

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA

FACULTAD DE AGRONOMÍA

ESTIMACIÓN DE PARÁMETROS GENÉTICOS PARA
CARACTERÍSTICAS PRODUCTIVAS EN *EUCALYPTUS*
TERETICORNIS E IMPLICANCIAS EN EL MEJORAMIENTO
GENÉTICO

por

Milena Daiana González Chaves

TESIS presentada como uno de los
requisitos para obtener el título de
Magister en Ciencias Agrarias, opción
Ciencias Vegetales

TACUAREMBÓ

URUGUAY

mayo, 2019

Tesis aprobada por el tribunal integrado por el Ing. Agr. (MSc) Carmelo Centurión, el Ing. Agr. (MSc) Andrés Hirigoyen, Ing. Agr. (Dr) Fernando Resquín y el Ing. Agr. (PhD) Juan Posse el (23) de (marzo) de (2020). Autora: Ing. Agr. Milena González.
Director Ing. Agr. (PhD) Gustavo Balmelli.

Dedico este trabajo a mis padres y hermanos... y a todos aquellos que aportaron su grano de arena a mi formación personal y profesional.

AGRADECIMIENTOS

A mi familia por el apoyo y la confianza.

A mi tutor Gustavo Balmelli por su gran orientación, conocimiento, dedicación, paciencia y generosidad.

A Andrés Hirigoyen y Carmelo Centurión por el apoyo.

A Federico, Wilfredo y Pablo por su gran ayuda al momento de medir los ensayos.

A Oscar Bentancur por sus consejos estadísticos.

A Marianella Quezada por su conocimiento y voluntad en responder mis inquietudes.

A INIA por brindarme la oportunidad de desarrollar mi posgrado.

TABLA DE CONTENIDO

	Página
PÁGINA DE APROBACIÓN.....	II
AGRADECIMIENTOS.....	IV
RESUMEN.....	VII
SUMMARY.....	VIII
1. <u>INTRODUCCIÓN</u>	1
1.1 <i>EUCALYPTUS TERETICORNIS</i>	1
1.2 MEJORAMIENTO GENÉTICO FORESTAL.....	3
1.2.1 <u>Genotipo y fenotipo</u>	4
1.2.2 <u>Ciclo de mejoramiento genético forestal</u>	5
1.2.3 <u>Parámetros genéticos poblacionales</u>	7
1.2.3.1 Heredabilidad.....	8
1.2.3.2 Correlaciones genéticas.....	9
1.2.3.3 Interacción genotipo-ambiente.....	9
1.2.4 <u>Selección de progenitores</u>	10
1.2.4.1 Métodos de selección.....	11
1.2.4.2 Estimación de valores de cría.....	12
1.3 ANTECEDENTES Y JUSTIFICACIÓN	13
1.4 OBJETIVOS	14
2. <u>MATERIALES Y MÉTODOS</u>	15
2.1 POBLACIÓN EVALUADA Y SITIOS DE ESTUDIO	15
2.2 CARACTERÍSTICAS EVALUADAS	20
2.3 ANÁLISIS ESTADÍSTICO.....	21
2.3.1 <u>Comparación entre fuentes de semilla</u>	21
2.3.2 <u>Comparación a nivel de procedencias australianas</u>	22
2.3.3 <u>Estimación de parámetros genéticos poblacionales</u>	22
2.3.3.1 Heredabilidad.....	23
2.3.3.2 Correlaciones genéticas entre características.....	24

2.3.3.3	Interacción genotipo-ambiente.....	24
2.3.4	<u>Selección de progenitores y estimación de ganancias genéticas</u>	25
2.3.4.1	Estimación de valores de cría e índice de selección.....	25
2.3.4.2	Estimación de ganancias genéticas esperadas.....	26
3.	<u>RESULTADOS Y DISCUSIÓN</u>	27
3.1	IDENTIFICACIÓN DE LAS MEJORES PROCEDENCIAS PARA URUGUAY	28
3.1.1	<u>Valores fenotípicos de las características evaluadas</u>	27
3.2	COMPORTAMIENTO DE LAS DIFERENTES FUENTES DE SEMILLA..	29
3.3	COMPORTAMIENTO DE LAS DIFERENTES PROCEDENCIAS AUSTRALIANAS	34
3.4	ESTIMACIÓN DE PARÁMETROS GENÉTICOS POBLACIONALES	40
3.4.1	<u>Heredabilidad</u>	40
3.4.2	<u>Correlaciones genéticas y fenotípicas</u>	44
3.4.3	<u>Interacción genotipo por ambiente</u>	48
3.5	SELECCIÓN DE PROGENITORES Y ESTIMACIÓN DE GANANCIAS GENÉTICAS	49
3.5.1	<u>Índice de selección y selección de progenitores.</u>	50
3.5.2	<u>Ganancias genéticas esperadas para volumen individual.</u>	51
3.5.3	<u>Ganancias genéticas esperadas mediante selección temprana</u>	52
3.6	IMPLICANCIAS EN EL MEJORAMIENTO GENÉTICO	53
4.	<u>CONCLUSIONES</u>	57
5.	<u>BIBLIOGRAFÍA</u>	59
6.	<u>PERFORMANCE OF <i>EUCALYPTUS TERETICORNIS</i> PROVENANCES IN URUGUAY</u>	65

RESUMEN

El *Eucalyptus tereticornis* es una especie que se adapta a una amplia variedad de suelos y ambientes, siendo utilizada en todo el país, tanto con fines protectores como productivos. Dada la inexistencia de una fuente de semilla mejorada localmente, en 2007 el INIA inició un Plan de Mejoramiento Genético a partir de dos fuentes de recursos genéticos: el área de distribución natural de la especie y plantaciones locales. El comportamiento productivo del pool genético se evaluó en diferentes sitios hasta el noveno año. Los objetivos de la tesis fueron: 1) identificar las procedencias de mejor comportamiento productivo en las condiciones agroecológicas de Uruguay, 2) estimar parámetros genéticos poblacionales para las características de interés y 3) estimar las ganancias genéticas a obtenerse mediante la selección de los mejores progenitores. Se midió el crecimiento (altura y diámetro), la forma del fuste (rectitud y bifurcaciones), sobrevivencia y volumen individual. Las procedencias australianas que presentaron mejor comportamiento productivo se encuentran en los estados de New South Wales y Queensland, entre los 25° y 37° de Latitud Sur. La interacción genotipo-ambiente para volumen y sobrevivencia fue moderada a baja (r_g tipo B = 0,82 y 0,68, respectivamente). El análisis conjunto de los ensayos demostró que la heredabilidad aumentó con la edad de medición para todas las características, variando para altura entre 0,04 y 0,19, para DAP entre 0,13 y 0,23, para rectitud de fuste y bifurcaciones entre 0,05 y 0,12, respectivamente. El DAP, el volumen y la sobrevivencia al año 9 tuvieron valores moderados de heredabilidad, 0,23; 0,20 y 0,16, respectivamente. Las correlaciones genéticas entre las características de crecimiento (altura y DAP) y el volumen al año 9 variaron entre 0,32 y 0,99. La correlación genética entre la rectitud del fuste y el volumen fue -0,56 y -0,30, a los 5 y 9 años, respectivamente (a mayor rectitud mayor volumen), mientras que la correlación entre bifurcación y volumen a los 9 años fue moderada (0,41). La ganancia genética esperada para volumen individual a los 9 años, mediante la selección del 30% de los mejores genotipos, es de 18,7%.

Palabras claves: *E. tereticornis*, mejoramiento genético, parámetros genéticos, selección

Estimation of genetic parameters for productive traits in *Eucalyptus tereticornis* and implications for genetic improvement

SUMMARY

Eucalyptus tereticornis adapts to a wide variety of soils and environments, being used throughout the country with protective and productive objectives. Given the lack of a locally improved source of seed, in 2007 INIA began a tree breeding program from two sources of genetic resources: the area of natural distribution and local plantations. The performance of the genetic pool was evaluated in different sites until the ninth year of growth. The objectives of this work were: 1) to identify the best provenances of *E. tereticornis* for the agro ecological conditions of Uruguay, 2) to estimate population genetic parameters for the characteristics of interest and 3) to estimate the genetic gains to be obtained by selecting the best parents. Measurements included tree survival, diameter at breast height (DBH), total tree height (HT), individual volume, stem straightness and incidence of forking. The Australian provenances that showed the best performance in Uruguay are from the states of New South Wales and Queensland, between 25° and 37° of South Latitude. The genotype by environment interaction for volume and survival was moderate to low (rg type B = 0.82 and 0.68, respectively). The joint analysis of the trials showed that heritability increased with the measurement age for all traits, varying for height between 0.04 and 0.19, for DBH between 0.13 and 0.23, for stem straightness and incidence of forking between 0.05 and 0.12, respectively. The DBH, volume and survival at 9 years old had moderate values of heritability: 0.23, 0.20 and 0.16, respectively. Genetic correlations between growth traits (height and DBH) and volume at 9 years old ranged between 0.32 and 0.99. The genetic correlation between the stem straightness and volume was -0.56 and -0.30, at 5 and 9 years old, respectively (the higher the straightness, the greater the volume), while the genetic correlation between incidence of forking and volume at 9 years old was moderate (0.41). The expected genetic gain for individual volume at 9 years old, selecting 30% of the best genotypes, is 18.7%.

Keywords: *E. tereticornis*, tree breeding, genetic parameters, selection

1. INTRODUCCIÓN

1.1 *EUCALYPTUS TERETICORNIS*

Los eucaliptos colorados, principalmente *Eucalyptus tereticornis* y *E. camaldulensis*, son especies rusticas, con madera de alta densidad, dureza y durabilidad, que se adaptan a una amplia variedad de suelos y ambientes, siendo tolerantes a sequías, heladas y anegamientos periódicos (FAO, 1981). Por tales motivos, su uso se extendió en todo el país con fines protectores (montes de abrigo y sombra para el ganado), fines productivos (postes, piques, pisos) y energéticos (leña y carbón).

El *Eucalyptus tereticornis* fue introducido en el país en 1853, siendo una de las especies más cultivadas hasta mediados del siglo XX. Prefiere suelos aluviales, fértiles, franco-arenosos, húmedos, con buen drenaje, aunque se adapta a una amplia gama de suelos, tolerando inundaciones temporarias y altos déficits hídricos anuales. Se adapta en buena forma a dunas costeras marítimas, al salitre y a los suelos de planicie del este, con subsuelo arcilloso de considerable espesor (Brussa, 1994).

Presenta duramen rojizo o castaño rojizo, duro, pesado y durable, con una densidad (seco al aire) de 950 a 1100 kg/m³. Su madera es apta para construcciones pesadas, columnas, durmientes, tableros, mueblería y es un combustible de muy buena calidad (Brussa, 1994).

Por las excelentes propiedades de su madera y por su gran plasticidad, este eucalipto representa una alternativa interesante tanto para diversificar la producción forestal como para diversificar la producción en establecimientos ganaderos. Sin embargo, la utilización de esta especie va a depender de diversos factores, como un adecuado conocimiento sobre su comportamiento productivo en diferentes sitios, la disponibilidad de semilla mejorada, la demanda de la industria y las acciones de promoción que se lleven adelante (Balmelli y Resquín, 2006b).

Eucalyptus tereticornis es la especie de eucalipto cuya distribución natural tiene mayor amplitud en latitud: desde de Papúa-Nueva Guinea hasta el Sur de Australia (6°-38° S). También tiene una amplia distribución altitudinal, que va desde el nivel del mar hasta 1000 m de altitud en Australia y 1800 m en Papúa-Nueva Guinea. A su vez, se encuentra tanto en áreas costeras como continentales. El clima es variable, desde tropical (Norte) a templado-frío (Sur), con un promedio de temperaturas máximas de 24-36°C y mínimas de 1-19°C, con hasta 30 heladas por año; húmedo a subhúmedo, con precipitaciones totales anuales de 650-3000 mm y régimen muy variable: monzónicas en trópicos, estivales, uniformes e invernales hacia el Sur (Brussa, 1994). India es uno de los países con mayor área cultivada de *Eucalyptus*, con aproximadamente 3,943 millones de hectáreas, siendo *E. tereticornis* la especie predominante en el sur con un promedio de productividad de 12-25 m³/ha/año (Chezhian et al., 2010).

La gran variedad de ambientes en los que el *E. tereticornis* ha evolucionado hace esperable una importante variación del comportamiento productivo de diferentes procedencias. De hecho, considerables diferencias entre procedencias han sido reportadas en tasa de crecimiento y forma del fuste en varios países (Marcó y Harrant 2005, Ginwal et al., 2004, Balmelli y Resquín, 1998, Otegbeye 1990, Chaturvedi et al., 1989, Ferreira et al., 1987). En Bangladesh las procedencias de mayor crecimiento fueron Mount Garnet, Helenvale y Laura, entre 15° y 19° en el Norte de Queensland (Eldridge et al., 1994). En Zimbabwe, en una serie de ensayos establecidos por el IUFRO y la División Forestal de CSIRO, donde se testaron 21 procedencias que representaban toda la distribución natural de la especie, las procedencias de mayor crecimiento fueron las del Norte de New South Wales y Sur de Queensland (Eldridge et al., 1994). En Brasil (Mogi Guacu), donde se testaron procedencias del Norte de Australia y de Papúa-Nueva Guinea, las procedencias provenientes del Norte de Queensland (Laura y Cooktown) demostraron superioridad en altura y diámetro respecto a las provenientes de Papúa-Nueva Guinea (Eldridge et al., 1994). Según Marcó y Harrant (2005), en la región pampeana de Argentina se destacó la

procedencia Raymond Terrace (NSW) y, en general, tuvieron buen comportamiento las procedencias ubicadas entre los 21° y 35° de latitud Sur. En un ensayo sobre un sitio arcilloso y compacto del NE de Entre Ríos, Donaq et al. (1998), reportaron que el mejor comportamiento en crecimiento fue presentado por procedencias del Norte de NSW (ej. N of Woolgoolga) y SE de QLD (ej. 9 km SW of Imbil).

1.2 MEJORAMIENTO GENÉTICO FORESTAL

El Mejoramiento Genético Forestal consiste en el desarrollo de poblaciones o individuos genéticamente superiores a partir de poblaciones amplias y diversas (poblaciones base) de especies forestales y su uso operacional, como semillas o clones, obtenidos a partir de poblaciones de producción o mediante multiplicación agámica. La finalidad de un programa de mejoramiento es mejorar determinadas características a través de la selección de genotipos superiores. A través de la mejora genética puede lograrse, entre otras cosas, mayor productividad, mejor calidad del producto, adaptación a áreas marginales de cultivo, reducción del turno de aprovechamiento y de los costos de establecimiento, cosecha y/o procesos industriales. Esto lleva a considerar al mejoramiento como una herramienta operacional de uso corriente, tal como las prácticas silviculturales (Marcó, 2005). La Genética es la ciencia que estudia la herencia de las características observables en los individuos (Genética Mendeliana), en las poblaciones silvestres (Genética Poblacional) y en las poblaciones domesticadas, generalmente para caracteres influenciados por la acción de múltiples genes (Genética Cuantitativa) (Falconer, 1989; Falconer y Mackay, 1996).

