan el grado en que el cambio en una característica influye en el cambio de otra. Estas correlaciones son esenciales para evaluar la respuesta a la selección indirecta, que se produce cuando se selecciona una característica con el objetivo de mejorar otra característica relacionada (Zobel & Talbert, 1994).

El análisis de los datos fenotípicos obtenidos a partir de la evaluación de pruebas de progenie se realiza utilizando diferentes modelos estadísticos. Estos modelos, herramientas clave en la descomposición de los efectos genéticos y ambientales, mejoran el proceso de selección de los progenitores en los programas de mejoramiento genético (PMG).

3.7 Análisis y Estimación de Parámetros Genéticos

El análisis de los datos fenotípicos obtenidos de la evaluación de pruebas de progenie puede llevarse a cabo utilizando diferentes modelos estadísticos. Estos modelos son herramientas clave para la descomposición de los efectos genéticos y ambientales, lo que mejora el proceso de selección de los programas de mejoramiento genético (PMG).

El uso de modelos mixtos, combinado con estrategias de genética cuantitativa, permite obtener alta precisión y eficiencia en la estimación de los parámetros genéticos de las pruebas de progenie (De Resende & Rosa-Perez, 1999). Estos modelos descomponen la

varianza fenotípica en efectos fijos, que son controlados mediante el diseño experimental, y efectos aleatorios, que varían a lo largo de los tratamientos establecidos (Christ, 2009).

El ajuste de modelos lineales mixtos se realiza comúnmente utilizando métodos que emplean funciones de máxima verosimilitud (ML) y máxima verosimilitud restringida (REML). La ML es tradicionalmente utilizada para datos de pruebas de progenie que involucran un número reducido de familias, genotipos u otras fuentes de variación genética, así como para experimentos balanceados, donde los bloques presentan un igual número de repeticiones y/o parcelas (Searle et al., 1992). En cambio, los REML optimizan la estimación de parámetros al maximizar la probabilidad para la distribución de los residuos del modelo, lo que ayuda a reducir sesgos de correlación entre los efectos fijos y los componentes de la varianza.

Una vez que se ajustan los modelos estadísticos adecuados a un diseño experimental específico para las pruebas de progenie, es posible descomponer la varianza fenotípica de las características de interés en sus respectivos efectos genéticos y ambientales. Esto conecta los modelos genéticos conceptuales con modelos estadísticos de aplicación empírica. La aplicación de modelos mixtos en el análisis estadístico de datos de pruebas de progenie implica la estimación de la varianza y covarianza de cada uno de los efectos y niveles declarados en el modelo (De Resende & Rosa-Perez, 1999).

Con base en estos indicadores, se puede obtener el mejor estimador lineal no sesgado (BLUE) para los efectos fijos y el mejor predictor lineal no sesgado (BLUP) para los efectos aleatorios. Mediante el ajuste de modelos utilizando las funciones de ML y REML, se logra combinar estimadores y predictores que minimizan la variación de los datos, reduciendo así el error del modelo (Mora & Arnhold, 2006; Mora et al., 2005).

En el análisis de una prueba de progenie, se asume que el efecto de la genética (familias, orígenes, procedencias) actúa como una fuente de variación aleatoria, ya que cada individuo presenta una variación genética de naturaleza desconocida o no controlable. Los efectos genéticos pueden ser conocidos ajustando los BLUP. Para otros componentes de esta modalidad de ensayos genéticos, como los bloques y las parcelas, se obtienen BLUE, permitiendo estimar sus promedios a partir de la distribución poblacional (Perret et al., 2007).

3.7.1 Uso de SELEGEN en procesos de selección genética

El software selegen -REML/BLUP es un sistema estadístico para la selección genética que utiliza modelos lineales mixtos, habiendo sido creado en asociación con la mejora de las metodologías de selección genética a partir del análisis matemático y estadístico de datos de experimentos de campo (De Resende & Rosa-Perez, 1999).

En general, un análisis estadístico completo implica las siguientes cuatro actividades: la estimación de componentes medios, la estimación de componentes de la varianza, la realización de pruebas de hipótesis e inferir sobre la exactitud y precisión de la estimación/predicción. En el contexto de los modelos mixtos, la realización de estas actividades implica la predicción BLUP, mediante el método de estimación REML, el cálculo de la desviación, la precisión de la predicción y la varianza del error de predicción. A su vez, permite la estimación de los efectos de los progenitores, de los individuos en la prueba de progenie, de las parcelas, de los bloques y del error, lo cual se puede obtener de manera eficiente utilizando el software Selegen.

4 MATERIALES Y MÉTODOS

4.1 Caracterización del área de estudio

La prueba de progenie en estudio se instaló en la Estación Experimental "Prof. Bernardo Rosengurt" (Bañado de Medina), que pertenece a la Facultad de Agronomía de la Universidad de la República (UdelaR). Esta estación se encuentra en el departamento de Cerro Largo, ubicada sobre la Ruta 26, Km. 408, en la 6ta Sección Policial, a 28 km de la ciudad de Melo. Las coordenadas geográficas de la EEER son 32°35' latitud sur y 54°15' longitud oeste, a una altitud de 94 metros sobre el nivel del mar.

El sitio de instalación de la prueba de progenie presenta una asociación de suelos clasificados dentro del grupo 13.32 (Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca [MGAP], s.f.). El primer grupo de suelos pertenece a la unidad Cuchilla de Mangueras (Durán, 1976), y está dominado por Acrisoles Ócricos y Argisoles Dísticos, que tienen una fertilidad de baja a muy baja. El segundo grupo de suelos se ubica en la unidad Zapallar, también según la misma carta de suelos, y está compuesto por Luvisoles Melánicos y Luvisoles Úmbricos, igualmente de baja a muy baja fertilidad. Ambos tipos de suelos tienen como base geológica areniscas rojas de la formación Yaguarí

Con respecto al clima, Uruguay se encuentra entre los 30 y 35 grados de latitud sur, en una zona subtropical templada (Centro de Investigaciones Agropecuarias Alberto Boerger [CIAAB], 1971). Los datos obtenidos a continuación sobre la zona de estudio fueron recabados de la Dirección Nacional de Meteorología (Dirección de Climatología y Documentación), correspondientes a la estación meteorológica instalada en la ciudad de Melo (Instituto Uruguayo de Meteorología [INUMET], 2020). Se basan en datos históricos climatológicos entre los años 1991-2020 y en el estudio realizado por el Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria, sobre la caracterización agroclimática del Uruguay (Giménez, 2014).

Las variables climáticas consideradas en este punto fueron: precipitación anual; temperaturas mínimas media, máxima media, máxima y mínima absolutas para el período y promedio; humedad relativa anual, heliofanía real; heladas.

La temperatura media anual es de 17,8°C, con una temperatura máxima media de 23,7°C y una mínima de 11,8°C. Las temperaturas máximas y mínimas absolutas del período se registraron en los meses de diciembre, con 41,3°C, y en junio, con -6,4°C. Según el estudio del INIA, la humedad relativa del aire promedio en el país presenta una variación espacial con una tendencia en dirección noroeste-sureste, encontrándose la zona de estudio sobre la isólinea del 76%. La heliofanía real presenta una variación mínima, con una tendencia

creciente sureste-noreste, siendo los valores medios de horas de insolación diaria sobre el país de 7 horas.

Las precipitaciones son homogéneas a lo largo del año, pero con gran variación entre años. Los valores medios de precipitación acumulada anual en el país se sitúan entre 1200 y 1600 mm, con un acumulado medio anual, y la prueba de progenie se encuentra sobre la isolínea de los 1400 mm. Según los registros obtenidos, se observó que la zona presenta precipitaciones totales medias de 1414,1 mm anuales, registrándose 87 días con precipitaciones ≥ 1 mm. El período de heladas agrometeorológicas (o sobre césped) en la zona abarca los meses de mayo a octubre, registrándose mensualmente un promedio de 2 a 5 heladas, siendo más frecuente la ocurrencia de heladas en julio, situándose sobre la isolínea de 35 días anuales en cuanto a la frecuencia promedio de heladas.

4.1.1 Descripción de la Prueba de Progenies

La Prueba de Progenies en estudio fue establecida en el marco del proyecto "Selección y Evaluación de Árboles Superiores e Introducción y Evaluación de Especies de *Eucalyptus*". El mismo fue realizado como parte de una línea de investigación desarrollada conjuntamente por el Programa Nacional Forestal del Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (INIA) y la Facultad de Agronomía de la Universidad de la República (UdelaR), dentro del marco del Fondo de Promoción de Tecnología Agropecuaria (FPTA). Durante el año 1992, fueron seleccionados en plantaciones comerciales y ensayos de introducción, 113 árboles superiores de *E. grandis*, poniendo énfasis en la diversidad genética de los bosques usados para tal fin (Escudero et al., 1994).

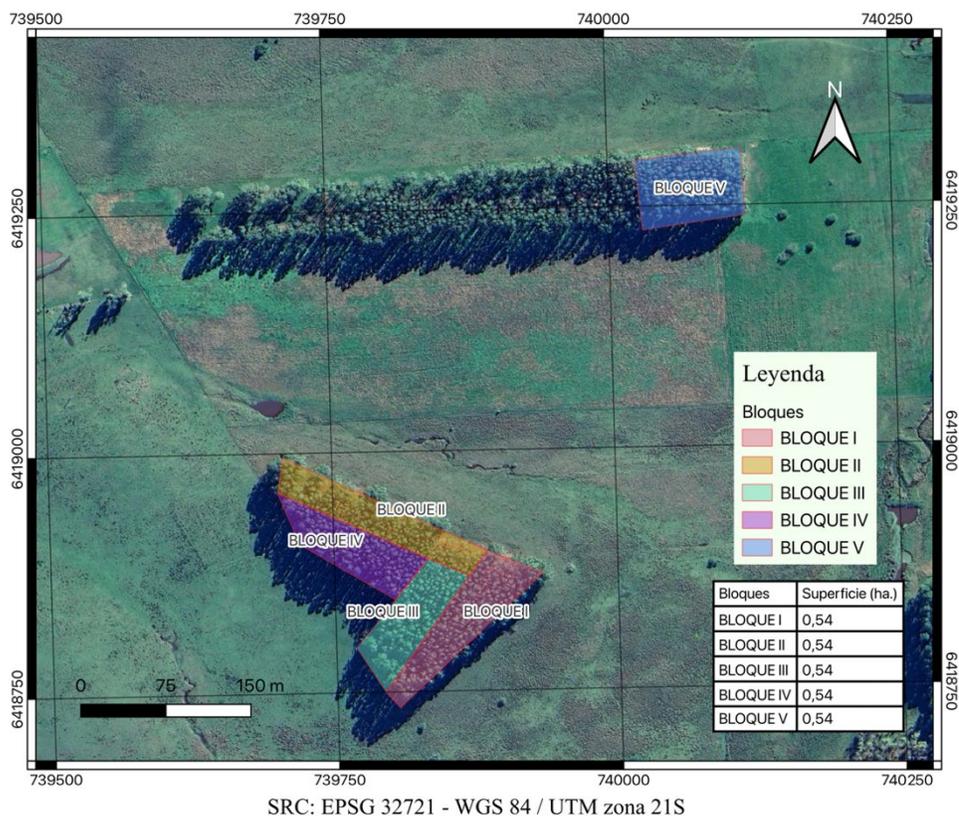
El criterio fue seleccionar árboles superiores de *E. grandis* según características fenotípicas, y obtener semillas para instalar pruebas de progenies en distintos sitios del Uruguay. Con este material, el INIA estableció tres pruebas de progenie en las zonas 7, 8 y 9 de CIDE. Además, el Departamento Forestal de la Facultad de Agronomía instaló una prueba de progenies en la Estación Experimental de Bañado de Medina y otra en el Centro Forestal No. 2 "El Carmen" de Caja Bancaria (Pardo, 2004).

4.1.2 Descripción del Ensayo

El ensayo fue diseñado como un Bloque Completo al Azar (DBCA), que incluyó 119 familias de *Eucalyptus grandis* distribuidas en 9 bloques, de los cuales 4 se ubicaron en un sitio y 5 en otro (Figura 6). Cada bloque albergó todas las familias, que se distribuyeron aleatoriamente en parcelas con 5 medios hermanos por cada una. Se evaluaron 113 familias, mientras que 6 fuentes de semillas comerciales se utilizaron como controles (Ver Anexo G).

Figura 6

Localización de los bosques del ensayo bajo estudio en la Estación Experimental Prof. Bernardo Rosengurtt



Nota. Adaptado de Google (2025).

Las plantas fueron producidas en la Estación Experimental Bernardo Rosengurtt (EEBR), ubicada en el departamento de Cerro Largo. La siembra de los almácigos se realizó el 26 de marzo de 1993, con el repique de plántulas en envases de polietileno de 8 x 15 cm a comienzos de mayo (Pardo, 2004). La preparación del suelo incluyó un laboreo total, con una pasada de arado y dos de excéntrica, realizadas un mes antes de la plantación. La plantación se efectuó entre el 27 de octubre y el 7 de noviembre de 1993, utilizando técnicas de palas Michigan y alambres plantadores, con un espaciamiento de 3 x 3 metros. La superficie total del ensayo fue de 4,82 ha, fraccionada en dos sitios: 2,14 ha para los bloques del I al IV y 2,68 ha para los bloques del V al IX (Pardo, 2004).

Originalmente, el ensayo consistía en un total de 5355 árboles. Sin embargo, debido a pérdidas ocurridas durante el período post-plantación por diversas causas, el número de observaciones cuantificadas se redujo a 4,029, según los estudios realizados por Pardo en 2004. A partir de los datos recabados en 2024 y estableciendo un criterio de dataset que se

describirá a continuación, se seleccionaron los bloques I al V del ensayo. Este número se redujo a 1589 individuos debido a factores climáticos, lo que resultó en un diseño en bloques completos al azar (DBCA) desbalanceado. Los criterios de selección de bloques e individuos se detallan a continuación.

4.2 Medición de caracteres

4.2.1 Caracteres cuantitativos

La metodología descrita en esta sección está relacionada con el primer objetivo específico de esta tesis, indicado el apartado 1.1.2. En el ensayo, se midieron directamente tres variables dasométricas: el Diámetro a la Altura del Pecho (DAP), la altura total y la altura de quebradura de fuste. Para la recolección de estas mediciones, se utilizaron una cinta diamétrica y un Haglöf EC II.

La metodología de relevamiento consistió en medir todos los individuos presentes en el ensayo. A partir de los datos recopilados en campo, se calcularon el Área Basal (Ecuación 6), el Volumen Real Individual (Ecuación 7) y el Incremento Medio Anual a los 31 años (Ecuación 8).

Para el cálculo del volumen real, se utilizó arbitrariamente un factor de forma de 0,4, según un estudio realizado sobre la productividad de diferentes especies de *Eucalyptus* en suelos de areniscas de Tacuarembó y Rivera (Balmelli & Resquín, 2006). En dicho estudio, se estableció que el factor de forma para *Eucalyptus grandis* es de 0,4 en poblaciones de 11 y 13 años. Dado que el factor de forma es una variable que resulta de la relación entre el volumen real y el volumen del cilindro, considerando la altura del árbol y su área basal, este está directamente influenciado por la calidad del sitio forestal. En este sentido, el índice de sitio se determina a partir de la altura media dominante de una población coetánea y homogénea (Prodan et al., 1997). Esta decisión se tomó debido a que uno de los objetivos principales de este trabajo es evaluar la variabilidad existente entre familias y árboles individuales, así como establecer parámetros genéticos del ensayo. Dado que calcular un factor de forma específico para cada clase diamétrica excede los objetivos del estudio, se decidió considerar este factor como una constante a lo largo de todo el ensayo.

$$AB (m^2 \text{ árbol}^{-1}) = \frac{DAP^2 \times \pi}{4} \quad (\text{ec. 6})$$

$$Volumen (m^3 \text{ árbol}^{-1}) = AB (m^2) * Ht (m) * ff \quad (\text{ec. 7})$$

$$IMA_{31} (m^3/año) = \frac{Volumen}{Edad} \quad (\text{ec. 8})$$

AB: Área basal ($m^2 \text{ árbol}^{-1}$), **DAP:** Diámetro a altura de pecho, **Ht (m):** Altura total, **ff:** Factor de forma, **IMA31 ($m^3/año$):** Incremento medio anual a los 31 años.

4.3 Estimación de parámetros genéticos

Considerando que la prueba de progenie presenta niveles de mortalidad relativamente elevados, con pérdidas de árboles mayoritariamente ocasionadas por factores ambientales, consecuentemente la población remanente presenta elevada heterogeneidad. Debido a esto, se estableció una serie de criterios para la inclusión de bloques e individuos en el análisis genético de este ensayo. Los criterios establecidos fueron:

- 1- Inclusión de bloques en el análisis = de los 9 bloques originales formando la prueba de progenie, se consideraron apenas aquellos que presenten una sobrevivencia mayor al 40%;
- 2- Inclusión de individuos de los bloques seleccionados en el análisis: se filtraron los individuos que presentaron DAP mayor a la media poblacional más 2 veces la desviación estándar de la población, los cuáles fueron manualmente identificados en el croquis. En el caso de que alguno de estos individuos estuviese en el borde del ensayo, el mismo no fue considerado en el análisis, asumiendo que la sobre expresión del DAP fuera decurrente del ambiente, una vez que el ensayo no presenta filas externas a las parcelas de borde;
- 3- Selección de individuos: Entre los individuos seleccionados al final del proceso de análisis de la prueba de progenie, no se incluyeron árboles con una falta de competencia en su entorno, es decir, aquellos con más de cuatro faltantes en su entorno, lo que representaría más del 50% de los competidores aledaños.

El análisis estadístico de los datos fenotípicos obtenidos fue realizado usando el software Selegen (De Resende, 2007), que permite la estimación de los parámetros genéticos para las familias e individuos de la prueba de progenie utilizando modelos lineales mixtos (ecuación 1). Este análisis permite la obtención del mejor predictor lineal no sesgado (BLUP) a partir de la función de máxima verosimilitud restringida (REML).

$$Y = X_r + Z_g + W_p + \varepsilon \quad (\text{ec. 9})$$

En donde Y es el vector de los datos fenotípicos observados, r es el vector del efecto fijo de las repeticiones sumados a la media general, g es el vector del efecto genético aleatorio de la familia y de los individuos, p es el vector del efecto aleatorio de las parcelas y ε el vector de los residuos. Las letras X , Z y W representan las matrices de incidencia de los referidos efectos. El ajuste del modelo mixto y la obtención del BLUP permite la estimación de los siguientes componentes de varianza y parámetros genéticos: varianza genotípica, entre parcelas, residual y fenotípica individual, heredabilidad en el sentido amplio y estricto, precisión de las estimaciones, coeficientes de varianza individual, entre familias y ambiental.

4.4 Selección de familias e individuos

$$DS = PS - \mu \quad (\text{ec. 10})$$

$$GG = DS \times H^2 \quad (\text{ec. 11})$$

$$PG = \frac{GG}{\mu} \times 100 \quad (\text{ec. 12})$$

DS: Diferencial de selección, **GG:** Ganancia genética, **PG:** Progreso genético, **μ :** Media de la población seleccionada, **H^2 :** Herabilidad en sentido amplio.

5 RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En este capítulo se presentan y analizan los resultados obtenidos en función de los objetivos específicos planteados. En primer lugar, se describen las variables dasométricas mensuradas, que permiten evaluar el crecimiento de las familias de *Eucalyptus grandis* en la prueba de progenie en estudio. A continuación, se exponen los indicadores de genética cuantitativa estimados, los cuales facilitan una selección eficiente de los materiales genéticos evaluados. Por último, se discuten las propuestas para la incorporación de individuos destacados en poblaciones destinadas a propagación y mejoramiento, relacionando los resultados con las metodologías aplicadas y los objetivos del estudio.

5.1 Caracteres dasométricos del ensayo de progenies

5.1.1 Estado actual del ensayo

En este apartado se presentan los resultados del estado actual del ensayo de progenies, reflejados en la densidad de plantación. Como se mencionó anteriormente, el número inicial de árboles en el ensayo era de 5355, mientras que la cantidad esperada en los bloques seleccionados era de 2975 individuos. Sin embargo, el número de individuos remanentes cuantificados fue de 1681, tras lo cual la base de datos fue depurada, quedando un total de 1589 individuos que cumplían con todos los criterios establecidos. Esto representa un promedio de fallas del 56,5% entre los bloques.

Por lo tanto, la densidad inicial del ensayo, que era de 1,111 árboles ha⁻¹, disminuyó a 595 árboles ha⁻¹. El Cuadro N°1 especifica la información sobre la densidad actual de árboles en el ensayo, y detalla el número y porcentaje de fallas por bloque. Para el cálculo de la sobrevivencia, se consideró el total original de 595 árboles por bloque.

Cuadro 1*Densidad de árboles y fallas según bloque del ensayo progenie*

| Bloques | Fallas | Árboles Bloque⁻¹ | Fallas Bloque⁻¹ (%) |
|----------------|---------------|------------------------------------|---------------------------------------|
| I | 272 | 323 | 45,71% |
| II | 342 | 253 | 57,48% |
| III | 299 | 296 | 50,25% |
| IV | 194 | 401 | 32,61% |
| V | 279 | 316 | 46,89% |
| Total | 1386 | 1589 | 46,6% |

A partir del Cuadro N°1 se observa que, entre los bloques seleccionados, el Bloque II presenta el mayor número de fallas, mientras que el Bloque IV es el que muestra el menor porcentaje de fallas por bloque. En relación con los datos recopilados por Pardo (2004) sobre los cinco bloques seleccionados en nuestro estudio, se observa un aumento en el porcentaje de fallas por bloque, de 23,5% a 46,6% en promedio, el cual atribuimos a factores ambientales, principalmente la sequía y el viento.