Desde el inicio, un programa de mejoramiento deberá establecer sus objetivos de mejoramiento, los cuales serán determinados por las características de la especie y los requisitos de los mercados a los que pretende servir (Burley, 2001). La mayoría de los programas de mejoramiento tienen como principal objetivo el aumento de la productividad y como objetivos secundarios la corrección de limitantes productivas (ej. forma del fuste, densidad de madera, resistencia a enfermedades, etc). En todos los casos la definición de los objetivos de mejoramiento está determinada principalmente

por la importancia económica de las diferentes características. Una vez que se han elegido los objetivos de mejoramiento, el programa entonces necesita una estrategia para alcanzarlos, lo que implica tomar decisiones sobre: la formación de la base genética; el establecimiento de los ensayos de evaluación; la definición de las características a evaluar y la edad de evaluación; el análisis de la información obtenida; el tipo, momento e intensidad de selección a utilizar; el tipo de material genético a producir; el diseño y manejo de huertos semilleros o la multiplicación de los clones producidos y el establecimiento de la siguiente generación de mejora.

En esencia, la estrategia de todo programa de mejoramiento implica tres pasos: la formación de una población de selección, la evaluación y selección, y la multiplicación de los genotipos seleccionados. Estos pasos constituyen un ciclo de mejoramiento, y en programas de largo plazo se repite durante varias generaciones, lo cual se denomina Selección Recurrente. El proceso de selección tiene como objetivo identificar individuos que reúnan la mayor cantidad de genes favorables. El cruzamiento de estos individuos permite la recombinación de los genes favorables y por tanto una mejora en las características de interés en la progenie.

1.2.1 Genotipo y fenotipo

Los rasgos de cualquier organismo vivo están determinados por su genética y las circunstancias ambientales en que vive. Por genotipo (o composición genética) se entiende el conjunto de genes que un individuo tiene. Sin embargo, el medio ambiente en el que un organismo vive también puede influir en cómo se muestran sus rasgos y, por lo tanto, en su fenotipo. Esta interacción entre genotipo y ambiente es muy importante para programas de mejoramiento genético de manera que un programa tendrá que considerar el entorno en el que se pretende hacer crecer a los individuos. Por ejemplo, si se van a cultivar árboles en suelos secos o infértiles, el programa de cría deberá producir individuos que tienen genotipos bien adaptados a esos sitios (West, 2006).

El genotipo y el ambiente en conjunto determinan los rasgos de un organismo que se pueden ver y medir (su fenotipo). Algunos rasgos están determinados solo por un gen y son conocidos como rasgos cualitativos. Sin embargo, la mayoría de los rasgos de interés productivo en animales y plantas (incluidos los árboles) están determinados por muchos genes y se conocen como rasgos cuantitativos. Debido a que muchos alelos están involucrados, los individuos muestran una variación más o menos continua en estas características. En los árboles, los rasgos cuantitativos incluyen tasa de crecimiento, densidad de la madera o resistencia al ataque por parte de plagas y enfermedades. Debido a la cantidad de alelos involucrados, los rasgos cuantitativos son mucho menos heredables que los rasgos cualitativos (West, 2006).

Mediante el uso de metodologías adecuadas es posible conocer qué parte del fenotipo de un individuo está determinado por su genotipo y qué tanto del fenotipo es heredable a su progenie. La contribución genética se expresa generalmente como la heredabilidad del carácter evaluado, es decir, como la proporción de la varianza fenotípica observada que es debida a efectos genéticos (Lynch y Walsh, 1998; Falconer y Mackay, 1996; Falconer, 1989).

1.2.2 Ciclo de mejoramiento genético forestal

En el desarrollo de un programa de mejoramiento genético forestal se establecen diferentes poblaciones, cada una de las cuales tienen objetivos específicos que en conjunto permitirán completar al menos un ciclo de mejoramiento (Figura 1). Las poblaciones más comunes en programa de mejora son:

1. Población base o base genética (también llamada variabilidad original, recurso genético, o población externa), contiene todo el recurso de genotipos disponibles para el programa. Consiste en los bosques nativos y áreas de plantaciones existentes a las cuales el programa tiene acceso.
2. Población de selección, consiste en el grupo de individuos que conforman el pool genético del programa de mejora. Dichos individuos son hijos de árboles

pertenecientes a la población base de la especie (bosques nativos y plantaciones). Es la población con el cual los mejoradores de árboles trabajan más intensamente en su programa de mejoramiento.

3. Población de cría (o población de reproducción), es aquella en la cual los genotipos seleccionados (en base al comportamiento de sus progenies) se cruzan entre sí, mediante polinización abierta o controlada, para generar una nueva población de selección. Es decir, los individuos que componen esta población serán los progenitores de la siguiente generación de mejora.
4. Pruebas de progenie (o test genéticos), son un tipo especial de población cuyo objetivo principal es evaluar el comportamiento del pool genético con que cuenta el programa de mejoramiento. La información generada en estas poblaciones es fundamental para el proceso de selección, por lo que son consideradas como el centro del programa de mejora.

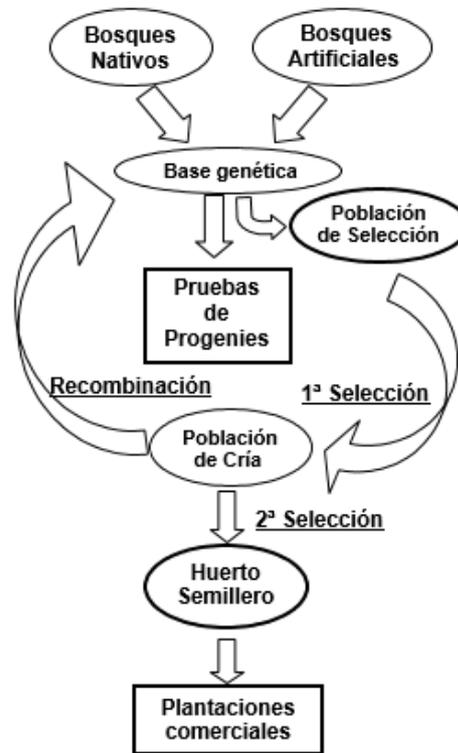


Figura 1. Principales componentes y actividades del ciclo de mejoramiento genético forestal (en base a Balmelli y Resquín, 1998, adaptado de White and Hodge, 1989).

1.2.3 Parámetros genéticos poblacionales

Los parámetros genéticos permiten conocer la variabilidad genética existente en la población para determinada característica, así como el grado de control genético y la magnitud de la interacción genotipo-ambiente. También permiten conocer el signo y la magnitud de la asociación genética entre diferentes características. Sin embargo, en todos los casos los parámetros dependen de la población y de las condiciones ambientales en que se realiza la evaluación, por lo cual los valores estimados no deben extrapolarse a otras situaciones.

1.2.3.1 Heredabilidad

La heredabilidad mide el grado de correspondencia entre el valor fenotípico y el valor genético. El intervalo de este parámetro es de 0 a 1, indicando cerca de cero una fuerte influencia ambiental, mientras que valores cercanos a la unidad representan un fuerte control genético.

La heredabilidad en sentido estricto expresa hasta qué punto los fenotipos (de la descendencia) están determinados por los genes transmitidos por los padres (Falconer y Mackay, 1996), o dicho de otra forma, qué proporción de la variación total observada está explicada por la variación genética en la población. Para obtener estimaciones de la heredabilidad, existen tres métodos: por componentes de varianzas, por análisis de regresión, y por medio de la respuesta a la selección (Lynch y Walsh, 1998; Falconer y Mackay, 1996).

En general, las estimaciones de heredabilidad se realizan mediante el primer método, es decir mediante el análisis de los componentes de varianza. Éste es un método estadístico a través del cual la variación total existente en un ensayo puede dividirse en sus componentes genético y ambiental y determinar las interacciones de ambos (Zobel y Talbert, 1994). Para estimar la heredabilidad se requiere igualar los componentes estadísticos de la varianza con sus contrapartes genéticas, tales como el componente de la varianza genética aditiva ($\sigma^2 A$) y de la varianza fenotípica ($\sigma^2 p$). Por ejemplo, para el análisis de información obtenida de medios hermanos, el componente de varianza de familia ($\sigma^2 F$) es igual a un cuarto de la varianza genética aditiva ($1/4 \sigma^2 A$) (Zobel y Talbert, 1994). La heredabilidad de una característica es en sí misma un buen indicador de la respuesta que tendrá la selección. Con valores inferiores a 0.1 se obtendrán bajas ganancias en ese rasgo en la siguiente generación, con valores en el rango de 0,1-0,3 se esperan ganancias moderadas, mientras que con valores superiores a 0,3 se obtendrán apreciables ganancias genéticas (Cotterill y Dean, 1990).

1.2.3.2 Correlaciones genéticas

Las correlaciones genéticas entre características indican el grado con que una característica cambia como resultado del cambio en otra característica. Por lo tanto, son útiles para determinar la respuesta de la selección indirecta, es decir, de la selección de una característica con el fin de mejorar otra característica (Zobel y Talbert, 1994). En los estudios genéticos es necesario distinguir dos causas de correlaciones entre caracteres: genéticas y ambientales. La causa genética de la correlación es principalmente la pleiotropía, es decir, la propiedad de un gen de afectar dos o más caracteres (Falconer y Mackay, 1996).

El primer problema a considerar en la estimación de las correlaciones entre caracteres es como las correlaciones genéticas y ambientales se combinan para dar una correlación fenotípica directamente observable. Si ambos caracteres tienen una baja heredabilidad, la correlación fenotípica estará determinada fundamentalmente por la correlación ambiental, y si poseen una elevada heredabilidad, la correlación genética será la más importante (Roff y Mousseau, 1987). La forma de estimar las correlaciones genéticas es análoga a la estimación de la heredabilidad, partiendo de la similitud entre parientes, pero descomponiendo también los componentes causales de covarianza entre dos caracteres (West, 2006).

1.2.3.3 Interacción genotipo-ambiente

Un aspecto de gran importancia para los programas de mejoramiento genético es la interacción genotipo-ambiente. Este parámetro permite conocer si existen cambios en el comportamiento relativo de determinados genotipos cuando se cultivan en diferentes ambientes. La magnitud de la interacción genotipo-ambiente para una característica puede estimarse en base a los componentes de varianza y covarianza obtenidos en la evaluación en dos sitios (correlación genética entre sitios). Una forma alternativa, aplicable a dos o más sitios analizados en conjunto, es la correlación Tipo B propuesta por Burdon (1977), estimada como la proporción que representa la

varianza de familia en relación a la suma de la varianza de familia y la varianza de interacción sitio por familia.

1.2.4 Selección de progenitores

Una vez que se ha establecido una población de selección y se ha realizado la evaluación del pool genético, el siguiente paso en cada generación del programa de mejoramiento consiste en seleccionar los individuos (o progenitores) que constituirán la población de cría y/o la población de reproducción. Esto se hace mediante la selección de los individuos con los mayores valores de cría (también llamados valores aditivos) para los rasgos que se desean mejorar. El valor de cría de un individuo es una estimación del valor genético aditivo para determinada característica, es decir, la parte del valor genético que puede ser transmitido a la descendencia. Los valores de cría se determinan mediante la evaluación de la descendencia de cada individuo en ensayos denominados pruebas de progenie e indican cuánto más grande (o más chico) es el valor esperado del rasgo analizado en la descendencia del individuo respecto al promedio de la población. De esta forma, los valores de cría no son valores absolutos, sino relativos a la media de la población. Las pruebas de progenes permiten estimar los valores de cría de los padres (valores de cría parentales) y de los individuos (valor de cría individual), lo que permite seleccionar las mejores familias y los mejores individuos en la población de selección.

West (2006), afirma que cualquiera que sea el método utilizado para seleccionar individuos de la población reproductora, hay varios aspectos que deben tenerse en cuenta:

- Se debe tomar una decisión sobre cuántos individuos seleccionar. Cuantos menos individuos se seleccionen, es decir, más intensiva es la selección, más alto será el valor de cría promedio y mayores serán las ganancias genéticas en su descendencia. Sin embargo, cuanto mayor sea la intensidad de selección, más restringido será el rango de genotipos representados entre los descendientes. Esto podría limitar las oportunidades para una selección posterior, especialmente si el objetivo de cría del

programa cambia con el tiempo, ya que alelos deseables para algunos rasgos pueden haberse perdido de la población reproductora.

- Cada generación del programa de cría puede tomar muchos años. Para minimizar el tiempo involucrado en cada generación, es necesario evaluar los rasgos de la descendencia tan temprano en su vida como sea posible, para que la próxima generación de selección y apareamiento se puede iniciar. Sin embargo, los rasgos fenotípicos exhibidos por un árbol joven pueden ser bastante diferente de los que tendrá cuando haya crecido hasta la edad a la que normalmente se cosecharía en una plantación. Para hacer frente a este problema, los mejoradores de árboles dedican considerables esfuerzos para encontrar la edad más temprana en la que se puede medir un rasgo en un individuo y aun así ser un indicador confiable de ese rasgo a la edad objetivo.

La característica objetivo en un plan de mejoramiento genético debe estar al menos bajo moderado control genético y debe tener un valor económico considerable (Zobel y Talbert, 1994). La productividad, que depende tanto del volumen individual como de la sobrevivencia, es uno de los factores de mayor incidencia en la rentabilidad para cualquier producto final (Balmelli, 2001), siendo por tal motivo uno de los principales objetivos de selección de los programas de mejoramiento genético forestal.

1.2.4.1 Métodos de selección

De acuerdo con Eldridge et al. (1994), para que la selección logre ganancias genéticas sustanciales, debe existir amplia variación de la característica deseada en la población y una alta heredabilidad. Si la selección es dirigida a muchas características a la vez, la intensidad de selección será menor y se lograrán menores ganancias genéticas en cada característica. Por lo tanto, es necesario decidir las variables de mayor importancia y concentrarse en ellas.

De acuerdo a Zobel y Talbert (1994), existen varios métodos de selección que el mejorador puede utilizar, dependiendo del tipo de información disponible, entre los

cuales los más comunes son: selección masal, selección en base al valor de cría y selección por índice.

La selección masal implica la selección de los individuos únicamente con base en sus fenotipos, sin importar la información en torno al rendimiento de sus ancestros, fratrias, la progenie u otros individuos relacionados. La selección masal funciona mejor en el caso de características altamente heredables, donde el fenotipo es un buen reflejo del genotipo. Este método de selección es el utilizado cuando no se conoce el parentesco entre los individuos (por ejemplo, para seleccionar individuos en plantaciones comerciales).