5.1.2 Variables dasométricas

A continuación, en el cuadro N°2 se presentan los valores individuales promedios (con los respectivos desvíos estándar), mínimos y máximos para las variables de crecimiento estudiadas.

Cuadro 2

Promedio, mínimo y máximo para las variables dasométricas CAP, Ht, DAP, AB, VOL e IMA31

| Variable | Promedio | CV (%) | Mínimo | Máximo |
|---|-----------------|---------------|---------------|---------------|
| Ht (m) | 33,25 ± 7,10 | 21,35 | 4,7 | 51 |
| DAP (cm) | 31,47 ± 7,92 | 25,17 | 6,5 | 62,71 |
| VOL (m ³ arb ⁻¹) | 1,17 ± 0,72 | 61,64 | 0,006 | 5,67 |
| AB (m ² arb ⁻¹) | 0,083 ± 0,041 | 49,40 | 0,0033 | 0,31 |
| IMA 31 años (m ³ árb ⁻¹ año ⁻¹) | 0,038 ± 0,023 | 60,53 | 0,0002 | 0,18 |

Nota. **AB:** Área basal (m² árbol⁻¹), **DAP:** Diámetro a altura de pecho, **Ht (m):** Altura total, **IMA31 (m³/año):** Incremento medio anual a los 31 años, **VOL (m³ arb⁻¹):** Volúmen promedio de árbol.

El volumen total para las 2,7 ha de los bloques considerados en el ensayo fue de 1868,59 m³. En cuanto al volumen por ha, el mismo fue de 692,07 m³, aumentando un 73,73% respecto a la última evaluación registrada en el año 2004. La altura máxima y mínima de los árboles medidos fue de 51 m y 4,7 m, respectivamente, así como la altura fue la variable en que se verificó el menor coeficiente de variación entre las observadas. El DAP promedio de las mediciones realizadas fue de 31,47 cm ± 7,92 cm, y los niveles de variación verificados fueron similares a los obtenidos para la altura. Entre las variables presentadas en el Cuadro N°2, el volumen fue la que presentó el mayor coeficiente de variación, sugiriendo una alta heterogeneidad entre los individuos del ensayo. Por último, el IMA/ha. fue de 12,076 m³ ha⁻¹ año⁻¹. A continuación, el cuadro N°3 resume la información sobre el volumen por bloque y el porcentaje de volumen respecto al total.

Cuadro 3

Valores absolutos y porcentuales para volumen e IMA según bloque

| Bloques | Volumen (m³) | Volumen (%) | Volumen promedio individual (m³ árbol⁻¹) | IMA₃₁ (m³/ha/año) |
|----------------|--------------------------------|--------------------|---|--|
| I | 395,6 | 21,17 | 1,21 | 23,63 |
| II | 299,57 | 16,03 | 1,18 | 17,89 |
| III | 349,35 | 18,7 | 1,18 | 20,87 |
| IV | 412,88 | 22,1 | 1,03 | 24,67 |
| V | 411,19 | 22,01 | 1,3 | 24,56 |

A partir de los datos obtenidos en el Cuadro N°3 y considerando los bloques por separado, los bloques I al IV se encuentran en el mismo sitio, mientras que el bloque V se localiza en un sitio diferente (ver Figura 6). Cabe aclarar que todos los bloques se encuentran dentro del mismo grupo de suelos CONEAT 13.32. Dentro del primer sitio, los bloques I y IV presentan los mayores volúmenes obtenidos; sin embargo, el bloque I muestra un porcentaje de fallas superior (45,71 %) en comparación con el bloque IV (32,61%). El bloque V, por su parte, presenta un volumen total muy similar al del bloque IV, aunque su porcentaje de fallas es considerablemente mayor (46,89% frente a 32,61% en el bloque IV). Aun con niveles contrastantes de sobrevivencia, los bloques I y IV presentan volúmenes totales similares, lo que puede estar asociado a un crecimiento compensatorio de los individuos remanentes en el bloque con menor sobrevivencia, aumentando de esta forma el volumen individual por una menor competencia y mayor disponibilidad de recursos. El mayor espaciamiento entre los individuos resulta en un mayor volumen individual de los árboles (Hébert et al., 2016). En contraste, el bloque IV presenta una mayor competencia entre individuos, lo que se traduce en un menor volumen individual. El siguiente cuadro detalla información de la variable IMA₃₁ según bloques para el ensayo en general.

Según la información recopilada, el ensayo exhibe buenos rendimientos considerando el sitio en el que fue instalado. Estos resultados se comparan con los obtenidos en la Zona 7 de suelos CONEAT, reconocida como la mejor región del país para la forestación, según el mapa elaborado por Uruguay XXI (2021). Esta zona reporta índices de productividad maderera (IMA) más altos para *E. grandis*, con valores entre 27 y 33 m³/ha/año.

En comparación con otros estudios, Pardo (2004) reportó valores de IMA₁₁ de 26,70 m³/ha⁻¹/año⁻¹. Por su parte, Balmelli y Resquin (2006) destacan que la superioridad productiva de *E. grandis* comienza a manifestarse a partir del sexto año, alcanzando su IMA

máximo entre los 10 y 11 años, con valores de hasta 47,3 m³/ha/año. Cabe destacar que el suelo 13.32 presenta limitaciones significativas debido al desarrollo avanzado del horizonte Bt limoarcilloso, caracterizado por una mayor densidad, lo que afecta negativamente el crecimiento de los árboles (MGAP, s.f.).

5.2 Estimación de parámetros genéticos

A continuación, se presentan los valores de los criterios definidos para la inclusión de los individuos en los bloques seleccionados para el análisis.

$$\begin{aligned}\mu + 2DE &= 50,5 \\ \text{DESVIO} &= 9,18 \\ \text{MEDIA} &= 32,13\end{aligned}$$

A continuación, se presentarán la estimación de los parámetros genéticos generales de la prueba de progenie, obtenidos a partir de los análisis generados con el software Selegen.

Cuadro 4

Estimación de parámetros genéticos para volumen de prueba de progenie E. grandis

| Vga | Vparc | Ve | Vf | H2 | h2 | c2parc | h2mp | Acprog | h2ad | CVgi | CVgp | PEV | SEP | Media general |
|-------|-------|-------|-------|-------|-------|--------|-------|--------|-------|-------|--------|-------|-------|---------------|
| 0,082 | 0,021 | 0,404 | 0,507 | 0,162 | 0,169 | 0,041 | 0,474 | 0,688 | 0,132 | 24,17 | 12,085 | 0,011 | 0,104 | 1,186 |

Nota. *E. grandis* de 31 años de edad. **Vga:** varianza genotípica (m³ árbol⁻¹), **Vparc:** varianza ambiental entre parcelas, **Ve:** varianza ambiental, **Vf:** varianza fenotípica individual, **H²:** heredabilidad individual en sentido amplio, **h²:** heredabilidad individual en sentido estricto, **c2parc = c2:** coeficiente de determinación de los efectos de parcela, **h2mp:** heredabilidad media de la prueba de progenie, **Acprog:** Precisión de la selección de la prueba de progenie, **PEV:** varianza del error de predicción de los valores genotípicos, **SEP:** desviación estándar del valor genotípico predicho de los clones, **CVgi%:** coeficiente de variación genética aditiva individual, **CVgp%:** coeficiente de variación residual, **Media general:** media general del experimento.

Según el análisis de los datos de la prueba de progenie, la varianza genética aditiva asumió un valor reducido para el ensayo de forma general, representando sólo el 6,93 % del valor fenotípico promedio de los individuos. Este resultado indica que, para este ensayo, el volumen de los árboles fue mayoritariamente influenciado por el ambiente, presentando un efecto genético aditivo de menor escala. En estudios similares, Vergara (2023) reportó

valores comparables, con una varianza genética aditiva de 0,082 a los 3 años, en un ensayo con híbridos de *Eucalyptus grandis X urophylla hybrid (Eucalyptus urograndis)* de 3 años, ubicados en dos sitios contrastantes localizados en Valencia, departamento de Córdoba, Colombia (De Resende, 1995). Por otra parte, se presentaron valores de heredabilidad individual para una prueba de progenie de polinización abierta de *E. grandis* a los 12 y 24 meses de 0.45 ± 0.06 y 0.23 ± 0.05 , respectivamente, para la variable volumen (Miranda et al., 2015). Dichos valores, de acuerdo con la interpretación de De Resende (1995), son medios, ya que fluctúan entre 0.15 y 0.5, considerándose bajos aquellos inferiores a 0.15. De esta forma, la varianza genética aditiva verificada para la prueba de progenie en análisis presentó resultados compatibles con los reportados en la literatura. Aun así, en este estudio, este parámetro genético fue influenciado por diferentes factores, como: el grado de mejoramiento de los materiales en prueba, los niveles de variación ambiental del área experimental, la edad del ensayo, las tasas de crecimiento y la elevada variación en los niveles de sobrevivencia de las familias incluidas (Silva-Díaz et al., 2018).

Con respecto a la varianza ambiental entre parcelas, este indicador presentó una influencia relativamente baja, representando apenas el 1,77 % del volumen de los individuos, indicando una homogeneidad ambiental entre las parcelas, sugiriendo que el sitio utilizado para la implantación del experimento fue adecuado. Sin embargo, la varianza ambiental general es alta, representando un 34,03 % del promedio de volumen de las progenies, lo que fue exacerbado por los elevados niveles de mortalidad observados, así como por la no inclusión de filas de borde alrededor del ensayo, lo que promueve una mayor heterogeneidad ambiental en el mismo. Finalmente, la varianza fenotípica entre individuos también es elevada, representando un 42,72 % del volumen individual promedio, lo que refleja la heterogeneidad de la población, atribuida al bajo grado de mejoramiento genético de las familias presentes, a la avanzada edad del ensayo, los elevados niveles de mortalidad verificados y a un manejo silvicultural limitado.

A partir de los resultados presentados en el cuadro N°4, se evidencia una significativa variabilidad genética entre los individuos analizados con relación al volumen individual. Esto se refleja en el coeficiente de variación genotípica individual (Cv_{gi}%), que alcanza un valor de 24,1 %, indicando diferencias genéticas relevantes dentro del grupo evaluado. Este valor marca la existencia de variabilidad genética entre los individuos para el parámetro evaluado. Un CV_{gi} alto sugiere mayores posibilidades de obtener ganancias en otros factores genéticos durante la selección de individuos (De Resende, 2016).

Esta variabilidad genética aditiva permitió obtener la heredabilidad en el sentido estricto, que presentó un valor relativamente bajo (0,1622), lo que era esperado para la característica volumen (Balmelli, 2001; De Resende, 1995). Contribuye a la obtención de este valor, la alta mortalidad y el marcado efecto ambiental, así como a la presencia de numerosas familias con un bajo nivel de mejoramiento. Por otro lado, la varianza genética

no aditiva, en la que se incluye los efectos de la epístasis y de dominancia entre locus, no parece tener una relevancia significativa sobre el fenotipo de las progenies evaluadas, debido a que el valor estimado de la heredabilidad en el sentido amplio es muy similar al obtenido para la heredabilidad en el sentido estricto. Los valores del coeficiente de variación confirman la existencia de una elevada variación incluso entre individuos de una misma familia.

Según Vencovsky y Barriga (1992), el coeficiente de variabilidad muestra un alto control genético cuando sus valores se acercan a 1. Por el contrario, los caracteres con baja heredabilidad son más influenciados por factores ambientales, reflejándose en valores cercanos a 0. De acuerdo con la interpretación de De Resende (1995), se considera baja una heredabilidad con valores inferiores a 0,15; media, cuando fluctúa entre 0,15 y 0,5; y alta, cuando supera 0,5. En este contexto, se reportaron valores altos de heredabilidad (0,70) para el volumen en la especie *Eucalyptus urophylla* × *Eucalyptus grandis* (Vergara, 2023). Estas altas heredabilidades podrían estar asociadas a materiales previamente mejorados, así como a la ausencia de mortalidad en sitios muy homogéneos. Por su parte, Balmelli (2001) presentó valores de heredabilidad para el volumen en *E. grandis* que oscilan entre 0,08 y 0,38. En comparación con los resultados obtenidos por Pardo (2004) en la misma prueba de progenie, se reportó un valor de 0,104, con un desvío estándar de 0,026. Esta condición puede estar asociada con el hecho de que, a mayor edad, el efecto genético aditivo de las familias puede haber sido acumulado, haciendo con que las mejores familias se volvieran más dominantes en volumen, aumentando el nivel de explicación que el efecto genético posee sobre el fenotipo.

Es importante considerar que los bajos valores de heredabilidad individual podrían no ser únicamente resultado de un bajo control genético, sino también de la alta variación en el micrositio (diferencias dentro de las parcelas), causada por el gran tamaño de los bloques, resultado de la inclusión de un elevado número de familias en la prueba de progenie. Esta baja heredabilidad podría reflejar una mayor variabilidad entre árboles individuales, más que entre parcelas, debido a que los árboles vecinos presentan diferencias tanto por el microambiente como por su genotipo. La elevada mortalidad acumulado luego de 31 años del ensayo es un factor promotor de las variaciones microambientales. Asimismo, es relevante mencionar que el período de replantación de fallas se realizó fuera de tiempo, lo que pudo haber generado un efecto de dominancia de los árboles más grandes sobre aquellos que no se encontraban en condiciones competitivas equivalentes. Esto habría contribuido a incrementar la variación individual dentro de los bloques (Pardo, 2004).

5.3 Selección de familias e individuos

A continuación, se presentan los resultados del análisis realizado para la totalidad de las familias de la prueba de progenie, incluyendo los valores fenotípicos y los respectivos parámetros genéticos estimados para las 119 familias evaluadas

Cuadro 5
Ranking de familias en la prueba de progenie

| Orden | Familias | Vaf | Vaf Ac. | Vol. Prom. | hf2 | Orden | Familias | Vaf | Vaf Ac. | Vol. Prom. | hf2 |
|-------|----------|--------|------------|------------|--------|-------|----------|---------|------------|------------|--------|
| 1 | 79 | 0.5784 | 0.5784 | 17.646 | 0.0909 | 41 | 1 | 0.0258 | 0.1784 | 13.645 | 0.1579 |
| 2 | 97 | 0.4929 | 0.5357 | 17.218 | 0.0687 | 42 | 40 | 0.0254 | 0.1747 | 13.608 | 0.2161 |
| 3 | 72 | 0.4082 | 0.4932 | 16.793 | 0.0454 | 43 | 16 | 0.0241 | 0.1712 | 13.573 | 0.077 |
| 4 | 7 | 0.4063 | 0.4715 | 16.576 | 0.1313 | 44 | 89 | 0.0234 | 0.1679 | 1.354 | 0.2022 |
| 5 | 4 | 0.3197 | 0.4411 | 16.272 | 0.107 | 45 | 58* | 0.0228 | 0.1646 | 13.507 | 0.2734 |
| 6 | 114 | 0.2756 | 0.4135 | 15.996 | 0.1697 | 46 | 87 | 0.0216 | 0.1615 | 13.476 | 0.2092 |
| 7 | 33 | 0.2664 | 0.3925 | 15.786 | 0.2626 | 47 | 81 | 0.0193 | 0.1585 | 13.446 | 0.2706 |
| 8 | 31 | 0.2522 | 0.375 | 15.611 | 0.0935 | 48 | 78 | 0.0168 | 0.1555 | 13.417 | 0.3039 |
| 9 | 39 | 0.248 | 0.3609 | 1.547 | 0.1271 | 49 | 24 | 0.0162 | 0.1527 | 13.388 | 0.147 |
| 10 | 75* | 0.2325 | 0.348 | 15.341 | 0.2189 | 50 | 47 | 0.0109 | 0.1499 | 1.336 | 0.2911 |
| 11 | 99 | 0.2296 | 0.3372 | 15.234 | 0.1863 | 51 | 100 | 0.0089 | 0.1471 | 13.332 | 0.4033 |
| 12 | 98 | 0.1985 | 0.3257 | 15.118 | 0.1234 | 52 | 67 | 0.0067 | 0.1444 | 13.305 | 0.3178 |
| 13 | 27 | 0.1903 | 0.3153 | 15.014 | 0.1266 | 53 | 26 | 0.0029 | 0.1417 | 13.278 | 0.1178 |
| 14 | 14 | 0.1879 | 0.3062 | 14.923 | 0.1424 | 54 | 68 | -0.0078 | 0.139 | 13.251 | 0.2321 |
| 15 | 121* | 0.1849 | 0.2981 | 14.842 | 0.1036 | 55 | 30* | -0.0173 | 0.1361 | 13.222 | 0.1638 |
| 16 | 18 | 0.1774 | 0.2905 | 14.767 | 0.0974 | 56 | 36 | -0.0187 | 0.1334 | 13.195 | 0.3223 |
| 17 | 74 | 0.1736 | 0.2837 | 14.698 | 0.1188 | 57 | 113 | -0.0209 | 0.1306 | 13.168 | 0.1598 |
| 18 | 54 | 0.17 | 0.2773 | 14.635 | 0.1617 | 58 | 57* | -0.0232 | 0.128 | 13.141 | 0.1386 |
| 19 | 69 | 0.1559 | 0.271 | 14.571 | 0.2515 | 59 | 44 | -0.0239 | 0.1254 | 13.115 | 0.1991 |
| 20 | 41 | 0.1543 | 0.2651 | 14.512 | 0.1157 | 60 | 101 | -0.0282 | 0.1229 | 1.309 | 0.217 |
| 21 | 105 | 0.1519 | 0.2597 | 14.458 | 0.1547 | 61 | 95 | -0.0329 | 0.1203 | 13.064 | 0.1208 |
| 22 | 2 | 0.1497 | 0.2547 | 14.408 | 0.1156 | 62 | 120 | -0.0341 | 0.1178 | 13.039 | 0.2173 |
| 23 | 12 | 0.1472 | 0.2501 | 14.362 | 0.2516 | 63 | 21 | -0.0344 | 0.1154 | 13.015 | 0.1271 |
| 24 | 17 | 0.1403 | 0.2455 | 14.316 | 0.1188 | 64 | 80 | -0.0376 | 0.113 | 12.991 | 0.1724 |
| 25 | 10 | 0.1382 | 0.2412 | 14.273 | 0.297 | 65 | 103 | -0.0376 | 0.1107 | 12.968 | 0.1685 |
| 26 | 93 | 0.1344 | 0.2371 | 14.232 | 0.1825 | 66 | 104 | -0.0384 | 0.1084 | 12.945 | 0.1532 |
| 27 | 116 | 0.1317 | 0.2332 | 14.193 | 0.0928 | 67 | 35 | -0.0385 | 0.1062 | 12.923 | 0.1539 |
| 28 | 94 | 0.1268 | 0.2294 | 14.155 | 0.1264 | 68 | 76 | -0.0409 | 0.1041 | 12.902 | 0.2016 |
| 29 | 82 | 0.1257 | 0.2258 | 14.119 | 0.1001 | 69 | 118 | -0.0417 | 0.102 | 12.881 | 0.1913 |
| 30 | 61 | 0.1005 | 0.2216 | 14.077 | 0.1198 | 70 | 102 | -0.0434 | 0.0999 | 1.286 | 0.2093 |
| 31 | 90 | 0.0917 | 0.2174 | 14.035 | 0.1305 | 71 | 73 | -0.0447 | 0.0978 | 1.284 | 0.444 |
| 32 | 43 | 0.0856 | 0.2133 | 13.994 | 0.1371 | 72 | 8 | -0.0461 | 0.0958 | 1.282 | 0.2457 |
| 33 | 53 | 0.081 | 0.2093 | 13.954 | 0.2948 | 73 | 13 | -0.0501 | 0.0939 | 1.28 | 0.2872 |
| 34 | 85 | 0.0778 | 0.2054 | 13.916 | 0.3719 | 74 | 37 | -0.0515 | 0.0919 | 1.278 | 0.2596 |
| 35 | 19 | 0.0726 | 0.2016 | 13.878 | 0.1436 | 75 | 96 | -0.0533 | 0.09 | 12.761 | 0.334 |
| 36 | 106 | 0.0656 | 0.1979 | 1.384 | 0.1836 | 76 | 6 | -0.056 | 0.088 | 12.741 | 0.1261 |
| 37 | 62 | 0.0649 | 0.1943 | 13.804 | 0.1823 | 77 | 71 | -0.0576 | 0.0861 | 12.722 | 0.3126 |
| 38 | 117 | 0.0365 | 0.1901 | 13.762 | 0.2342 | 78 | 34 | -0.0695 | 0.0841 | 12.703 | 0.3904 |
| 39 | 115 | 0.0361 | 0.1862 | 13.723 | 0.159 | 79 | 107 | -0.0716 | 0.0822 | 12.683 | 0.1714 |
| 40 | 20 | 0.0263 | 0.1822 | 13.683 | 0.1671 | 80 | 11 | -0.0776 | 0.0802 | 12.663 | 0.2175 |