Para implementar selección en base al valor de cría es necesario instalar pruebas de progenie que permitan estimar los valores de cría de los progenitores. De esta forma, la selección de árboles progenitores se realiza en base al comportamiento de sus progenies. Este método de selección es utilizado para depurar huertos semilleros (en base a los valores de cría parentales) y para seleccionar individuos a ser utilizados como progenitores en cruzamientos controlados o para su clonación (en base a los valores de cría individuales).

La selección por índice de selección se aplica cuando el programa de mejora genética tiene como objetivo lograr ganancias en más de un rasgo. Falconer y Mackay (1996) y Cotterill y Dean (1990) han discutido varias formas de selección para rasgos múltiples y concluyen que el método más adecuado es el de selección por índice. Este método considera todos los rasgos deseados, le asigna a cada rasgo un coeficiente de acuerdo a su importancia relativa y encuentra un compromiso entre ellos para determinar qué individuos deberían ser seleccionados.

1.2.4.2 Estimación de valores de cría

Como se mencionó anteriormente, los valores genéticos (o valores de cría) se utilizan para rankear y seleccionar progenitores y/o individuos. Si se formula la ecuación de un modelo lineal mixto y se conocen las varianzas y covarianzas de las

variables del modelo, entonces se puede obtener los BLUE (best linear unbiased estimator o mejor estimador lineal insesgado) de los efectos fijos del modelo y los BLUP (best linear unbiased predictor o mejor predictor lineal insesgado) de los efectos aleatorios del modelo. La propiedad estadística de “mejor” indica que es un estimador de mínima varianza de entre todos los estimadores lineales e insesgados. BLUP usa el término predictor en lugar de estimador porque, técnicamente, una media se puede estimar porque es un parámetro de la población a la que se refiere el modelo, pero un valor individual para una variable aleatoria solo se puede predecir. Es decir, en un ensayo de progenie, se puede estimar el promedio de una repetición o de todo un ensayo (BLUE) y se puede predecir el valor genético de una familia o de un árbol particular (BLUP) (Balocchi y De ver, 1994).

1.3 ANTECEDENTES Y JUSTIFICACIÓN

La inexistencia de una fuente de semilla mejorada localmente llevó a que en Uruguay se utilizaran semillas de origen desconocido y sin evaluación genética local, generando montes con bajas tasas de crecimientos y/o fustes con problemas de forma (rectitud). Por ese motivo, y con el fin de producir semilla mejorada localmente y cubrir las necesidades de semilla de viveristas y productores agropecuarios (forestales y ganaderos), en el año 2007 el Programa Forestal del INIA inició un Plan de Mejoramiento Genético en *E. tereticornis* (Resquín y Balmelli, 2008).

La primera etapa del plan de mejoramiento de *E. tereticornis* del INIA consistió en la formación de una amplia base genética a partir de dos fuentes de recursos genéticos: el área de distribución natural de la especie (Este de Australia) y plantaciones locales (principalmente montes de abrigo y sombra). Posteriormente se inició la evaluación del comportamiento productivo del pool genético en diferentes sitios, para lo cual se instalaron cuatro pruebas de progenie (en los departamentos de Rivera, Durazno y Treinta y Tres) y un huerto semillero (en la Unidad Experimental La Magnolia). En base a la evaluación del comportamiento productivo, en 2013 se realizó el primer raleo genético en el huerto semillero, eliminándose las familias e individuos de peor comportamiento. Las próximas etapas del plan de mejora son

completar la primera generación (mediante un segundo raleo genético del huerto semillero) e iniciar la segunda generación de mejoramiento.

Con el propósito de contribuir a la toma de decisiones en dicho plan y utilizando información obtenida en las pruebas de progenie de primera generación, en esta investigación se plantearon tres objetivos con sus correspondientes hipótesis.

1.4 OBJETIVOS

1. Identificar las procedencias de mejor comportamiento productivo en las condiciones agroecológicas de Uruguay.

Hipótesis: La evaluación del comportamiento del pool genético de primera generación permite identificar procedencias de buen desempeño productivo en Uruguay.

2. Estimar parámetros genéticos poblacionales para las características de interés.

Hipótesis: La estimación de parámetros genéticos poblacionales permite orientar la estrategia de mejoramiento, tanto en la primera como en la segunda generación.

3. Estimar la ganancia genética a obtenerse mediante la selección de los mejores progenitores en el huerto semillero.

Hipótesis: La estimación de valores de cría parentales permite la selección de los mejores progenitores y la estimación de la ganancia genética esperada.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1 POBLACIÓN EVALUADA Y SITIOS DE ESTUDIO

La información analizada proviene de la población de selección de *Eucalyptus tereticornis* del Programa Forestal del INIA. El pool genético está formado por tres fuentes de semilla: bosque nativo (procedencias australianas) y plantaciones comerciales locales (procedencias de Uruguay y Argentina). La primera de estas fuentes de semilla fue adquirida en el CSIRO (Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization, Australia) y está representada por 100 familias de medios hermanos, provenientes de 20 procedencias que cubren buena parte de la distribución natural de la especie (Cuadro 1 y Figura 2). La segunda fuente de semilla está representada por 113 familias de medios hermanos, provenientes de 18 plantaciones de Uruguay en las cuales se seleccionaron individuos por crecimiento y forma del fuste (Cuadro 2 y Figura 3)¹. La tercer fuente de semilla incluye 5 familias de medios hermanos introducidas desde Argentina, provenientes del plan de mejoramiento genético del CIEF (Centro de Investigación y Experimentación Forestal).

¹ Los detalles de la selección local pueden consultarse en Resquin y Balmelli (2008).

Cuadro 1. Ubicación geográfica de las procedencias introducidas desde Australia y número de individuos de cada procedencia en evaluación.

Localidad (Ref. en Fig. 1)	Estado	Nº familias	Latitud (S)	Longitud (E)	Altitud (m)
Kalpower	QLD	5	24° 40'	151° 19'	350
Raglan Creek	QLD	5	23° 43'	150° 52'	20
Calliope River	QLD	5	23° 57'	151° 09'	30
Marlborough	QLD	5	22° 52'	149° 48'	100
S OF Loch Sport	VIC	8	38° 03'	147° 01'	2
Cardwell	QLD	5	18° 10'	145° 58'	84
MillStream Archer Creek	QLD	4	17° 39'	145° 21'	670
Crediton SF	QLD	9	21° 17'	148° 31'	730
Warwick	QLD	5	28° 15'	152° 05'	450
Buckenbowra SF	NSW	5	35° 40'	150° 07'	110
Yurammie SF	NSW	4	36° 49'	149° 45'	170
Maryland	NSW	8	28° 29'	152° 05'	750
Loch Sport	VIC	2	38° 03'	147° 36'	5
Selection Flat SF559	NSW	10	29° 10'	152° 58'	40
N OF Woolgoolga	NSW	1	29° 55'	153° 12'	30
W OF Warwick	QLD	3	28° 11'	151° 39'	485
Bunya SF	QLD	1	26° 48'	151° 35'	440
SW of Mount Garnet	QLD	1	18° 24'	144° 45'	890
Burdekin River	QLD	8	19° 48'	146° 04'	291
MT Garnet	QLD	6	17° 40'	145° 00'	640

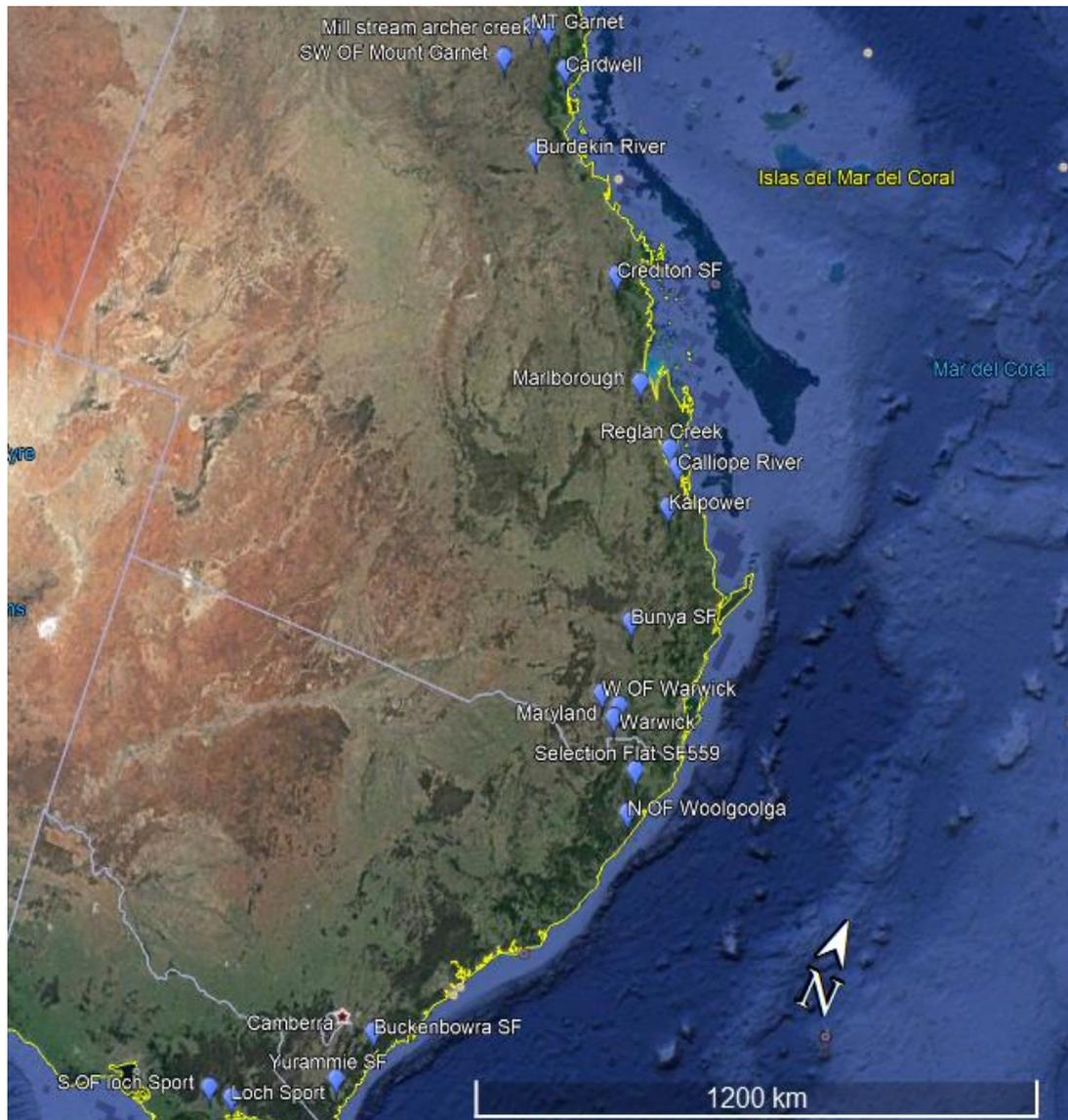


Figura 2. Ubicación geográfica de las procedencias australianas que forman parte del pool genético analizado.

Cuadro 2. Principales características de las plantaciones locales prospectadas y número de árboles seleccionados.

Referencia (en Fig. 2)	Departamento	Paraje o Ubicación	Nº árboles
1	Durazno	Villasboas	22
2	Tacuarembó	Ruta 5, km 414	3
3	Tacuarembó	Balneario Iporá	8
4	Tacuarembó	Camino a Grutas	14
5	Tacuarembó	Camino a Grutas	1
6	Tacuarembó	Paso del Cerro	3
7	Rivera	Santa María	5
8	Rio Negro	La Negra	1
9	Rio Negro	La Portuguesa	5
10	Tacuarembó	Ruta 59	2
11	Rivera	Nueva Esperanza	7
12	Paysandú	La Palma	6
13	Paysandú	Santa Magdalena	4
14	Tacuarembó	La Rosada	7
15	Durazno	La Teja	2
16	Paysandú	La Chirimoya	7
17	Rio Negro	Algorta	9
18	Rio Negro	El Tabaré	7

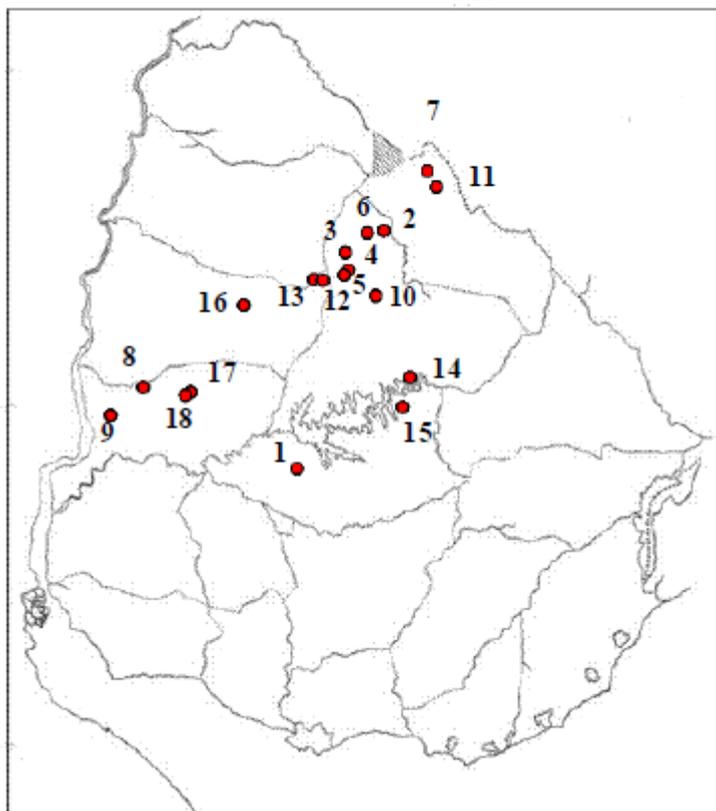


Figura 3. Ubicación geográfica de las plantaciones locales en donde fueron seleccionados los individuos que forman parte del pool genético analizado (Resquín y Balmelli, 2008).

La evaluación del comportamiento productivo del pool genético se realizó en cuatro pruebas de progenie instaladas en los departamentos de Tacuarembó, Durazno y Treinta y Tres en los años 2008 y 2009. El diseño experimental utilizado fue de bloques completos al azar, con parcelas de una planta y 19 a 21 repeticiones. La ubicación y características de cada ensayo se presentan en el Cuadro 3.

Cuadro 3. Ubicación y principales características de los ensayos evaluados.