| Orden | Familias | Vaf | Vaf Ac. | Vol. Prom. | hf2 | Orden | Familias | Vaf | Vaf Ac. | Vol. Prom. | hf2 |
|-------|----------|---------|---------|------------|--------|-------|----------|---------|---------|------------|--------|
| 81 | 92 | -0.0777 | 0.0782 | 12.643 | 0.209 | 101 | 9 | -0.1443 | 0.041 | 12.271 | 0.1992 |
| 82 | 111 | -0.0819 | 0.0763 | 12.624 | 0.1724 | 102 | 70 | -0.161 | 0.039 | 12.251 | 0.4003 |
| 83 | 83 | -0.0847 | 0.0743 | 12.604 | 0.0791 | 103 | 42 | -0.1716 | 0.037 | 12.231 | 0.158 |
| 84 | 32 | -0.0855 | 0.0724 | 12.585 | 0.2796 | 104 | 3 | -0.1746 | 0.0349 | 1.221 | 0.1394 |
| 85 | 5 | -0.0855 | 0.0706 | 12.567 | 0.461 | 105 | 48 | -0.1807 | 0.0329 | 1.219 | 0.2425 |
| 86 | 66 | -0.0879 | 0.0687 | 12.548 | 0.1448 | 106 | 25 | -0.1813 | 0.0308 | 1.217 | 0.4001 |
| 87 | 46 | -0.0963 | 0.0668 | 12.529 | 0.164 | 107 | 22 | -0.1946 | 0.0287 | 12.148 | 0.1369 |
| 88 | 86 | -0.0974 | 0.065 | 12.511 | 0.0834 | 108 | 50 | -0.1977 | 0.0266 | 12.127 | 0.4024 |
| 89 | 60 | -0.1025 | 0.0631 | 12.492 | 0.1468 | 109 | 84 | -0.2019 | 0.0245 | 12.107 | 0.238 |
| 90 | 119 | -0.1031 | 0.0612 | 12.473 | 0.1154 | 110 | 108 | -0.2054 | 0.0225 | 12.086 | 0.1812 |
| 91 | 49 | -0.1087 | 0.0594 | 12.455 | 0.1483 | 111 | 109 | -0.2137 | 0.0203 | 12.064 | 0.6627 |
| 92 | 45 | -0.1134 | 0.0575 | 12.436 | 0.1198 | 112 | 38 | -0.2223 | 0.0182 | 12.043 | 0.3537 |
| 93 | 23 | -0.1158 | 0.0556 | 12.417 | 0.1717 | 113 | 112 | -0.2379 | 0.0159 | 1.202 | 0.3495 |
| 94 | 63 | -0.1164 | 0.0538 | 12.399 | 0.2712 | 114 | 52 | -0.2754 | 0.0133 | 11.994 | 0.395 |
| 95 | 51 | -0.1218 | 0.0519 | 12.381 | 0.1937 | 115 | 91 | -0.2812 | 0.0108 | 11.969 | 0.3372 |
| 96 | 28 | -0.1228 | 0.0501 | 12.362 | 0.2405 | 116 | 88 | -0.2908 | 0.0082 | 11.943 | 0.2704 |
| 97 | 59 | -0.129 | 0.0483 | 12.344 | 0.2047 | 117 | 64 | -0.3081 | 0.0055 | 11.916 | 0.35 |
| 98 | 110 | -0.1297 | 0.0465 | 12.326 | 0.1396 | 118 | 77* | -0.3143 | 0.0028 | 11.889 | 0.2373 |
| 99 | 65 | -0.1347 | 0.0446 | 12.307 | 0.2075 | 119 | 15 | -0.326 | 0 | 11.861 | 0.3406 |
| 100 | 29 | -0.1362 | 0.0428 | 12.289 | 0.2455 | | | | | | |

Nota. **Vaf** = varianza aditiva por familia (Unidad); **Vaf Ac.** = varianza aditiva por familia acumulada (Unidad); **Vol. Prom.** = volumen promedio por familia ($\text{m}^3 \text{árbol}^{-1}$); **hf2** = heredabilidad en el sentido amplio a nivel de familia; *= Semillas comerciales (control)

Las familias 79, 97 y 72 se destacaron en términos de volumen por presentar los mejores valores fenotípicos, con 1,765, 1,725 y 1,679 m³ árbol⁻¹, respectivamente. En contraste, las familias 64, 77 y 15 presentaron los valores de volumen más bajos, con 1,191, 1,189 y 1,186 m³ árbol⁻¹, respectivamente. Con respecto a los niveles de sobrevivencia de cada familia, las familias 79 y 72 presentaron un 56 % en relación con el total plantado por cada una, mientras que la familia 97 presentó un 44 % de sobrevivencia. El análisis mostró un desvío estándar de 0,122 y un coeficiente de variación de 9,1%, lo que indica una baja variación en el volumen por árbol entre las familias. Sin embargo, los valores de heredabilidad fluctuaron desde 0,045, observado en la familia 72 (una de las principales en términos de volumen), hasta 0,663, registrado en la familia 109. La heredabilidad presentó un desvío estándar de 0,100 y un coeficiente de variación de 58,7%. Esta variación en la heredabilidad, como se explicó anteriormente, está fuertemente influenciada por factores ambientales, lo que limita el potencial de uso de la información obtenida a partir de la prueba de progenie para su uso en el mejoramiento genético. En cuanto a la varianza aditiva por familia (Vaf), se observó que la familia 79, con el mejor promedio de volumen por individuo, presentó la mayor Vaf. A partir de la familia 26 (con posición 53 en la columna orden), los valores de Vaf comienzan a ser negativos. Por lo tanto, se asume que todas las familias hasta la familia 26 son seleccionables, ya que se encuentran por encima de la media poblacional (1,19). A su vez el desvío estándar de esta varianza es de 16,6%. Por otro lado, la "Vaf acumulada" (Vaf ac) indica los valores de Vaf de manera consecutiva hasta que estos alcanzan un valor de 0 en la última familia, momento en el cual ya no hay acumulación de varianza aditiva.

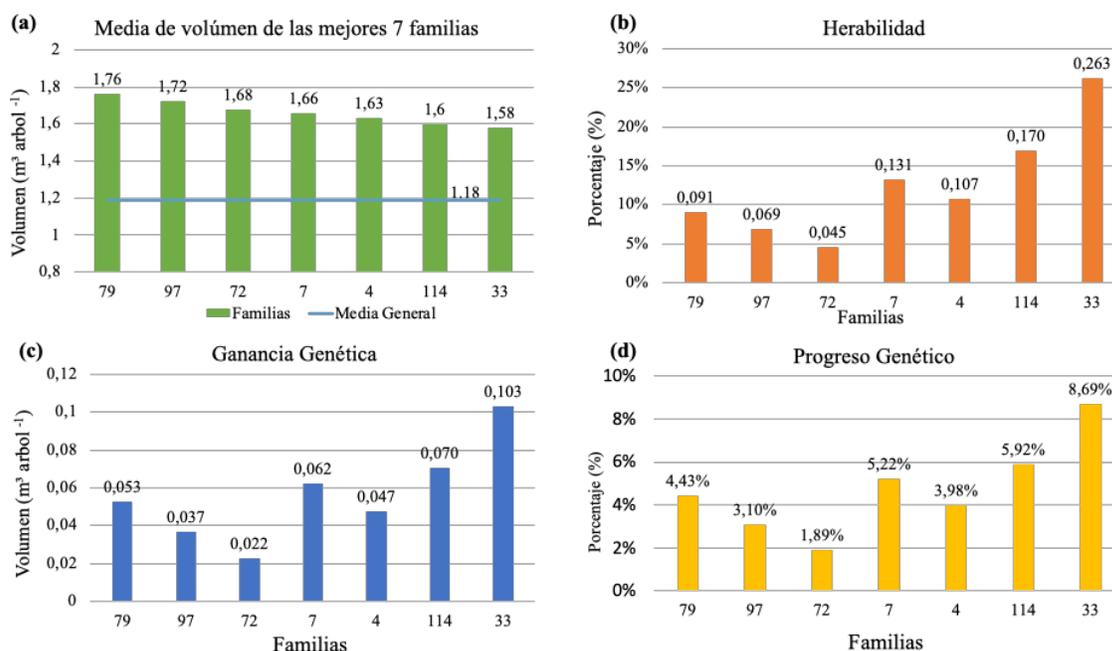
A partir de este análisis, se puede concluir que el ensayo tuvo gran relevancia, ya que la mayoría de las familias evaluadas superaron a las provenientes de semillas comerciales (control). Esto se refleja en el hecho de que solo dos familias control lograron posicionarse entre las mejores: la familia 75 en el décimo lugar y la familia 121 en el puesto 15. El resto de las familias control quedaron por debajo de las 50 mejores, lo que evidencia el alto potencial genético de las familias evaluadas en el ensayo de progenie y resalta la importancia de continuar con su mejoramiento y selección.

Considerando que uno de los objetivos principales de este estudio fue establecer un proceso de selección sobre las familias evaluadas a partir de la prueba de progenie, a continuación, el Cuadro 6 presenta los resultados obtenidos para i) la maximización de las ganancias genéticas en volumen y ii) para el mantenimiento de una base genética suficientemente amplia, con tamaño efectivo poblacional = 50. A su vez, la Figura 7, presenta información de los parámetros genéticos para las 7 familias que maximizan los resultados para volumen individual.

Cuadro 6*Indicadores de selección de familias*

| Indicadores de selección para las 7 mejores familias | | | | | |
|---|-------|-------|-------|-------|-------|
| PS | Media | DS | H2 | GG | PG |
| 1,661 | 1,186 | 0,475 | 0,125 | 0,059 | 5,011 |
| Indicadores de selección para las 50 mejores familias | | | | | |
| PS | Media | DS | H2 | GG | PG |
| 1,454 | 1,186 | 0,268 | 0,169 | 0,045 | 3,823 |

Nota. **PS:** Volumen promedio de la población seleccionada ($\text{m}^3 \text{árbol}^{-1}$), **Media:** Media poblacional ($\text{m}^3 \text{árbol}^{-1}$), **DS:** Diferencial de selección ($\text{m}^3 \text{árbol}^{-1}$), **GG:** Ganancia genética ($\text{m}^3 \text{árbol}^{-1}$), **PG:** Progreso genético (%).

Figura 7*Gráficas de los parámetros genéticos de las mejores 7 familias*

Nota. a) Media de volumen de las mejores 7 familias, b) Heredabilidad, c) Ganancia genética, d) Progreso genético.

La figura 7 resume los indicadores de selección para las 7 y 50 mejores familias evaluadas en la prueba de progenie. Entre los indicadores reportados se destacan el volumen promedio de la población seleccionada (PS), la media poblacional (Media), el diferencial de selección (DS), la ganancia genética (GG) y el progreso genético relativo (PG). Los resultados muestran que el volumen promedio de las 7 mejores familias es $1,661 \text{ m}^3 \text{árbol}^{-1}$, superior al de las 50 mejores familias, que es $1,454 \text{ m}^3 \text{árbol}^{-1}$. Esto evidencia que una

selección más intensa (es decir, con menos familias) incrementa el diferencial de selección (DS), que en este caso fue $0,475 \text{ m}^3 \text{ árbol}^{-1}$ para las 7 mejores familias, en comparación con $0,268 \text{ m}^3 \text{ árbol}^{-1}$ para las 50 mejores familias.

El progreso genético (PG) obtenido fue del 5,011 % para las 7 mejores familias y del 3,823 % para las 50 mejores familias. Los valores de progreso genético obtenidos fueron potenciados debido a la alta variabilidad genética entre las familias evaluadas, con baja aptitud de crecimiento para gran parte de las familias del ensayo, aunque la elevada variación ambiental verificada limite una mejor estimación de la calidad de los progenitores. Las diferencias en la calidad de los materiales evaluados amplifican el diferencial de selección y, por ende, incrementa el PG. Sin embargo, mayores valores de progreso genético fueron limitados por los valores bajos de heredabilidad (H^2) observados en esta prueba. Para las 7 mejores familias, la H^2 fue de 0,125, mientras que para las 50 mejores familias fue de 0,169. Estos valores reflejan una considerable influencia del efecto ambiental, lo que limita el potencial de respuesta a la selección genética.

Las 7 familias seleccionadas destacan por presentar volúmenes promedio muy superiores a la media poblacional, lo que demuestra la efectividad del criterio de selección aplicado. Estas familias resultaron en un diferencial de selección positivo, indicando que poseen características superiores en comparación con la población general, y una ganancia genética significativa, lo que contribuye directamente al progreso del programa de mejoramiento.

Con base en estos resultados, se recomienda implementar medidas de manejo genético que depuren la base genética de los progenitores. La estrategia debe enfocarse en maximizar la ganancia genética seleccionando las 7 mejores familias, ya que la combinación de los volúmenes promedio individual, combinados con los valores de heredabilidad por familia, resultan en el mayor progreso genético posible con la evaluación desarrollada. Al mismo tiempo, para garantizar la sostenibilidad del programa de mejoramiento a largo plazo y conservar un nivel adecuado de diversidad genética, es fundamental considerar también la selección de las 50 mejores familias. Este enfoque balancea el aumento en la calidad genética de la población remanente con la preservación de la variabilidad genética necesaria para el desarrollo de nuevos materiales en futuras generaciones.

Por último, el cuadro N°7 con los resultados de todos los individuos evaluados en la Prueba de Progenie se encuentra disponible en los anexos (ver Anexos B, C, D, E y F), mientras que los resultados obtenidos del proceso de selección de los mejores individuos, que dieron origen a la Prueba de Progenie, serán presentados a continuación.

Cuadro 7*Indicadores de selección de individuos*

| Indicadores de selección para los 20 mejores individuos | | | | | | |
|---|-------|-------|-------|-------|--------|-------|
| PS | Media | DS | H2 | GG | PG | Ne |
| 3,352 | 1,186 | 2,166 | 0,162 | 0,351 | 29,60 | 11,62 |
| Indicadores de selección para los 94 mejores individuos | | | | | | |
| PS | Media | DS | H2 | GG | PG | Ne |
| 2,714 | 1,186 | 1,528 | 0,162 | 0,248 | 20,877 | 50 |

Nota. **PS:** Volumen promedio de la población seleccionada ($\text{m}^3 \text{árbol}^{-1}$), **Media:** Media poblacional ($\text{m}^3 \text{árbol}^{-1}$), **DS:** Diferencial de selección ($\text{m}^3 \text{árbol}^{-1}$), **GG:** Ganancia genética ($\text{m}^3 \text{árbol}^{-1}$), **PG:** Progreso genético (%), **Ne:** Tamaño efectivo poblacional.

Como se puede observar, la selección de los mejores 20 individuos, distribuidos en 9 familias, y de los 94 individuos, distribuidos en 38 familias, evidencia una clara diferenciación en el potencial genético de la población evaluada. Los mejores 20 individuos presentan valores fenotípicos altos, con un máximo de $5,670 \text{ m}^3 \text{árbol}^{-1}$ y un mínimo de $2,323 \text{ m}^3 \text{árbol}^{-1}$. Estos valores reflejan una alta homogeneidad genética dentro del grupo, acompañada por un desvío estándar bajo de 0,736. Por otra parte, en comparación, los mejores 94 individuos muestran una mayor amplitud de valores fenotípicos, con un valor mínimo de $1,315 \text{ m}^3 \text{árbol}^{-1}$ y una variabilidad genética menor, reflejada en un desvío estándar de 0,657. Esto sugiere que este grupo presenta una mayor diversidad genética.

La estrategia propuesta para el manejo de estos materiales resalta la importancia de adaptar las metodologías de mejoramiento genético según los objetivos específicos de las etapas subsiguientes del ciclo de mejoramiento genético. En este contexto, se sugiere la inclusión de los 20 mejores genotipos en una línea de mejoramiento clonal, utilizando técnicas de rescate por propagación vegetativa mediante el enraizamiento de macro estacas generadas a partir de brotaciones basales. La multiplicación de los genotipos en plantas madre y la obtención de plantas clonales permitiría establecer pruebas clonales, maximizando el potencial genético del material seleccionado y evaluándolos en condiciones de autocompetencia. Es fundamental considerar que estos 20 mejores individuos pertenecen a 9 familias, algunas de las cuales comparten el mismo origen, lo que requiere una evaluación cuidadosa para evitar una reducción en la diversidad genética del material propagado. Por otro lado, la continuidad del ciclo de mejoramiento forestal podría ser obtenida mediante la formación de una nueva población de mejoramiento, conformada como huerto semillero para cruzamientos de los individuos seleccionados. Considerando la selección por volumen, esta población se formaría por los 94 mejores individuos, manteniendo un tamaño efectivo de población (N_e) de 50 (Da Costa et al., 2000; Pereira & Vencovsky, 1988). Para esta finalidad, sería conveniente establecer un huerto semillero clonal, generado por injerto de brotes jóvenes de los ápices de ramas de la copa de los individuos seleccionados, en porta injertos

previamente cultivados, aprovechando así la adultez fisiológica de los individuos seleccionados, y acelerando las futuras actividades de cruzamiento entre estos (Emhart Schmidt, 1996). En este caso, se recomienda diseñar cruzamientos estratégicos con polinizaciones controladas entre individuos no emparentados, con el objetivo de conservar la diversidad genética y fomentar el avance genético a largo plazo (Espejo et al., 2001; Ipinza et al., 1998).

6 CONCLUSIÓN

El presente trabajo de tesis permitió evaluar un ensayo de progenie de *Eucalyptus grandis* de 31 años de edad, instalado en la Estación Experimental Bañado de Medina. A través del análisis de variables dasométricas y la estimación de parámetros genéticos, se identificaron familias e individuos con potencial para contribuir al mejoramiento genético forestal en Uruguay.

Los resultados destacaron una significativa variabilidad genética entre las familias evaluadas, lo que permite la selección de genotipos superiores. A pesar de las limitaciones impuestas por la alta mortalidad y las condiciones ambientales adversas, el ensayo evidenció una adecuada precisión en la estimación de parámetros genéticos, como las heredabilidades en sentido estricto y amplio. Sin embargo, es importante señalar que la omisión de filas de borde, en conjunto con la heterogeneidad en la distribución de los individuos remanentes, luego de 31 años de la implantación de la prueba de progenie, pueden haber reducido el efecto del componente genético sobre la varianza fenotípica de los materiales. En este contexto, el análisis indicó un bajo control genético para la característica de volumen, lo que sugiere una contribución significativa de los componentes ambientales e individuales a la varianza fenotípica. Además de los efectos anteriormente mencionados, esta condición también se asocia al gran tamaño de los bloques utilizados en el ensayo, decurrentes del elevado número de familias incluidos. La alta mortalidad y las condiciones adversas hacen que exista un bajo control genético para algunas características, lo que resulta en una alta contribución de los componentes tanto ambientales como individuales a la varianza fenotípica.

La población evaluada presenta una alta variabilidad genética, lo que permite lograr un avance significativo mediante el proceso de selección. Sin embargo, el alto efecto ambiental, derivado de fallas en el ensayo, reduce la heredabilidad. Debido a estas características de la Prueba de Progenie, es posible continuar con el proceso de mejoramiento si se depura la base genética, reteniendo así las mejores familias. Esto permite establecer una nueva población como huerto semillero y, de este modo, alcanzar mayores niveles de progreso genético mediante la selección de los mejores individuos de cada familia. Por último, se podrían promover mejoras genéticas mediante el diseño de cruzamientos controlados que optimicen los resultados del programa.

Para determinar la variabilidad en el crecimiento entre las familias y los árboles individuales, se emplearon como parámetros de referencia los valores de cría de las familias y los valores fenotípicos ajustados de los individuos para las variables de crecimiento. Estos datos permitieron identificar las familias con el mejor y el peor desempeño en términos de su potencial genético. La familia con mejor rendimiento fue la número 79, con un valor de cría para volumen de $0.5784 \text{ (m}^3 \text{ árbol}^{-1}\text{)}$.

El ranking elaborado, considerando las mejores y medianas familias junto con sus respectivos individuos, permitió diseñar una estrategia de selección enfocada en maximizar la ganancia genética mediante la elección de las 7 mejores familias, logrando una ganancia genética de 5,9%. Paralelamente, para asegurar la sostenibilidad a largo plazo del programa genético y mantener un nivel adecuado de diversidad genética, se seleccionaron las 50 mejores familias, lo que permitió obtener una ganancia genética en la variable volumen del 4,5%. Al considerar a los mejores individuos, se desarrolló una estrategia de selección orientada a establecer una línea de mejoramiento clonal mediante propagación vegetativa (macroestacas de brotaciones basales), lo que posibilitaría maximizar el potencial genético a través de pruebas clonales. Además, los 94 mejores individuos, que representan un tamaño efectivo de población (N_e) de 50, formarían una nueva población base para el programa de mejoramiento, generada por injertos. Estas estrategias permitirían obtener ganancias genéticas en la variable volumen del 35,1% y 24,8%, respectivamente. Este grupo debería ser manejado a través de cruzamientos controlados entre individuos no emparentados, con el objetivo de equilibrar la ganancia genética y la conservación de la diversidad.

7 BIBLIOGRAFÍA

- Balmelli, G. (2001). *Estimación de parámetros genéticos para características de crecimiento de Eucalyptus grandis: Algunas implicaciones para el mejoramiento genético y para la producción de semilla comercial*. INIA. <http://www.ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/2865/1/111219240807140848.pdf>
- Balmelli, G., & Resquín, F. (2006). Productividad de diferentes especies de *Eucalyptus* sobre areniscas de Tacuarembó-Rivera. En M. Bemhaja & O. Pittaluga (Eds.), *30 años de investigación en suelos de areniscas* (pp. 305-312). INIA. <http://www.ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/7774/1/ST-159-305-312.pdf>
- Balocchi, C., & Delmastro, R. (1993). *Principios de genética forestal*. Universidad Austral de Chile.
- Balocchi, C., & De Veer, C. (1994). *Manual de ensayos genéticos*. Bioforest.
- Barner, H., Ditlevsen, B., & Olesen, K. (1995). Introducción al mejoramiento genético forestal. En L. Jara (Ed.), *Mejoramiento forestal y conservación de los recursos genéticos forestales* (Vol. 1, pp. 19-42). CATIE; MIREN; PROSEFOR. https://repositorio.catie.ac.cr/bitstream/handle/11554/3032/Mejoramiento_forestal_y_conservacion_de_recursos_geneticos_forestales_I.pdf?sequence=1&isAllowed=y
- Boland, D. J., Brooker, M. I. H., Chippendale, G. M., Hall, N., Hyland, B. P. M., Johnston, R. D., Kleinig, D. A., McDonald, M. W., & Turner, J. D. (2019). *Forest trees of Australia* (5th ed.). CSIRO. <https://doi.org/10.1071/9780643069701>
- Boland, D. J., Brooker, M. I. H., Turnbull, J. W., & Kleinig, D. A. (1980). *Eucalyptus seed*. CSIRO.
- Borém, A., Miranda, G. V., & Fritsche-Neto, R. (2017). *Melhoramento de Plantas* (7^a ed.). Editora UFV.
- Borrvalho, N., Gaspar, G., & Pascoal Neto, C. (2018). What's beyond wood fibre for eucalypt industrial plantations. En J.-P. Laclau (Ed.), *Eucalyptus 2018: Managing Eucalyptus plantations under global changes* (p. 5). IUFRO; CIRAD. <https://agritrop.cirad.fr/589039/1/ID589039.pdf>
- Boscana, M. (2021). *Vigésima encuesta de viveros forestales: Año 2020*. MGAP. https://www.gub.uy/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/sites/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/files/documentos/publicaciones/Informe_final_3.pdf
- Bridgwater, F. E., & Stonecypher, R. (1978). Genotype x environmental interaction: Implication in tree breeding programs. En C. A. Hollis & A. E. Squillace (Eds.), *Proceedings of the Fifth North American Forest Biology Workshop* (pp. 46-63). University of Florida.