	Prueba 1	Prueba 2	Prueba 3	Prueba 4
Localidad	Ruta 5 km 438, Rivera	El Carmen, Durazno	Carlos Reyles, Durazno	Vergara, Treinta y Tres
Grupo de suelo	7,31	8,7	1,11b	2,20
Fecha de plantación	oct-2008	nov-2008	mar-2009	dic-2008
Superficie (ha)	4,5	4,1	4,2	4,2
Diseño experimental	BCA con 21 repeticiones	BCA con 20 repeticiones	BCA con 20 repeticiones	BCA con 19 repeticiones
Numero de progenies	209	203	154	189
Marco plantación (m)	4 x 2,5	3,9 x 2,5	4 x 2,5	4 x 2,5

Las pruebas se instalaron en suelos contrastantes. La prueba N° 1 se instaló sobre un Acrisol Ocrico Típico (Pradera Arenosa roja), muy profundo, de textura arenosa franca, color pardo rojizo, fertilidad muy baja y bien drenado. En la prueba N° 2 los suelos son Brunosoles Subéutricos/Dístricos Lúvicos (Típicos) (Praderas Pardas máximas), profundos, de color pardo y pardo oscuro, textura franca y franco arenosa, bien drenados y de fertilidad media y algo baja. En la prueba N° 3 los suelos son Litosoles Subéutricos Melánicos, Ródicos, suelos en su mayoría superficiales asociados a suelos de profundidad moderada, de textura franco-arcillosa, bien drenados, de color pardo claro y fertilidad baja. En la prueba N° 4 los suelos dominantes son Argisoles Subéutricos Melánicos/Ócricos, Típicos, de textura franca, fertilidad baja, drenaje regular y de color pardo claro (DGRN, 2018).

2.2 CARACTERÍSTICAS EVALUADAS

Para la evaluación del crecimiento se midió la altura total de todos los árboles en cada ensayo al 1er, 3er, 5to y 9no año, con hipsómetro Vertex modelo IV HS 102, y el DAP al 3er, 5to y 9no año, mediante cinta diamétrica. Con dichos datos se calculó

la sobrevivencia en cada momento (edad). Para la evaluación de la forma del fuste se midió la rectitud al año 5 y 9 y la presencia de bifurcaciones al año 9. En ambos casos se utilizaron escalas subjetivas, del 1 al 3 para rectitud de fuste y de 0 a 2 para presencia de bifurcaciones, donde el mayor valor corresponde a árboles más torcidos y en el caso de las bifurcaciones se tomó en cuenta la altura del árbol donde se producían (0= sin bifurcaciones, 1= presencia de una bifurcación hasta la mitad de la altura del árbol y 2= presencia de bifurcaciones a partir de la mitad superior del árbol). Para la obtención del volumen individual (total, con corteza), se utilizó la función general de volumen de un cilindro perfecto, aplicando un factor de forma de 0,4; ya que no hay una ecuación de volumen ajustada para esta especie, se descuenta el 40% del volumen de un cilindro perfecto con las dimensiones del árbol para corregir el ahusamiento.

$$\text{Volumen individual (m}^3\text{)} = \text{Pi}/4 * \text{DAP}^2 * \text{H} * \text{FF}$$

Donde DAP (m) es el diámetro a la altura del pecho; H (m) es la altura total y FF es el factor de forma.

2.3 ANÁLISIS ESTADÍSTICO

2.3.1 Comparación entre fuentes de semilla

Para conocer la aptitud de las diferentes poblaciones (Australia, Uruguay y Argentina) para las condiciones agroecológicas de Uruguay se analizó el volumen individual al año 9 en los cuatro sitios en conjunto mediante el siguiente modelo mixto en R 3.4.1 (R Core Team, 2015).

$$Y = \mu + \text{SITIO} + \text{REP}(\text{SITIO}) + \text{POB} + \text{SITIO.POB} + \varepsilon \quad (1)$$

Donde μ es la media general, SITIO es el efecto del ambiente, REP es el efecto de la repetición anidado en sitio, POB es el efecto de la población, SITIO.POB es el efecto de la interacción del ambiente por la población y ε es el residuo. Los efectos sitio y población se consideraron como fijos, mientras que el efecto de las repeticiones se consideró como aleatorio. La significancia de los efectos fijos del modelo se analizó

mediante el ANOVA, mientras que los contrastes de medias se realizaron mediante el test de Tukey HSD con un 95% de confianza.

2.3.2 Comparación a nivel de procedencias australianas

Dada la importancia del área de distribución natural de la especie como fuente de variabilidad genética para el programa de mejoramiento, se comparó el comportamiento productivo de las diferentes procedencias Australianas. Para identificar las mejores procedencias (orígenes) para las condiciones agroecológicas de Uruguay se analizó el volumen individual, la sobrevivencia, la rectitud del fuste y la presencia de bifurcaciones al año 9 en los cuatro sitios en conjunto mediante el siguiente modelo mixto en ASREML (Versión 3.0) (Gilmour et al., 2009):

$$Y = \mu + \text{SITIO} + \text{REP}(\text{SITIO}) + \text{ORI} + \text{SITIO}.\text{ORI} + \varepsilon \quad (2)$$

Donde μ es la media general, SITIO es el efecto del ambiente, REP es el efecto de la repetición anidado en sitio, ORI es el efecto del origen, SITIO.ORI es la interacción del ambiente por el origen y ε es el residuo. Los efectos sitio y origen se definieron como fijos, mientras que el efecto de las repeticiones como aleatorio. La significancia de los efectos fijos del modelo se analizó mediante el ANOVA y los contrastes de medias se realizaron mediante el test de Tukey HSD con un 95% de confianza.

2.3.3 Estimación de parámetros genéticos poblacionales

Los componentes de varianza se estimaron mediante modelos mixtos utilizando máxima verosimilitud restringida en ASREML (Versión 3.0) (Gilmour et al., 2009). Los modelos mixtos permiten distinguir entre factores con efectos fijos y aleatorios. Si los niveles de los factores usados son los niveles de interés específico, se dice que el factor es fijo, la aplicación radica en que las inferencias estadísticas que se hacen de estos factores se restringen a los niveles específicos estudiados. En cambio, cuando el

interés está en factores que tienen un gran número de posibles niveles y se seleccionan al azar dentro de estos niveles, entonces se dice que es factor aleatorio. Puesto que los niveles del factor utilizado se eligieron al azar, se hacen inferencias acerca de la población completa de los niveles del factor. Se supone que la población de los niveles del factor es de tamaño infinito o bien lo suficientemente grande para considerarla infinita (Montgomery, 2001).

El modelo utilizado para el análisis de las características de interés en cada ensayo (localidad) fue el siguiente:

$$Y = \mu + \text{REP} + \text{POB} + \text{PRO}(\text{POB}) + \text{FAM}(\text{PRO}:\text{POB}) + \varepsilon \quad (3)$$

Donde Y es la observación individual; μ es la media general; REP es el efecto de la repetición (bloque); POB es el efecto de la población (fuente de semilla); PRO es el efecto del origen o procedencia (anidado en población); FAM es el efecto de la familia (anidado en procedencia y población) y ε es el error (o residuo). La población se consideró como efecto fijo, mientras que la repetición, la procedencia y la familia fueron consideradas como efectos aleatorios.

Para el análisis conjunto de los cuatro ensayos se utilizó el siguiente modelo estadístico:

$$Y = \mu + \text{SITIO} + \text{REP}(\text{SITIO}) + \text{POB} + \text{PRO}(\text{POB}) + \text{FAM}(\text{PRO}:\text{POB}) + \text{SITIO}.\text{PRO}(\text{POB}) + \text{SITIO}.\text{FAM}(\text{PRO}:\text{POB}) + \varepsilon \quad (4)$$

Donde Y es la observación individual; μ es la media general; SITIO es el efecto del ambiente; REP es el efecto de la repetición (bloque) anidado en sitio; PRO es el efecto del origen o procedencia anidado en población; FAM es el efecto de la familia, anidado en procedencia y población; SITIO.PRO es el efecto de la interacción del ambiente por la procedencia; SITIO.FAM es el efecto de la interacción del ambiente por la familia y ε es el error (o residuo). El sitio y la población se consideraron como efectos fijos, mientras que la repetición, la procedencia y la familia (así como las interacciones) fueron consideradas como efectos aleatorios.

Para el análisis de la sobrevivencia se utilizó un modelo binomial (vivo/muerto 0/1) ligado a una función probit.

2.3.3.1 Heredabilidad

La heredabilidad individual en sentido estricto (h^2) para cada característica se calculó como:

$$h^2 = \sigma^2_A / \sigma^2_P$$

Donde σ^2_A corresponde a la varianza aditiva y σ^2_P corresponde a la varianza fenotípica.

La varianza entre familias corresponde a la covarianza entre medios hermanos, la que a su vez representa un cuarto de la varianza genética aditiva. Sin embargo, en el caso de los eucaliptos generalmente se asume un 30% de autofecundación, lo que equivale a un coeficiente de parentesco de 0,4 en lugar de 0,25 (Volker et al., 1990). De esta forma, la varianza aditiva (σ^2_A) se estimó multiplicando la varianza de familias por 2,5.

$$\sigma^2_A = 2,5 \sigma^2_F$$

Por otra parte, la varianza fenotípica total corresponde a la suma de todos los componentes de varianza en los cuales participan las familias (Balocchi y De ver, 1994). Por lo tanto, para cada sitio analizado individualmente y para los cuatro sitios analizados en conjunto, las varianzas fenotípicas (σ^2_P) se calcularon respectivamente como:

$$\sigma^2_P = \sigma^2_F + \sigma^2_\varepsilon \quad (\text{modelo 3}) \quad \text{y} \quad \sigma^2_P = \sigma^2_F + \sigma^2_{SF} + \sigma^2_\varepsilon \quad (\text{modelo 4})$$

Donde σ^2_F es la varianza de familias; σ^2_{SF} es la varianza de la interacción sitio-familia y σ^2_ε es la varianza del error (o residual).

2.3.3.2 Correlaciones genéticas entre características

Se estimaron las correlaciones genéticas de todas las variables (altura, DAP, presencia de bifurcaciones y rectitud de fuste en los distintos años de medición) con el volumen individual al año 9, ya que ésta es la principal variable de interés para la selección de los progenitores. Las correlaciones genéticas se estimaron en ASReml para los cuatro sitios analizados en conjunto (modelo 4), utilizando los componentes de varianza obtenidos para cada característica como valores de inicio.

2.3.3.3 Interacción genotipo-ambiente

La interacción genotipo-ambiente fue estimada para volumen individual al año 9. Para cuantificar la magnitud de esta interacción se utilizaron dos procedimientos. Por un lado, se estimó la correlación genética entre pares de sitios, mediante la correlación de los valores de cría obtenidos para cada sitio. Por otro lado, para el conjunto de sitios se estimó la correlación genética Tipo B (r_g) propuesta por Burdon, (1977):

$$r_g = (\sigma_F^2) / (\sigma_F^2 + \sigma_{SF}^2)$$

Donde σ_F^2 es la varianza de familias y σ_{SF}^2 es la varianza de la interacción sitio-familia obtenida con el modelo (4).

2.3.4 Selección de progenitores y estimación de ganancias genéticas

En el año 2009 el Programa Forestal del INIA instaló, en la Unidad Experimental La Magnolia (Tacuarembó), la población de selección de *E. tereticornis*. Esta población funcionó inicialmente como prueba de progenies y posteriormente fue transformada, mediante un raleo genético, en población de cría y huerto semillero. El diseño experimental era de bloques completos al azar (BCA), con parcelas de una

planta y 10 repeticiones, y originalmente estaba compuesta por 163 familias. En el año 2013 se realizó la primera selección (primer raleo genético) en base a volumen individual al año 3 y a resistencia a Mancha amarilla. En este capítulo, y teniendo en cuenta que el objetivo de mejoramiento del Programa es el aumento de la productividad, se estimaron las ganancias genéticas que se podrían haber obtenido mediante un raleo genético por volumen mediante simulación de selección a diferentes edades, seleccionando en todos los casos el 30% de los mejores progenitores.

2.3.4.1 Estimación de valores de cría e índice de selección

La estimación de los valores de cría se realizó en base a los datos obtenidos en las pruebas de progenie descritas en el punto 2.1 (Cuadro 3). Los valores de cría de cada progenitor, tanto para volumen individual como para sobrevivencia al año 9, se obtuvieron mediante la estimación de los BLUPs en ASReml. Para la predicción de los valores de cría se analizaron los cuatro ensayos en conjunto, utilizando el modelo 4 (descrito en el punto 2.3.3).

Para rankear a los progenitores se calculó un índice de selección al año 9 con los valores de cría parentales para volumen individual (V) y sobrevivencia (S). Los valores de cría (VC) para ambas características fueron estandarizados para que fuesen comparables y posteriormente fueron ponderados con pesos relativos de 70% y 30%, para volumen y sobrevivencia, respectivamente.

De esta forma, el índice de selección de familias se calculó como:

$$\text{Índice de selección} = (VC V9*0,7 + VC S9*0,3)$$

2.3.4.2. Estimación de ganancias genéticas esperadas

La respuesta a la selección para volumen individual a diferentes edades se estimó con la siguiente ecuación (Falconer y Mackay, 1996):

$$\Delta G = h^2 * \sigma_y * i$$

Dónde h^2 es la heredabilidad de la característica; i es la intensidad de selección y σ_y es la desviación estándar fenotípica de la característica.

A su vez, con el propósito de determinar la edad de selección más adecuada para maximizar las ganancias genéticas por unidad de tiempo, en volumen al año 9, se calculó la respuesta correlacionada por la selección a diferentes edades con la fórmula (Falconer y Mackay, 1996):

$$\Delta G = h_x * h_y * r_{g_{xy}} * \sigma_y * i / t$$

Dónde h_x es la raíz cuadrada de la heredabilidad de volumen al año 3 o al año 5; h_y es la raíz cuadrada de la heredabilidad de volumen al año 9; $r_{g_{xy}}$ es la correlación genética entre las variables X e Y (volumen al año 3 o 5 y volumen al año 9); σ_y es la desviación estándar fenotípica de la variable Y (volumen al año 9); i es la intensidad de selección y t es la edad de selección (3, 5 o 9 años).

3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

3.1 IDENTIFICACIÓN DE LAS MEJORES PROCEDENCIAS PARA URUGUAY

3.1.1 Valores fenotípicos de las características evaluadas

Si bien la comparación del comportamiento productivo en cada sitio no es un objetivo del estudio, en el Cuadro 4 se presentan como referencia los valores promedio de las características evaluadas en cada edad y para cada ensayo.

Cuadro 4. Comportamiento productivo (valores fenotípicos promedio) en cada sitio y edad de evaluación.