- Bridgwater, F. E., Talbert, J. T., & Rockwood, D. L. (1983). Field design for genetic tests of forest trees. En *Progeny testing of forest trees* (pp. 28-39). Texas A&M University.
- Brussa, C. A. (1994). *Eucalyptus: Especies de cultivo mas frecuente en Uruguay y regiones de clima templado*. Hemisferio Sur.
- Burdon, R. D. (1995). Future directions in tree breeding: Some questions of what we should seek, and how to manage the genetic resource. En J. Lavereau (Ed.), *Evolution and tree breeding: Advances in quantitative and molecular genetics for population improvement* (pp. 24-39).
https://www.researchgate.net/publication/297046071_Future_directions_in_tree_breeding_some_questions_of_what_we_should_seek_and_how_to_manage_the_genetic_resource#fullTextFileContent
- Burdon, R. D., & Shelbourne, C. J. A. (1971). Breeding populations for recurrent selection: Conflicts and possible solutions. *New Zealand Journal for Science*, 1(2), 174-193.
- Burley, J. (2001). Genetics in sustainable forestry: The challenges for forest genetics and tree breeding in the new millennium. *Canadian Journal of Forest Research*, 31(4), 561-565. <https://doi.org/10.1139/x00-135>
- Centro de Investigaciones Agrícolas Alberto Boerger. (1971). *Clima y agricultura*. MGAP.
<https://www.inia.uy/sites/default/files/publications/2024-06/CIAAB-BD-9-1971.pdf>
- Christ, A. (2009). Mixed effects models and extensions in ecology with R. *Journal of Statistical Software*, 32(1), 1-3. <https://doi.org/10.18637/jss.v032.b01>
- Cochran, W. G., & Cox, G. M. (1990). *Diseños experimentales* (2ª ed.). Trillas.
- Da Costa, R. B., de Resende, M. D. V., De Araújo, A. J., De Souza Gonçalves, P., & De Almeida Silva, M. (2000). Maximization of genetic gain in rubber tree (*Hevea*) breeding with effective size restriction. *Genetics and Molecular Biology*, 23(2), 457-462. <https://doi.org/10.1590/s1415-47572000000200035>
- De Resende, M. D. V. (1995). Delineamento de experimentos de seleção para maximização da acurácia seletiva e d progresso genético. *Revista Árvore*, 19(4), 479-500.
- De Resende, M. D. V. (2007). *Selegen—REML/BLUP: Sistema estatístico e seleção genética computadorizada via modelos lineares mistos*. Embrapa.
- De Resende, M. D. V. (2016). Software Selegen-REML/BLUP: A useful tool for plant breeding. *Crop Breeding and Applied Biotechnology*, 16(4), 330-339.
<https://doi.org/10.1590/1984-70332016v16n4a49>
- De Resende, M. D. V., Murillo Gamboa, O., & Badilla Valverde, Y. (2018). *Genética cuantitativa y selección en el mejoramiento forestal*. Editorial Tecnológica de Costa Rica.

- De Resende, M. D. V., & Rosa-Perez, J. R. H. (1999). *Genética quantitativa e estatística no melhoramento animal*. Embrapa.
- Dirección General Forestal. (2021, 10 de septiembre). *Resultados Cartografía Forestal 2021*. MGAP. <https://www.gub.uy/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/datos-y-estadisticas/datos/resultados-cartografia-forestal-2021>
- Donoso, C. (1993). *Bosques templados de Chile y Argentina: Variación, estructura y dinámica*. Editorial Universitaria.
- Durán, A. (Coord.). (1976). *Carta de Reconocimiento de Suelos del Uruguay: Escala 1:1.000.000* [Mapa]. MAP. <https://www.gub.uy/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/politicas-y-gestion/carta-reconocimiento-suelos-del-uruguay-escala-11000000>
- Eldridge, J., Davidson, C., Harwood, G., & van Wyk, G. (1994). *Eucalypt domestication and breeding*. Oxford University Press.
- Emhart Schmidt, V. I. (1996). *Diseño y establecimiento de un huerto semillero clonal de Eucalyptus nitens (Deane et Maiden) con fines de producción, investigación y docencia* [Trabajo final de grado, Universidad Austral de Chile]. Biblioteca digital de la Universidad de Chile. [https://bibliotecadigital.uchile.cl/discovery/fulldisplay?vid=56UDC_INST:56UDC_INST&tab=Everything&docid=alma991006154909703936&lang=es&context=L&daptor=Local Search Engine&query=sub,exact,ASTILLAS DE MADERA,AND&mode=advanced](https://bibliotecadigital.uchile.cl/discovery/fulldisplay?vid=56UDC_INST:56UDC_INST&tab=Everything&docid=alma991006154909703936&lang=es&context=L&daptor=Local+Search+Engine&query=sub,exact,ASTILLAS+DE+MADERA,AND&mode=advanced)
- Escudero, R. L. J., Bonifacino, S., Gallo, L., & Carriquiry, J. (1994). Ensayo de progenie de *Eucalyptus grandis*. En INIA Tacuarembó (Ed.), *Forestal: Zona centro* (pp. 22-24). <http://www.ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/11183/1/SAD24p22-24.pdf>
- Espejo, J., Harbard, J., & Griffin, A. R. (2001). *Consideraciones operacionales de cruzamientos controlados masales (OSP) de Eucalyptus globulus (Labill) en cuatro temporadas en Forestal y Agrícola Monte Aguila S.A.* https://www.researchgate.net/publication/272165511_Antecedentes_operacionales_de_cruzamientos_masales OSP de Eucalyptus globulus Labill en cuatro temporadas en Forestal y Agrícola Monteaguila SA
- Falconer, D. S. (1989). *Introduction to quantitative genetics* (3rd ed.). Longman Scientific and Technical.
- Falconer, D. S., & Mackay, T. (1996). *Introduction to quantitative genetics* (4rd ed.). Pearson.
- Fernández, R. (Coord.). (2005). *Mejores árboles para más forestadores: El programa de producción de material de propagación mejorado y el mejoramiento genético en el Proyecto Forestal de Desarrollo*. SAGPyA.

- Friedman, S., & Namkoong, G. (1986). Estimating family means using unbalanced incomplete blocks. En International Union of Forest Research Organizations (Ed.), *Proceedings of IUFRO Joint Meeting of Working Parties on Breeding Theory, Progeny Testing and Seed Orchards* (pp. 457–468). North Carolina State University.
- Giménez, A. (2014). Caracterización agroclimática de Uruguay: 1980-2009. *Revista INIA*, (37), 59-60. <https://ainfo.inia.uy/digital/bitstream/item/3126/1/Rev.INIA-2014-No33-p.59-60-Gimenez-A.-et-al.pdf>
- González, M. D. (2019). *Estimación de parámetros genéticos para características productivas en Eucalyptus Tereticornis e implicancias en el mejoramiento genético* [Tesis de maestría]. Universidad de la República.
- Google. (2025). [Estación Experimental Profesor Bernardo Rosengurt, Cerro Largo, Uruguay. Mapa]. Recuperado el 14 de febrero de 2025, de https://www.google.com/maps/place/Estaci3n+Experimental+Bernardo+Rosengurt/@-32.3552895,-54.4422066,16.02z/data=!4m6!3m5!1s0x9508e0a39c46e359:0x609619d697b7870a!8m2!3d-32.3564693!4d-54.4421944!16s%2Fg%2F11g8wpwvv0?entry=tту&g_ep=EgoyMDI1MDIxMC4wIjKXMDSoAS
- Grattapaglia, D., Silva-Junior, O. B., Resende, R. T., Cappa, E. P., Müller, B. S. F., Tan, B., Isik, F., Ratcliffe, B., & El-Kassaby, Y. A. (2018). Quantitative genetics and genomics converge to accelerate forest tree breeding. *Frontiers in Plant Science*, 9, Artículo e1693. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01693>
- Hébert, F., Krause, C., Plourde, P. Y., Achim, A., Prégent, G., & Ménérier, J. (2016). Effect of tree spacing on tree level volume growth, morphology, and wood properties in a 25-year-old Pinus banksiana plantation in the boreal forest of Quebec. *Forests*, 7(11), Artículo e276. <https://doi.org/10.3390/f7110276>
- Hudson, R., & Parent, D. (2016). Forest genetics. *Journal of Forestry*, 114(2), 84. <https://doi.org/10.5849/jof.15-559>
- Instituto Cuesta Duarte. (2018). *El sector forestal en Uruguay y la inversión extranjera: Impactos en materia de empleo, salario y condiciones de trabajo*. https://medios.presidencia.gub.uy/tav_portal/2019/noticias/AD_336/10.%20Informe%20SASK%20-%20Versi3n%20final.pdf
- Instituto Uruguayo de Meteorología. (2020). *Tablas estadísticas*. <https://www.inumet.gub.uy/clima/estadisticas-climatologicas/tablas-estadisticas>
- International Union of Forest Research Organizations. (2018). Managing Eucalyptus plantations under global changes. CIRAD. <https://agritrop.cirad.fr/589039/1/ID589039.pdf>

- Ipinza, R., Barros, S., Borralho, N., & Gutiérrez, B. (Eds.). (2014). *Mejoramiento genético de eucaliptos en Chile*. INFOR. <https://doi.org/10.52904/20.500.12220/20506>
- Ipinza, R., Gutiérrez, B., & Emhart, V. (Eds.). (1998). *Mejora genética forestal operativa*. Universidad Austral de Chile; INFOR; CONAF. https://www.researchgate.net/profile/Julio-Torres-20/publication/261645174_Curso_Mejora_Genetica_Forestal_Operativa/links/00b7d534eaddb4863d000000/Curso-Mejora-Genetica-Forestal-Operativa.pdf
- Jara, L. F. (Ed.). (1995). *Mejoramiento forestal y conservación de recursos genéticos forestales* (Vol. 1). CATIE; MIREN; PROSEFOR. https://repositorio.catie.ac.cr/bitstream/handle/11554/3032/Mejoramiento_forestal_y_conservacion_de_recursos_geneticos_forestales_I.pdf?sequence=1&isAllowed=y
- Konstantin, V. K., & Neale, D. B. (2001). La genómica forestal para la conservación de la diversidad genética. En C. Palmberg-Lerche, P. Aarup Iversen, & P. Sigaud (Eds.), *Recursos Genéticos Forestales*. FAO. <https://www.fao.org/4/y2316s/y2316s03.htm#bm03>
- Lynch, M., & Walsh, B. (1998). *Genetics and analysis of quantitative traits*. Sinauer.
- Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca. (s.f.). *Descripción de grupos de suelos CONEAT*. https://www.gub.uy/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/sites/ministerio-ganaderia-agricultura-pesca/files/2020-03/Descripci%C3%B3n%20de%20Grupos%20de%20suelos%20CONEAT_0.pdf
- Miranda, A. C., Gomes Vieira, I., Magno Sebbenn, A., Muller da Silva, P. H., & Teixeira de Moraes, M. L. (2015). Análisis genético de progenies de polinización abierta de *Eucalyptus grandis*. *Ciencia e Investigación Forestal, CIFOR*, 21(1), 19-26. <https://bibliotecadigital.infor.cl/handle/20.500.12220/20808>
- Mora, F., & Arnhold, E. (2006). Inferencia bayesiana y metodología de modelos lineales mixtos aplicados al mejoramiento de maíz. *Ciencia e Investigación Agraria*, 33(3), 217-223. <https://rcia.uc.cl/index.php/ijanr/article/view/348/270>
- Mora, F., Palma-Rojas, C., & Jara-Seguel, P. (2005). Comparación del cariotipo de *Eucalyptus globulus* y *Eucalyptus cladocalyx* (Myrtaceae). *Agricultura Técnica*, 65(1), 20-25.
- Pardo, M. (2004). *Evaluación de crecimiento de un ensayo de progenies de E. grandis W. Hill ex Maiden de 11 años de edad instalado en la estación experimental de Bañado de Medina (E.E.B.M)* [Trabajo final de grado]. Universidad de la República.
- Pastrana, I. (2011). *Potencial genético en la selección de acacia (Acacia mangium willd)* [Tesis de maestría]. Universidad de Córdoba.

- Pereira, M., & Vencovsky, R. (1988). Limites da seleção recorrente: I: Fatores que afetam o acréscimo das frequências alélicas. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 23(7), 769-780.
https://www.google.com/url?sa=t&source=web&rct=j&opi=89978449&url=https://seer.sct.embrapa.br/index.php/pab/article/download/13961/7932&ved=2ahUKEwj2gfXk46WLAxUQjJUCHf5bPe4QFnoECBMQAQ&usq=AOvVaw3Cu_OscC2XggcMu7QFeTp7
- Perret, S., Mora Poblete, F. L., & Molina Brand, M. P. (2007). Predicción de valores genéticos vía REML/BLUP en familias de *Eucalyptus cladocalyx* establecidas en el Norte de Chile. *Ciencia & Investigación Forestal*, 13(2), 301-310.
<https://doi.org/10.52904/0718-4646.2007.284>
- Prodan, M., Peters, R., Cox, F., & Real, P. (1997). *Mensura forestal*. GTZ; IICA.
https://books.google.com/books?id=0BfaTECpREEC&pg=PP1&source=kp_read_button&hl=es-419&newbks=1&newbks_redir=1
- Pryor, L., & Knox, R. (1971). Operculum development and evolution in Eucalypts. *Australian Journal of Botany*, 19(2), 143-171.
- Searle, S. R., Casella, G., & McCulloch, C. E. (1992). *Variance components*. John Wiley.
- Silva-Díaz, R., García-Mendoza, P., Faleiro-Silva, D., & De Souza, C. L. (2018). Determinación de componentes de la varianza y parámetros genéticos en una población segregante de maíz tropical. *Bioagro*, 30(1), 67-77.
- Sociedad de Productores Forestales. (2022). *Uruguay forestal: Principales cifras del sector*.
<http://www.spf.com.uy/uruguay-forestal/>
- Sotolongo Sospedra, R., Gaeda López, G., & Cobas López, M. (2012). *Mejoramiento genético forestal: Texto para estudiantes de ingeniería forestal*.
https://www.fao.org/fileadmin/user_upload/training_material/docs/MejoramientoGeneticoForestal.pdf
- Torres, D. R. (2006). *Evaluación de los recursos forestales: Sistemas de producción forestal*. Limusa.
- Uruguay XXI. (2021). *Sector Forestal en Uruguay*.
<https://www.uruguayxxi.gub.uy/uploads/informacion/a29771e03cc49e42fe516c01b0d271dc0fef4cbe.pdf>
- Uruguay XXI. (2023). *Sector Forestal en Uruguay*.
<https://www.uruguayxxi.gub.uy/uploads/informacion/70ef14bbc9637d1efb63bd99ff38fc077178dc00.pdf>

- Van Buijtenen, J. P. (1983). Progeny test design and analysis. En *Proceedings of the seventeenth southern forest tree improvement conference* (pp. 161-170). https://rngr.net/publications/tree-improvement-proceedings/southern/1983/progeny-test-design-and-analysis/at_download/file
- Vencovsky, R., & Barriga, P. (1992). *Genética biométrica no fitomelhoramento*. SBG.
- Vergara, J. (2023). *Estimación de parámetros genéticos y selección Fenotípica de clones de Eucalyptus urophylla y Eucalyptus grandis evaluados en dos ambientes* [Trabajo final de grado, Universidad de Córdoba]. Repositorio institucional de la Universidad de Córdoba. <https://repositorio.unicordoba.edu.co/handle/ucordoba/7955>
- Wellendorf, H., & Ditlevsen, B. (1995). Introducción a la genética forestal. En L. F. Jara (Ed.), *Mejoramiento forestal y conservación de los recursos genéticos forestales* (Vol. 1, pp. 45-56). CATIE; MIREN; PROSEFOR. <https://es.scribd.com/document/525249270/Mejoramiento-Forestal-y-Conservacion-de-Recursos-Geneticos-Forestales>
- West, P. W. (2006). *Growing plantation forests*. Springer. <https://link.springer.com/content/pdf/10.1007/3-540-32479-8.pdf>
- White, T., Adams, W., & Neal, D. (2007). *Forest genetics*. CABI.
- Wright, J. W. (1976). *Introduction to forest genetics*. Academic Press.
- Zobel, B., & Talbert, J. (1988). *Técnicas de mejoramiento genético de árboles forestales*. Limusa.
- Zobel, B., & Talbert, J. (1994). *Técnicas de mejoramiento genético de árboles forestales*. UTHEA.

8 ANEXOS**ANEXO A**

Rectitud de fuste E. grandis



Anexo G*Referencias de códigos de las familias del ensayo.*

| Nº | Progenies | Nº | Progenies |
|----|------------------------------|-----|--------------------------------|
| 1 | EO (ensayos de orígenes) 4/2 | 30* | SHELL ALGORTA RIO NEGRA |
| 2 | EO 16 | 31 | EO 19 |
| 3 | EO 20 | 32 | BS/11 |
| 4 | EO 7 | 33 | BS/13 |
| 5 | DI/1 | 34 | JL/6 |
| 6 | JL/8 | 35 | JL/17 |
| 7 | EO5 | 36 | BS/8 |
| 8 | JL/7 | 37 | BS/2 |
| 9 | BM (Bañado de Medina BIO/3 | 38 | JL/2 |
| 10 | CB (Caja Bancaria)/11 | 39 | CB/22 |
| 11 | EE (ensayo de especies)/1M | 40 | EE/8M |
| 12 | EO 9 | 41 | EE/7 |
| 13 | EO 2 | 42 | JL/SN(31) |
| 14 | BS (Banco de Seguros)/12 | 43 | JL/24 |
| 15 | EO 15 | 44 | JL/13 |
| 16 | JL/4 | 45 | EE/5 |
| 17 | EE/2M | 46 | JL/20 |
| 18 | CB/8 | 47 | EE/9M |
| 19 | CB/18 | 48 | CB/5 |
| 20 | JL/30 | 49 | JL/9 |
| 21 | EE/10M | 50 | JL/19 |
| 22 | DT/2 | 51 | CB/21 |
| 23 | BS/5 | 52 | JL/3 |
| 24 | EO 18 | 53 | JL/25 |
| 25 | JL/12 | 54 | EE/7M |
| 26 | EE/3 | 55 | - |
| 27 | EO 8 | 56 | - |
| 28 | JL/5 | 57* | BM HS (huerto semillero) POT 8 |
| 29 | CB/15 | 58* | SHELL 238 ANHEMBI SAO PAULO |

| N° | Progenies | N° | Progenies | N° | Progenies |
|-----|--------------------------|-----|-----------|------|-----------|
| 59 | DT/6 | 88 | BM BIC/12 | 117 | JL/1 |
| 60 | EO/6 | 89 | DT/5 | 118 | CB/10 |
| 61 | BS/3 | 90 | CB/24 | 119 | EE/1 |
| 62 | BS/1 | 91 | JL/11 | 120 | BM BIC/9 |
| 63 | CB/14 | 92 | CB/4 | 121* | COFUSA |
| 64 | BM BIC (Bicentenario)/26 | 93 | CB/20 | | |
| 65 | CB/16 | 94 | EO 14 | | |
| 66 | | 95 | EO 13 | | |
| 67 | BS/7 | 96 | CB/1 | | |
| 68 | BS/6 | 97 | EO 12 | | |
| 69 | EE/4 | 98 | EO 10 | | |
| 70 | JL/6 | 99 | CB/13 | | |
| 71 | JL/21 | 100 | CB/2 | | |
| 72 | BM BIC/27 | 101 | BS/4 | | |
| 73 | CB/17 | 102 | EE/8 | | |
| 74 | JL/26 | 103 | JL/18 | | |
| 75* | SHELL COFFS HARBOUR | 104 | JL/27 | | |
| 76 | EE/8M | 105 | BS/10 | | |
| 77* | SHELL MUNDI SUD AFRICA | 106 | CB/19 | | |
| 78 | EO 3 | 107 | CB/12 | | |
| 79 | EO 17 | 108 | EE/4M | | |
| 80 | JL/22 | 109 | JL/23 | | |
| 81 | JL/29 | 110 | EO 11-3 | | |
| 82 | EE/5M | 111 | CB/7 | | |
| 83 | CB/23 | 112 | BM BIC/22 | | |
| 84 | DT/7 | 113 | EE/6M | | |
| 85 | DT/3 | 114 | CB/3 | | |
| 86 | DT/4 | 115 | JL/15 | | |
| 87 | JL/28 | 116 | CB/19 | | |

Nota. * Semillas comerciales (control)