Sitio	Característica/Edad	1 año	3 años	5 años	9 años
Carmen	DAP (cm)	-	6,7	-	14,4
	Altura (m)	-	6,1	-	14,9
	Volumen (m ³)	-	0,01	-	0,12
	Sobrevivencia (%)	-	82,0	-	78,0
Carlos Reyles	DAP (cm)	-	6,7	12,1	16,3
	Altura (m)	0,42	5,9	11,0	16,3
	Volumen (m ³)	-	0,01	0,06	0,17
	Sobrevivencia (%)	92,6	85,4	76,5	76,3
Rivera	DAP (cm)	-	8,9	12,9	17,8
	Altura (m)	1,7	8,0	12,1	18,4
	Volumen (m ³)	-	0,02	0,07	0,22
	Sobrevivencia (%)	80,7	73,7	70,2	67,0
Vergara	DAP (cm)	-	3,8	-	15,9
	Altura (m)	0,84	3,5	-	14,9
	Volumen (m ³)	-	0,003	-	0,15
	Sobrevivencia (%)	56,5	56,4	-	51,6

Vergara fue el sitio menos productivo, debido principalmente a la baja sobrevivencia (casi el 50% de los individuos murieron antes del primer año), con un volumen por hectárea al año 9 de 77,4 m³, lo que representa un IMA de 8,6 m³/ha/año. Carmen y Carlos Reyles presentaron productividades intermedias, con volúmenes por hectárea de 95,9 y 129,7 m³, y un IMA de 10,6 y 14,4 m³/ha/año, respectivamente. Rivera fue el sitio más productivo, con un volumen por hectárea al año 9 de 147,4 m³, lo que representa un IMA de 16,4 m³/ha/año.

3.2 COMPORTAMIENTO DE LAS DIFERENTES FUENTES DE SEMILLA

El efecto del ambiente (sitio), de la fuente de semilla (población) y de la interacción entre ambos factores sobre las características evaluadas al año 9 (volumen individual, sobrevivencia, rectitud de fuste y presencia de bifurcaciones) se presenta en el Cuadro 5.

Cuadro 5. Análisis de varianza a nivel de población para volumen individual, sobrevivencia, presencia de bifurcaciones y rectitud de fuste a los 9 años.

	Volumen	Sobrevivencia	Bifurcaciones	Rectitud
Población	p < 2,2e-16 **	p < 2,9e-06 **	p < 2,2e-16**	p < 1,7e-10**
Sitio	p < 2,2e-16 **	p < 2,2e-16**	p < 0,0006**	p < 9,5e-11 **
Población x Sitio	p < 9,1e-07**	p < 2,0e-06**	p < 2,7e-07**	p = 0,620 NS

** (diferencias significativas al 5%). NS (diferencias no significativas).

Existen diferencias significativas entre las poblaciones de *E. tereticornis* incluidas en el programa de mejoramiento genético del INIA y entre los sitios de evaluación para todas las características evaluadas. A su vez, la interacción población por sitio fue significativa para volumen, sobrevivencia y bifurcaciones. Si dicha

interacción se da por un cambio en el comportamiento relativo de las poblaciones en los diferentes sitios (interacción de ranking) es necesario analizar cada sitio por separado, mientras que si la interacción solo refleja un cambio en la magnitud de las diferencias entre poblaciones en los diferentes sitios (interacción de escala) es posible analizar los sitios en forma conjunta. Para determinar el tipo de interacción existente en cada característica se graficó el comportamiento de las diferentes poblaciones en cada uno de los sitios (Figuras 4, 5 y 6).

Para volumen individual al año 9, la población de Argentina fue significativamente superior a las otras dos poblaciones en todos los sitios, mientras que las poblaciones de Australia y Uruguay no difieren entre sí (Figura 4). Si bien la interacción población por sitio para volumen al año 9 fue estadísticamente significativa, se puede observar (Figura 4) que la misma es de escala y por lo tanto carece de importancia para el programa de mejoramiento genético. Para el conjunto de los sitios, la población Argentina alcanzó un valor promedio de volumen individual al año 9 de $0,28 \text{ m}^3$, mientras que las poblaciones Australiana y Uruguay alcanzaron valores medios de volumen individual de alrededor de $0,16 \text{ m}^3$. Estos resultados podrían reflejar el hecho de que la población Argentina ya tiene un ciclo completo de mejora genética, mientras que la población Uruguay solo cuenta con selección fenotípica de individuos y la población Australiana no tiene mejoramiento ni selección previa. Si bien sería esperable un mejor comportamiento productivo de la población Uruguay respecto a la Australiana, estos resultados podrían deberse a la existencia en la población Uruguay de diferentes grados de hibridación con *E. camaldulensis*, especie de menor crecimiento en Uruguay (Balmelli y Resquín, 2006b).

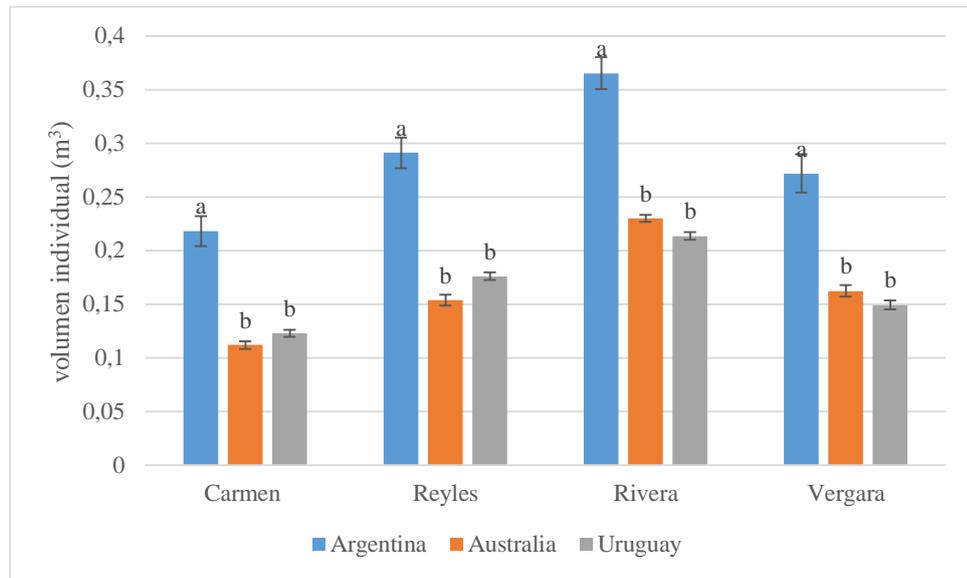


Figura 4. Volumen individual promedio (m³) al año 9 de crecimiento para las tres poblaciones en cada sitio. Letras distintas dentro de cada sitio indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre poblaciones. Las barras indican error estándar a nivel individual.

Si bien la interacción población por sitio para sobrevivencia al año 9 fue estadísticamente significativa, en la Figura 5 se puede observar que, salvo en Carmen, las tres poblaciones presentaron similar comportamiento en los diferentes sitios. En el análisis individual del sitio Carmen, único sitio donde las poblaciones se diferencian estadísticamente, la población Argentina fue la que presentó mayor sobrevivencia.

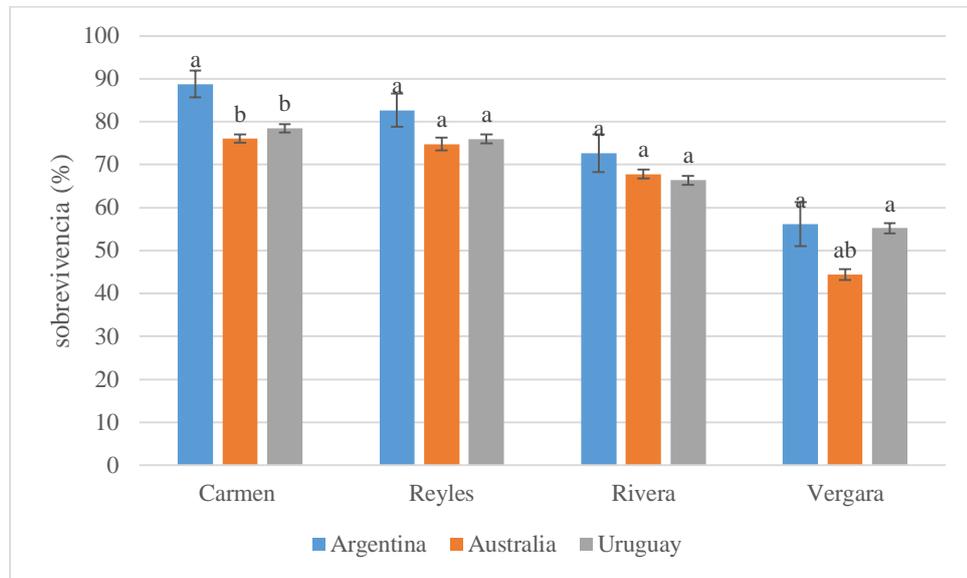


Figura 5. Supervivencia promedio (%) al año 9 de crecimiento para las tres poblaciones en cada sitio. Letras distintas dentro de cada sitio indican diferencias significativas ($p < 0.05$) entre poblaciones. Las barras indican error estándar a nivel individual.

A diferencia de lo observado para volumen y supervivencia, en el caso de las bifurcaciones existieron cambios en el comportamiento relativo de las poblaciones en los diferentes sitios (Figura 6). En Rivera y en El Carmen la población Australiana fue la que presentó peor comportamiento, mientras que en Carlos Reyles las poblaciones no se diferenciaron entre sí y en Vergara las poblaciones con mayor presencia de bifurcaciones fueron Argentina y Australia. La población Uruguaya fue la que presentó mejor comportamiento general (menor presencia de bifurcaciones), lo cual podría ser el resultado de la selección fenotípica de sus individuos.

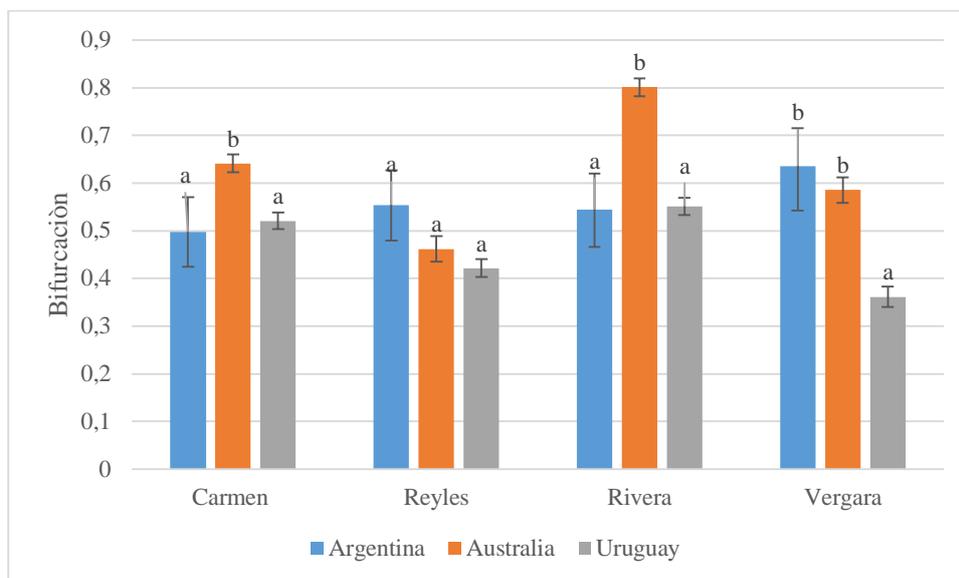


Figura 6. Presencia de bifurcaciones, promedio al año 9 de crecimiento, para las tres poblaciones en cada sitio. Letras distintas dentro de cada sitio indican diferencias significativas ($p < 0.05$) entre poblaciones. Las barras indican error estándar a nivel individual.

Como se vio en el Cuadro 5, la rectitud de fuste no presenta interacción población x sitio, por lo cual las diferencias entre poblaciones se analizaron para el conjunto de los ensayos (Figura 7). Las tres poblaciones se diferenciaron estadísticamente entre sí, siendo la población Argentina la de mejor comportamiento (valores bajos indican mayor rectitud) y la población Australiana la de peor comportamiento. La inexistencia de selección previa podría explicar la relativamente mala rectitud de fuste de la población Australiana.

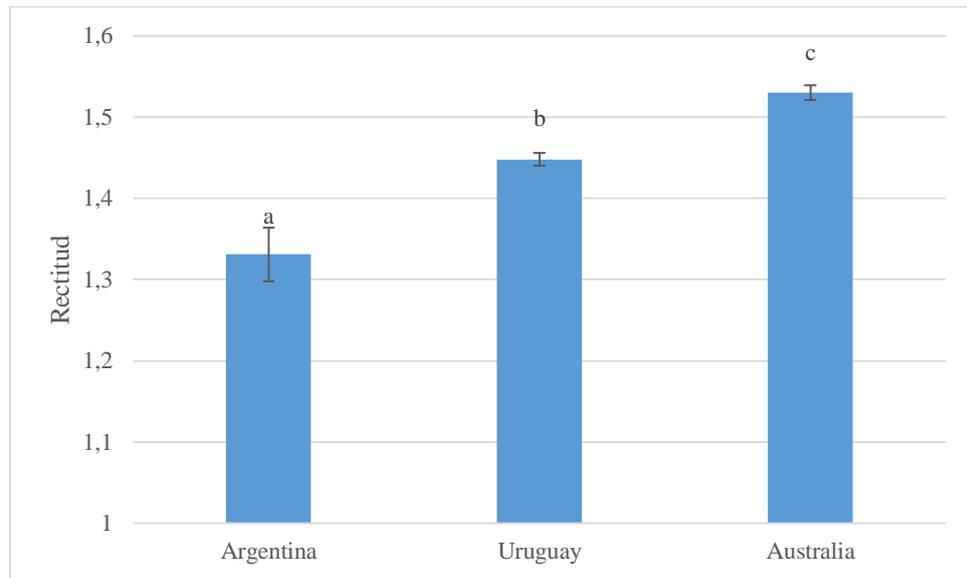


Figura 7. Rectitud de fuste al año 9 de crecimiento, promedio para los cuatro sitios, de las tres poblaciones. Poblaciones con letras distintas difieren significativamente al 5%. Las barras indican error estándar a nivel individual.

Los resultados obtenidos sugieren que la población Argentina, si bien está representada por una sola procedencia, es una fuente de semilla de muy buen comportamiento productivo en Uruguay, especialmente en lo referente al crecimiento individual y a la rectitud del fuste. Mientras tanto, la población Australiana presenta similar crecimiento y sobrevivencia que la población Uruguaya, pero peor forma de fuste (menor rectitud y mayor presencia de bifurcaciones).

3.3 COMPORTAMIENTO DE LAS DIFERENTES PROCEDENCIAS AUSTRALIANAS

El efecto de las procedencias, del ambiente (sitio) y de la interacción entre ambos factores sobre las características evaluadas al año 9 (volumen individual, sobrevivencia, rectitud de fuste y presencia de bifurcaciones) se presenta en el Cuadro 6.

Cuadro 6. Análisis de varianza a nivel de procedencia para volumen individual, sobrevivencia, presencia de bifurcaciones y rectitud de fuste a los 9 años.

	Volumen	Sobrevivencia	Bifurcación	Rectitud
Procedencia	$p < 2,2e-16^{**}$	$p < 2,61e-16^{**}$	$p < 4,4e-16^{**}$	$p < 2,2e-16^{**}$
Sitio	$p < 2,2e-16^{**}$	$p < 2,2e-16^{**}$	$p < 1,4e-09^{**}$	$p < 4,6e-11^{**}$
Procedencia x Sitio	$p < 2,2e-16^{**}$	$p < 2,3e-10^{**}$	$p < 0,0082^{**}$	$p = 0,1025$ NS

** (diferencias significativas al 5%). NS (diferencias no significativas).

El análisis a nivel de procedencia para las características evaluadas tuvo idénticos resultados que el análisis a nivel de poblaciones. En todas las características hay un efecto significativo de la procedencia y del sitio, y a excepción de la rectitud de fuste, también existió un efecto significativo de la interacción procedencia por sitio. Si bien la interacción procedencia por sitio es estadísticamente significativa, desde el punto de vista del programa de mejoramiento genético del INIA interesa saber que procedencias tienen mejor comportamiento general, es decir, para el conjunto de los sitios evaluados.

En la Figura 8 se observa que las procedencias Buckenbowra SF y Yurammie SF fueron las que presentaron mayor crecimiento, con un volumen individual promedio de alrededor $0,27 \text{ m}^3$. Las procedencias Selection Flat SF559 y Bunya SF también tuvieron buen crecimiento, con volúmenes individuales de $0,23$ y $0,22 \text{ m}^3$, respectivamente. Las demás procedencias presentaron volúmenes individuales por debajo de $0,20 \text{ m}^3$, sin diferencias estadísticas entre las mismas.

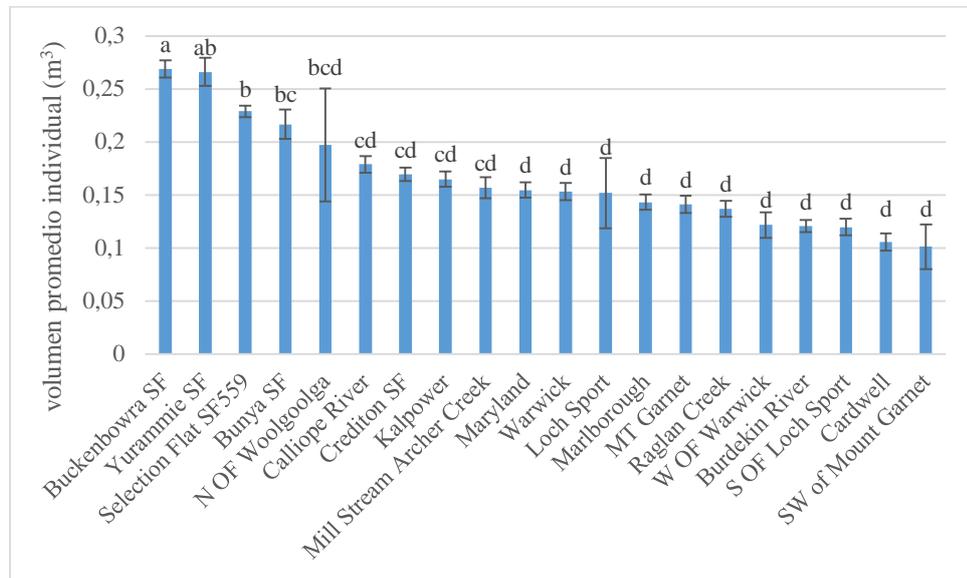


Figura 8. Volumen individual promedio al año 9 de crecimiento para las diferentes procedencias australianas en el conjunto de los sitios. Procedencias con letras distintas difieren estadísticamente al 5%. Las barras indican error estándar a nivel individual.

En el promedio de los sitios todas las procedencias tuvieron valores de sobrevivencia por debajo del 80%, sin diferencias importantes en dicha característica, salvo por las procedencias Cardwell y W of Warwick que obtuvieron valores cercanos al 50% (Figura 9).

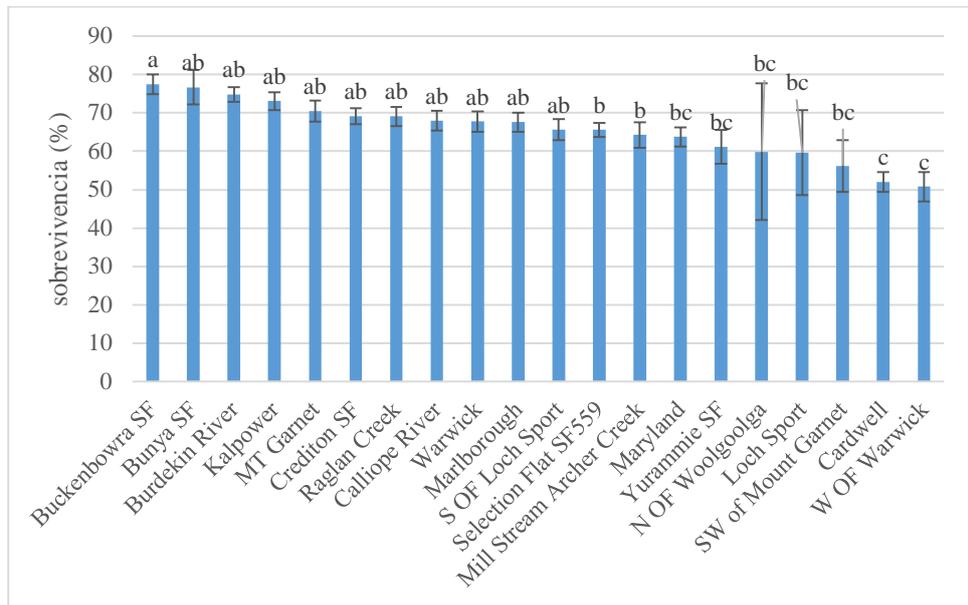


Figura 9. Sobrevivencia al año 9 de crecimiento para las diferentes procedencias australianas en el conjunto de los sitios. Procedencias con letras distintas difieren estadísticamente al 5%. Las barras indican error estándar a nivel individual.

La mayoría de las procedencias presentaron escasa presencia de bifurcaciones, siendo las procedencias Loch Sport, S of Loch Sport, Maryland y Bukenbowra SF las que presentaron peor comportamiento en dicha característica (Figura 10).

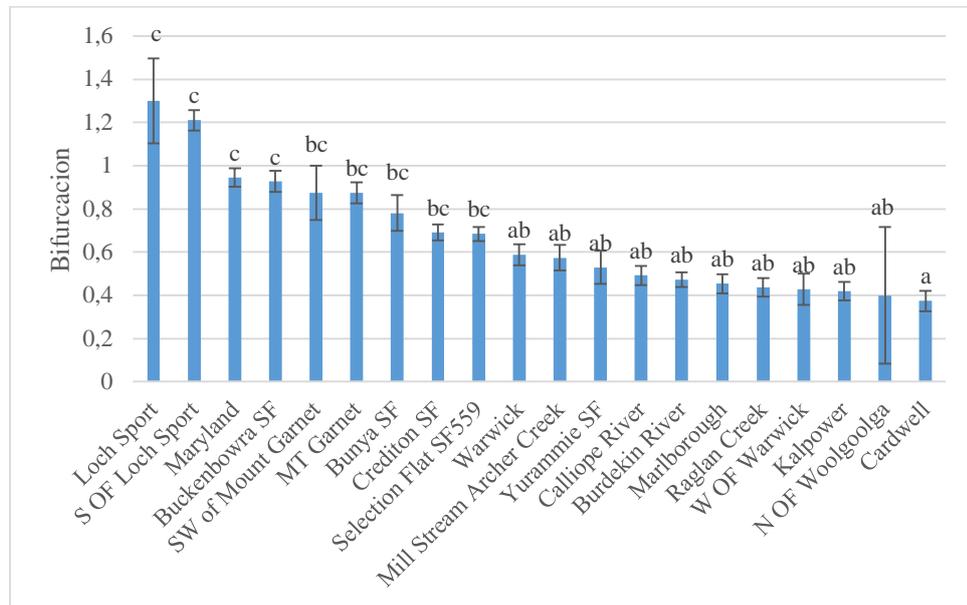


Figura 10. Presencia de bifurcaciones al año 9 de crecimiento para las diferentes procedencias australianas en el conjunto de los sitios. Procedencias con letras distintas difieren estadísticamente al 5%. Las barras indican error estándar a nivel individual.

Para el conjunto de los sitios evaluados, la rectitud de fuste de las diferentes procedencias presentó muy escasas diferencias, excepto por las procedencias Loch Sport y Yurammie SF que se destacan por su mal comportamiento (mala rectitud de fuste) (Figura 11). Como se mencionó anteriormente, esta característica fue la única en que no existió interacción procedencia por sitio, indicando que la rectitud del fuste fue la característica menos influenciada por el ambiente.

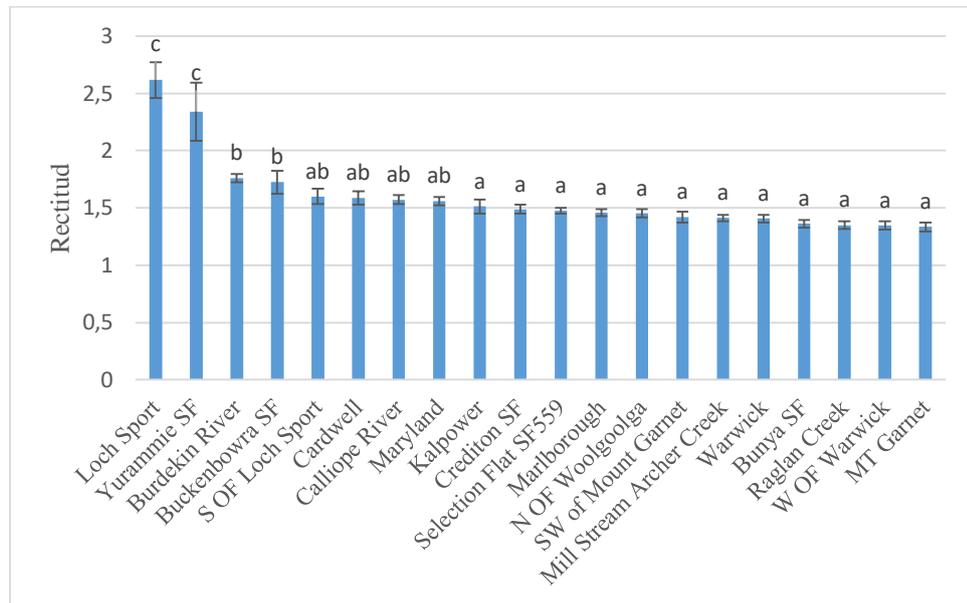


Figura 11. Rectitud de fuste al año 9 de crecimiento para las diferentes procedencias australianas en el conjunto de los sitios. Procedencias con letras distintas difieren estadísticamente al 5%. Las barras indican error estándar a nivel individual.

Si bien los resultados obtenidos no permiten identificar una clara regionalización para ninguna de las características evaluadas, todos los orígenes subtropicales, de latitudes menores a 19° (Norte de Queensland), tuvieron pobre comportamiento productivo en Uruguay. Sin embargo, se ha reportado que a esta región de Australia corresponden los mejores orígenes para Bangladesh, para Brasil, para Nigeria, para Mozambique y para la zona Este tropical de India (Ginwal, 2009; Ginwal et al., 2004; Chamshama et al., 1999; Eldridge et al., 1994; Otegbeye, 1990). En este trabajo los orígenes que presentaron mejor comportamiento productivo (mayor volumen individual) se encuentran entre las latitudes 25° y 37° Sur, es decir del Sur de Queensland y New South Wales. Estos resultados concuerdan con Balmelli y Resquín (1998), quienes reportaron que los mejores orígenes para crecimiento al tercer año en la zona de basalto profundo en Uruguay se encuentran entre las latitudes 28° y 36° de latitud Sur. Dicha región también ha sido reportada como la de mejor aptitud productiva tanto en Zimbabwe como en Argentina (Eldridge et al., 1994; Donaq et al.,

1998; Marcó y Harrant, 2005). Las procedencias que se destacaron por su crecimiento en Uruguay fueron Buckenbowra SF, Yurammie SF, Selection Flat SF559 y Bunya SF. Dos de estas procedencias, Buckenbowra SF y Bunya SF, también presentaron buena sobrevivencia, por lo que pueden considerarse como fuentes de semilla de muy buena aptitud productiva para Uruguay.

3. 4 ESTIMACIÓN DE PARÁMETROS GENÉTICOS POBLACIONALES

3.4.1 Heredabilidad

Las heredabilidades individuales estimadas para cada característica y edad de medición, a nivel de sitio y para el conjunto de los sitios, se presentan en el Cuadro 7.

Cuadro 7. Heredabilidad individual en sentido estricto para diferentes características y edades de medición en *Eucalyptus tereticornis*, estimadas para cada sitio por separado y para los cuatro sitios analizados en conjunto.

Característica y edad (años)	heredabilidad (\pm error estándar)				
	Rivera	Reyles	Vergara	Carmen	Conjunto
Altura 1	0,11 (0,03)	0,41 (0,06)	0,06 (0,03)	-	0,04 (0,02)
Altura 3	0,16 (0,03)	0,35 (0,06)	0,19 (0,04)	0,25 (0,04)	0,16 (0,02)
Altura 5	0,12 (0,03)	0,28 (0,05)	-	-	0,13 (0,03)
Altura 9	0,14 (0,03)	0,32 (0,06)	0,26 (0,05)	0,25 (0,04)	0,19 (0,02)
DAP 3	0,17 (0,03)	0,38 (0,06)	0,12 (0,04)	0,22 (0,04)	0,13 (0,02)
DAP 5	0,17 (0,03)	0,34 (0,06)	-	-	0,19 (0,03)
DAP 9	0,21 (0,04)	0,33 (0,06)	0,33 (0,06)	0,27 (0,04)	0,23 (0,03)
Forma 5	0,10 (0,03)	0,09 (0,03)	-	-	0,05 (0,02)
Forma 9	0,11 (0,03)	0,12 (0,04)	0,15 (0,04)	0,18 (0,03)	0,12 (0,02)
Bifurcación 9	0,08 (0,03)	0,10 (0,04)	0,11 (0,03)	0,06 (0,02)	0,06 (0,01)
Volumen 3	0,16 (0,03)	0,39 (0,06)	0,07 (0,04)	0,22 (0,04)	0,10 (0,02)
Volumen 5	0,16 (0,03)	0,34 (0,06)	-	-	0,15 (0,03)
Volumen 9	0,19 (0,03)	0,30 (0,05)	0,28 (0,05)	0,27 (0,04)	0,20 (0,03)
Sobrevivencia 9	0,15 (0,03)	0,23 (0,06)	0,28 (0,05)	0,34 (0,05)	0,16 (0,03)

Al analizar cada ensayo por separado se constata la existencia de variaciones entre los distintos sitios. En general, el ensayo instalado en Reyles es el que presenta mayores valores de heredabilidad para los caracteres evaluados a los 9 años (0,41; 0,38 y 0,39 para altura, DAP y volumen, respectivamente), mientras que el ensayo en Rivera es el que presenta los menores valores. La sobrevivencia y la rectitud del fuste tuvieron mayores heredabilidades en el ensayo de El Carmen (0,34 y 0,18), mientras que la presencia de bifurcaciones tuvo el mayor valor en Vergara (0,11).

En el análisis conjunto de los ensayos, los valores de heredabilidad para las características de crecimiento aumentaron con la edad, desde 0,04 hasta 0,19 en el caso de la altura, desde 0,13 hasta 0,23 en el caso del DAP y desde 0,10 a 0,20 para volumen individual. Tambarussi et. al. (2015) también reportaron en un ensayo clonal de

Eucalyptus el aumento de la heredabilidad del DAP, altura y volumen con la edad de medición. Sin embargo, otros autores reportan resultados diferentes. Valera y Kageyama (1995) encontraron en *E. saligna* que la heredabilidad del DAP presentó una tendencia a decrecer con la edad, mientras que Molina et al. (2001) observaron para *E. nitens* que la heredabilidad aumentó con la edad en el caso del DAP, pero disminuyó para la altura. Wei y Borralho (1998) en *E. urophylla*, encontraron valores de heredabilidad para DAP que varían desde 0,18 al primer año hasta 0,34 a los 5 años. En Uruguay, Balmelli (2001) reporta valores de heredabilidad para altura, DAP y volumen individual a los 8, 32 y 56 meses de edad en *E. grandis* que en algunos ensayos aumentan con la edad, en otros disminuyen y en otros aumentan y luego disminuyen. En otros trabajos de Uruguay, Balmelli et al. (2014) reportan que las heredabilidades para DAP entre el año 3 y el año 9 disminuyeron con la edad, con valores entre 0,30 y 0,22; mientras que Molina (2017) estimó heredabilidades para *E. grandis* que variaron de 0,42 a 0,54 para altura y 0,21 a 0,36 para DAP entre el segundo y el quinto año de crecimiento.

El DAP al año 9 de crecimiento es la característica que en el análisis conjunto presentó mayor heredabilidad (0,23), variando entre 0,21 y 0,33 en el análisis de cada ensayo individual. La altura en general presenta menores valores de heredabilidad que el DAP. Kedharnat y Vahshasya (1977), estimaron una heredabilidad de 0,17 para DAP a los 4 años en *E. tereticornis*. Valera y Kageyama (1995), en su revisión bibliográfica reportan en Brasil heredabilidades de 0,28 para altura total y 0,13 para DAP en *E. grandis* a los 7 años, de 0,25 para altura y 0,17 para DAP en *E. tereticornis* a los 4 años y de 0,36 y 0,24 para altura y DAP, respectivamente, en *E. urophylla* a los 3 años. Salto (2018), en Argentina, reportó una heredabilidad para DAP en *E. tereticornis* a los 10 años de 0,53; sugiriendo que este alto valor se debe a la naturaleza seleccionada del material. Vargas et al. (2013) en dos ensayos de *E. cladocalyx* en Chile estimaron heredabilidades a los 9 años de edad para DAP de 0,30 para el conjunto de los ensayos (0,24 – 0,38 para cada región) y para altura de 0,30 para el conjunto de los ensayos (0,22 – 0,44 para cada región). En Uruguay, Balmelli (2001) reportó heredabilidades para DAP en *E. grandis* entre 0,08 y 0,29 al quinto año de crecimiento.

El volumen individual al año 9 de crecimiento en el análisis conjunto presentó una heredabilidad de 0,20, variando entre 0,19 y 0,30 en el análisis de cada ensayo individual. Valera y Kageyama (1995) en su revisión bibliográfica presentan que en *E. grandis* la heredabilidad reportada para volumen entre los 2 y los 7 años varía entre 0,14 y 0,33. Los mismos autores en un ensayo establecido en Brasil para *E. saligna* obtuvieron una heredabilidad para volumen individual de 0,13 a los 32 meses (Valera y Kageyama, 1995). También en Brasil, pero para *E. urophylla*, Rosado et al. (2010) obtuvieron valores de heredabilidad para volumen al año 4 de 0,24. En Uruguay, Balmelli (2001) reportó valores de heredabilidad para volumen individual en *E. grandis* entre 0,08 y 0,38 al tercer año de crecimiento y entre 0,10 y 0,26 al quinto año de crecimiento y Molina (2017), para esta misma especie, estimó heredabilidades de volumen al quinto año de crecimiento para diferentes sitios que variaron entre 0,18 y 0,81. Balmelli et al. (2014) reportaron en *E. globulus* una heredabilidad para volumen individual de 0,21 al noveno año de crecimiento.

La sobrevivencia al año 9 de crecimiento en el análisis conjunto presentó una heredabilidad de 0,16; variando entre 0,15 y 0,34 en el análisis de cada ensayo individual. En Uruguay Balmelli et al. (2014) evaluaron sobrevivencia en *E. globulus* cada dos años hasta el noveno año de crecimiento, reportando heredabilidades entre 0,33 y 0,45.

Las características relacionadas a la forma del fuste (rectitud y presencia de bifurcaciones) presentaron baja heredabilidad, con valores para el análisis conjunto al año 9 de 0,12 y 0,06; respectivamente. En comparación con otros trabajos, la forma de fuste presentó valores bajos de heredabilidad para las dos edades de medición. Azevedo et al. (2015) y Santos et al. (2008) reportaron en *E. camaldulensis* valores de heredabilidad para forma de fuste de 0,25 y 0,16; a los 3 y 21 años, respectivamente. Salto (2018) reportó para *E. tereticornis* una heredabilidad para la rectitud de fuste a los 10 años de 0,39; mientras que Valera y Kageyama (1995), reportan una heredabilidad de 0,45 en *E. saligna* a los 32 meses de edad. Vargas et al. (2013) hallaron heredabilidades para forma de fuste (rectitud) en *E. cladocalyx* a los 9 años de edad para dos localidades de Chile de 0,29 y 0,57 y de 0,40 para el conjunto de los

sitios. Los bajos valores de heredabilidad obtenidos para forma del fuste contrastan con lo propuesto por Zobel y Talbert (1994), quienes afirman que esta característica es de fácil mejora genética debido a su alta heredabilidad. Los bajos valores de heredabilidad estimados en este trabajo podrían estar explicados por efectos ambientales que en algún momento afectaron el fuste (por ejemplo vientos fuertes) y/o por un relativamente alto error experimental derivado de las escalas subjetivas utilizadas para la evaluación.

Las heredabilidades estimadas en sitios individuales son mayores que las estimadas en varios sitios en conjunto, ya que en el análisis de un sitio la varianza de la interacción sitio x familia queda incluida en el componente de familia. En otras palabras, la heredabilidad estimada en un sitio está sobreestimada por la interacción genotipo-ambiente. Tanto las características de crecimiento (altura, DAP y volumen individual) como la sobrevivencia presentaron heredabilidades moderadas en el conjunto de los ensayos, mientras que las características de forma de fuste (rectitud y bifurcaciones), heredabilidades bajas. De acuerdo con Cotterill y Dean (1990), con heredabilidades inferiores a 0,1 se esperan bajas ganancias genéticas, con heredabilidades en el rango de 0,1-0,3 ganancias moderadas, y con heredabilidades superiores a 0,3 ganancias genéticas apreciables. Estos resultados demuestran que existen buenas posibilidades de mejorar tanto las características de crecimiento (altura, DAP y volumen) como la sobrevivencia. Por el contrario, los bajos valores de heredabilidad obtenidos para las características de forma de fuste indican un bajo grado de control genético, lo cual indica que tendrían una baja respuesta a la selección, tornándose difícil su mejoramiento.

3.4.2. Correlaciones genéticas y fenotípicas

Las correlaciones genéticas y fenotípicas entre la altura, el DAP, la rectitud del fuste y las bifurcaciones a distintas edades de medición y el volumen al año 9, estimadas para el conjunto de los sitios, se presentan en el Cuadro 8.

Cuadro 8. Correlaciones fenotípicas (r_p) y genéticas (r_g), estimadas a partir del análisis conjunto, para distintos caracteres y años de medición versus volumen individual al año 9 en *Eucalyptus tereticornis* (errores estándar entre paréntesis).

Característica y edad (años)	volumen al año 9	
	r_p (\pm EE)	r_g (\pm EE)
Altura 1	0,27 (0,014)	0,32 (0,140)
Altura 3	0,58 (0,013)	0,74 (0,049)
Altura 5	0,65 (0,011)	0,86 (0,050)
Altura 9	0,83 (0,063)	0,94 (0,015)
DAP 3	0,65 (0,010)	0,81 (0,042)
DAP 5	0,83 (0,006)	0,96 (0,022)
DAP 9	0,94 (0,002)	0,99 (0,004)
Forma 5	-0,25 (0,178)	-0,56 (0,150)
Forma 9	-0,15 (0,023)	-0,30 (0,100)
Bifurcaciones 9	0,20 (0,019)	0,41 (0,106)

Las correlaciones genéticas y fenotípicas de los caracteres de crecimiento respecto al volumen individual al año 9 fueron positivas, aumentando a medida que aumenta la edad de medición. El DAP es la característica que más se correlaciona con el volumen al año 9. La mayor correlación genética con volumen al año 9 se obtuvo con el DAP a la misma edad, con un valor de 0,99. Hernández et al. (2009) en *E. grandis* en Argentina reportan que las correlaciones genéticas entre variables de crecimiento (DAP, altura y volumen) entre el año 1 y el año 5 fueron altas y positivas (mayores a 0,80). Sánchez et al. (2004), en un ensayo clonal de *E. urophylla* establecido en México, reportaron que las características de crecimiento (DAP, altura y volumen) presentaron altas correlaciones genéticas (0,97 entre DAP y volumen, 0,88 entre altura y volumen) a los 12 meses de evaluación. Sánchez et al. (2005), en el

mismo ensayo entre el año 1 y 3 de evaluación, hallaron que las características de crecimiento (DAP, altura y volumen) mantuvieron altas correlaciones genéticas (0,93 entre DAP y altura, 0,93 entre altura y volumen y 0,98 entre DAP y volumen).

En Uruguay, Molina (2017) para *E. grandis* correlacionó las variables de crecimiento (altura, DAP y volumen) a tres edades (2, 3 y 5 años), reportando que las correlaciones genéticas fueron mayores a medida que la distancia en el tiempo disminuyó y que las correlaciones edad-edad fueron altas y positivas a partir del año 3, con valores superiores a 0,70 para las tres variables. Similares resultados fueron reportados por Balmelli (2001) en *E. grandis*, donde las correlaciones genéticas entre altura a los 8 y los 56 meses fueron moderadas (0,58 a 0,76) y altas entre los 32 y 56 meses (0,78 a 0,92). En ese mismo trabajo se reportan correlaciones genéticas de moderadas a altas entre DAP a los 32 y 56 meses (de 0,69 a 0,91) y altas para volumen a las mismas edades (0,80 a 0,91). La rectitud del fuste presentó una correlación genética negativa, y valores moderados (-0,30), con el volumen individual al año 9. Dado que la escala utilizada para la evaluación de rectitud asignaba valores más altos a los árboles más torcidos, el signo negativo indica una relación deseable, es decir, que a medida que mejora la rectitud del fuste aumenta el volumen. Hernández et al. (2009) en *E. grandis* encontraron una correlación genética negativa y baja (-0,19) entre forma de fuste (rectitud) y el volumen, al año 5 de crecimiento.

La presencia de bifurcaciones presentó una correlación genética positiva y moderada con el volumen al año 9 (0,41), lo cual es no deseable ya que indica que a medida que aumenta una característica (volumen), aumenta la otra (presencia de bifurcaciones). Sin embargo, tanto en la rectitud del fuste como en las bifurcaciones, los valores absolutos de las correlaciones genéticas son moderados a bajos, lo que sugiere que la selección en volumen al año 9 no supondría ganancias ni pérdidas considerables en rectitud de fuste o presencia de bifurcaciones.

Las correlaciones fenotípicas y genéticas entre volumen individual a diferentes edades fueron altas y positivas (Cuadro 9).

Cuadro 9. Correlaciones fenotípicas (r_p) y genéticas (r_g), estimadas a partir del análisis conjunto, para volumen individual a diferentes edades en *Eucalyptus tereticornis* (error estándar entre paréntesis).

	$r_p (\pm EE)$	$r_g (\pm EE)$
Vol 3 - Vol 5	0,75 (0,008)	0,93 (0,004)
Vol 5 - Vol 9	0,85 (0,01)	0,95 (0,11)
Vol 3 - Vol 9	0,65 (0,10)	0,82 (0,05)

La mayor correlación fenotípica y genética se obtuvo entre las edades 5 y 9, con valores de 0,85 y 0,95, respectivamente. La correlación genética entre el año 3 y el año 5 es alta (0,93) y con un muy bajo desvío estándar. La correlación genética entre el año 3 y el 9 es menor respecto a las demás, pero aun así presenta altos valores (mayor a 0,80).

Hernández et al. (2009) en *E. grandis* hallaron una correlación genética alta (0,99) entre volumen al primer año y volumen al año 5. Tambarussi et al. (2015) en un ensayo clonal de varias especies de *Eucalyptus* encontraron correlaciones genéticas perfectas (1,00) entre las edades de 36 y 48 con 60 meses.

Las estimaciones de correlación genética entre diferentes características son un indicador tanto del efecto que tiene el seleccionar por una característica sobre otra como de la eficiencia de la selección indirecta (Balmelli, 2001). Los parámetros genéticos obtenidos en este trabajo para las características de crecimiento demuestran que el volumen por árbol y el DAP tienen similares niveles de control genético y están altamente correlacionados. Esto sugiere que el DAP puede ser usado como criterio de selección, siendo una clara oportunidad para reducir costos y tiempo de medición, sin sacrificar ganancias por volumen, es decir que al seleccionar al año 9 por DAP prácticamente se obtendría la misma ganancia que seleccionando por volumen. Trabajos de Sánchez et al. (2004) sugieren la selección de volumen a partir de la altura o el DAP, debido a las altas correlaciones genéticas entre las características de

crecimiento no habría casi diferencia en la ganancia genética de volumen seleccionando por altura o DAP.

Las altas correlaciones genéticas obtenidas en este trabajo entre volumen a edades juveniles (3 y 5) y el volumen a los 9 años sugieren que se puede realizar selección temprana, seleccionando las familias de mayor volumen a los 3 o 5 años de crecimiento, sin pérdidas considerables en el volumen al año 9. A su vez, las altas correlaciones genéticas obtenidas entre el DAP a diferentes edades y el volumen al año 9 sugieren que se puede seleccionar por DAP a edades tempranas sin disminuir sensiblemente las ganancias genéticas en volumen al año 9. En otras palabras, es posible realizar selección indirecta y temprana.

3.4.3 Interacción genotipo por ambiente

Las correlaciones genéticas entre los diferentes sitios para volumen individual al año 9 son positivas, con valores entre 0,46 y 0,63 (Cuadro 10), indicando una moderada interacción genotipo-ambiente. Rivera es el sitio que menos se correlaciona con los demás, es decir, es el sitio en el cual el comportamiento relativo de los genotipos se diferencia más.

Cuadro 10. Correlaciones genéticas entre sitios para volumen individual al año 9.

	Rivera	Carmen	Vergara
Reyles	0,49	0,62	0,60
Rivera		0,46	0,51
Carmen			0,63

La correlación genética tipo B para volumen individual al año 9 fue alta y positiva, con un valor de 0,82, lo que sugiere que existe baja interacción genotipo por

ambiente para esta característica. En el caso de la sobrevivencia al año 9, la correlación genética tipo B fue de 0,68, indicando una moderada interacción genotipo-ambiente. Sánchez et al. (2005), en un ensayo clonal de *E. urophylla* en México, encontraron una moderada correlación genética tipo B para altura, diámetro y volumen (entre 0,61 a 0,65), sugiriendo una relativamente buena estabilidad en el desempeño relativo de los clones.

En Uruguay, Balmelli et al. (2004) reportaron para sobrevivencia en *E. globulus* correlaciones genéticas tipo B moderadas para ensayos ubicados en Tacuarembó y Lavalleja (0,69) y para ensayos ubicados en Rivera, Lavalleja y Soriano (0,64) y una correlación baja (0,25) para ensayos ubicados en Lavalleja, Soriano y Tacuarembó.

Los resultados obtenidos en este trabajo sugieren que la interacción genotipo-ambiente es relativamente baja, no siendo necesario realizar una unidad de mejora específica para un sitio determinado. En otras palabras, se puede llevar a cabo un único programa de mejoramiento genético en *E. tereticornis* para todos los sitios, lo que implica la disminución de costos y esfuerzo en el programa de mejora.

3.5 SELECCIÓN DE PROGENITORES Y ESTIMACIÓN DE GANANCIAS GENÉTICAS

Los resultados presentados en los puntos anteriores indican que la interacción genotipo-ambiente es relativamente baja, lo cual implica que la respuesta de los genotipos en los diferentes sitios es relativamente estable. Aunque existan cambios en el ordenamiento jerárquico de los genotipos, los mismos no son lo suficientemente importantes como para requerir una selección de genotipos para cada ambiente, por lo que es posible realizar una única unidad de mejora. Por lo tanto, la información que se presenta en este capítulo refiere al análisis conjunto de los ensayos.

3.5.1 Índice de selección y selección de progenitores

Dado que el principal objetivo de mejoramiento en el programa de INIA es el aumento de la productividad (volumen por hectárea por año), se simuló la selección de los progenitores para la siguiente generación mediante un índice de selección que toma en cuenta el volumen individual y la sobrevivencia al último año de medición (año 9). Al volumen individual, por ser la característica de mayor interés productivo y presentar mayor heredabilidad, se le asignó una ponderación del 70%, mientras que a la sobrevivencia se le asignó una ponderación del 30%.

En la Figura 12 se presentan los valores de cría para volumen individual y sobrevivencia al año 9 de todas las familias (madres) evaluadas. En verde están representadas las familias seleccionadas, es decir, aquellas cuyos índices de selección están en el 30% superior del ranking, y en naranja las familias eliminadas (70% inferior). El 30% de las familias seleccionadas (de mayor aptitud productiva) están representadas por 4 familias argentinas (80% de la población argentina), 36 familias uruguayas (35% de la población uruguaya) y 20 familias australianas (21% de la población australiana).

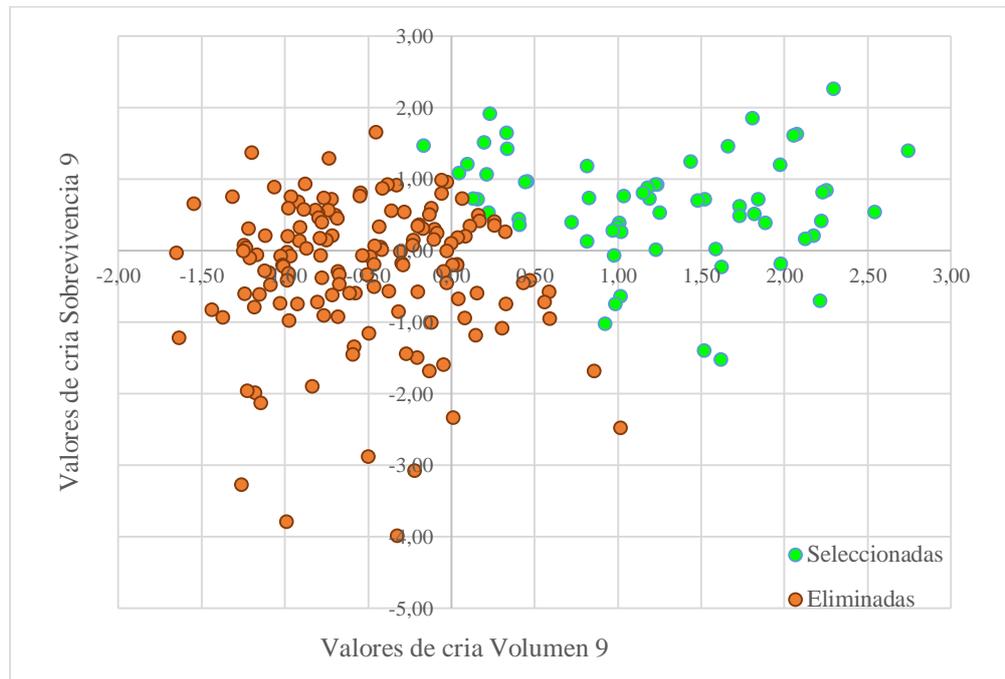


Figura 12. Selección de familias (30% superior) por Índice de Selección.

3.5.2 Ganancias genéticas esperadas para volumen individual.

Las ganancias genéticas esperadas mediante la selección por volumen individual a distintas edades del 30% de las familias con desempeño superior se presentan en el Cuadro 11. Si la selección se realizara al año 3 se obtendría una ganancia genética de 11,3% en volumen, similar a la que se obtendría si se seleccionara al año 5 de crecimiento (12,0%), mientras que si se seleccionara en base al volumen individual a los 9 años de edad se esperaría una ganancia genética de 18,7%, es decir, en el volumen promedio a esa edad en la siguiente generación, cabe aclarar que ese porcentaje de aumento es con respecto a la población base de selección y no a un incremento comercial, si bien no se puede estimar ese aumento (debido a la falta de datos) debería ser mayor con respecto a los crecimientos de las plantaciones comerciales.

Cuadro 11. Ganancia genética esperada en volumen individual a distintas edades de selección (30 % superior).

año	Ganancia genética (m ³)	Ganancia genética (%)
3	0,0014	11,3
5	0,0081	12,0
9	0,0312	18,7

Rosado et al. (2010) reportaron ganancias en volumen para *E. urophylla* a los 55 meses de edad de 31,7%, con una intensidad de selección de 6,25%. Arnold et. al. (1991) hallaron ganancias de volumen estimadas para *E. globulus* a los 6 años de edad, con una intensidad de selección de 0,1%, de 20% para huerto semilleros clonales y 40% para propagación vegetativa. Sato et al. (2007) para *E. resinifera* estimaron ganancias genéticas para volumen individual a los 21 años de edad de 4,9%, con una intensidad de selección de 20%. Sánchez et al. (2004) reportaron para clones de *E. urophylla* a los 12 meses de edad una ganancia genética de 6,5% seleccionando el 20% superior.

3.5.3. Ganancias genéticas esperadas mediante selección temprana

Las correlaciones genéticas entre el crecimiento en edades juveniles (3 a 5 años) y el crecimiento individual a los 9 años de edad fueron altas (Cuadros 8 y 9), sugiriendo que las evaluaciones efectuadas en edades juveniles permiten identificar los mejores genotipos a edades mayores. Las estimaciones de ganancia genética por año (Cuadro 12) confirman la eficiencia de la selección temprana, ya que la selección en base a volumen a los 3 años de edad produciría en la siguiente generación una ganancia genética 79% mayor que la que se obtendría seleccionando directamente por volumen individual a los 9 años. De igual forma, si la selección se realizara a los 5 años, la ganancia genética esperada sería un 51% mayor que si se selecciona por volumen individual a los 9 años. Estos resultados demuestran que para mejorar el volumen individual al año 9, la mejor edad de selección es al año 3, ya que se logran mayores

ganancias genéticas por unidad de tiempo, se reducen los costos de evaluación y se obtiene semilla mejorada más temprano.

Cuadro 12. Ganancia genética por año, esperada para volumen individual al año 9, mediante selección temprana a diferentes edades (30% superior).

año	$\Delta G/\text{año}$ (m ³ /árbol/año)	% base año 9
3	0,0062	179
5	0,0052	151
9	0,0035	100

Estos resultados concuerdan con los obtenidos por Molina (2017), quién estimó la eficiencia de selección temprana para características de crecimiento en *E. grandis*, concluyendo que cuando el objetivo es mejorar el crecimiento al año 5 es conveniente seleccionar a la edad de 3 o 4 años.

3.6 IMPLICANCIAS EN EL MEJORAMIENTO GENÉTICO

Los resultados obtenidos en este trabajo demuestran que el estudio del comportamiento productivo de diferentes fuentes de semilla y la estimación de parámetros genéticos para las características de interés permiten orientar tanto la generación actual como la siguiente generación de un programa de mejoramiento genético basado en selección recurrente.

La evaluación del comportamiento del pool genético de primera generación permitió identificar las poblaciones y las procedencias de mejor desempeño productivo en las condiciones agroecológicas de Uruguay. La población de Argentina presenta mejor comportamiento que las demás poblaciones (Uruguay y Australia). Si bien está representada por una sola procedencia, es una fuente de semilla de muy buen comportamiento en Uruguay, especialmente en lo referente al crecimiento individual,

a la sobrevivencia y a la rectitud del fuste. Las poblaciones de Uruguay y Australia no difieren estadísticamente entre sí en comportamiento productivo (volumen individual y sobrevivencia) pero sí en forma del fuste, donde la población uruguaya es superior a la australiana, presentando mayor rectitud y menor presencia de bifurcaciones. La superioridad de la población argentina es esperable, ya que proviene de un huerto semillero con manejo genético, es decir, posee un proceso de selección previo. Respecto a las otras dos poblaciones evaluadas, dado que los individuos uruguayos fueron seleccionados por crecimiento y forma del fuste, mientras que los australianos no fueron seleccionados (son individuos tipo en cada procedencia), sería esperable un mejor comportamiento de la población uruguaya. Sin embargo, ésta solo fue superior en las características de fuste y no en las características productivas, lo que sugiere que la selección masal realizada en las plantaciones comerciales locales tuvo mejor respuesta en la calidad del fuste que en la productividad.

Si bien los resultados obtenidos demuestran que no existe una clara regionalización, las procedencias australianas que presentaron mejor comportamiento productivo en Uruguay fueron Buckenbowra SF, Yurammie SF, Selection Flat SF559 y Bunya SF. Dichas procedencias se encuentran en los estados de New South Wales y Queensland, entre los 25° y 37° de Latitud Sur, por lo que dicha región puede considerarse como la de mayor aptitud como fuente de semillas para Uruguay. A su vez, estos resultados sugieren que la introducción de nuevas procedencias para ampliar la variabilidad genética en la segunda generación de mejoramiento del INIA debería concentrarse en dicha región.

Considerando el objetivo central de este trabajo, que refiere a la orientación de la primera y segunda generación de mejora, los parámetros genéticos estimados (heredabilidad, correlaciones genéticas, interacción genotipo por ambiente), permitieron conocer la variabilidad y el control genético para los caracteres de interés en la población y por lo tanto definir los criterios para el manejo genético del huerto semillero.

La interacción genotipo por ambiente es de gran importancia al momento de definir las unidades de mejora (zonas para las cuales se pretende generar material

genético seleccionado). La magnitud de dicha interacción fue baja para volumen y moderada para sobrevivencia, sugiriendo que es posible considerar una única unidad de manejo para la primera generación. A su vez, asumiendo que dicha interacción sea similar en la siguiente generación, se podría establecer una sola unidad de manejo en la segunda generación con el fin de reducir los costos de evaluación y producción de semilla del programa de mejora genética.

En general, la heredabilidad para las distintas características fue aumentando con la edad de medición, presentando valores moderados en las características de crecimiento y valores bajos en las características de forma (rectitud y bifurcaciones). Estos resultados indican que las respuestas esperadas por selección para las características de crecimiento serían relativamente buenas, pero que las mismas serían bajas si se selecciona por características relacionadas a la forma del fuste.

Las correlaciones genéticas entre las características de crecimiento y el objetivo de mejoramiento (volumen al año 9) fueron positivas y elevadas. Desde el punto de vista práctico, el DAP es la característica que más se correlaciona con el volumen individual, por lo cual se recomienda su uso como criterio de selección para volumen, ya que disminuye los costos y el tiempo de medición. Las correlaciones genéticas entre las características de forma de fuste y el volumen fueron bajas. En el caso de la presencia de bifurcaciones, la correlación con el volumen fue desfavorable (a mayor presencia de bifurcaciones mayor volumen) y en el caso de la rectitud del fuste la correlación fue favorable (a mayor rectitud mayor volumen). Esto sugiere que la selección por crecimiento no generará modificaciones importantes en las características de forma o que, en todo caso, existirá un leve aumento en la presencia de bifurcaciones y una leve mejora en la rectitud del fuste.

La fuerte correlación genética entre el crecimiento a edades juveniles (3 y 5 años) y el crecimiento a los 9 años, indica que el uso de la selección temprana permite reducir la duración del ciclo de mejora. Asumiendo que las correlaciones genéticas entre edades sean similares en la segunda generación de mejora, se sugiere el uso de la selección temprana para lograr mayores ganancias genéticas en volumen, reducir los costos de evaluación y obtener semilla mejorada más temprano. Las estimaciones de

ganancia genética esperada mediante selección a edades juveniles (3 o 5 años) en el huerto semillero, confirman la eficiencia de la selección temprana, ya que la selección en base a volumen a los 3 y 5 años de edad produciría en la siguiente generación una ganancia genética sustancialmente mayor que la que se obtendría seleccionando directamente por volumen a los 9 años. Estos resultados indican que el tercer año es la edad de selección más adecuada para mejorar el volumen individual al año 9, ya que se logran mayores ganancias genéticas por unidad de tiempo, se reducen los costos de evaluación y se obtiene semilla mejorada más temprano.

En resumen, la información generada con los parámetros genéticos estimados en la primera generación permitieron orientar el manejo del huerto semillero y guiar la estrategia de evaluación y selección para la segunda generación de mejora. Teniendo en cuenta lo mencionado anteriormente, en un programa de mejoramiento genético basado en la producción de semilla mejorada por polinización abierta, se sugiere que la selección de los progenitores puede ser realizada en dos etapas: una primera selección con baja intensidad al tercer año y una segunda selección, más intensa, al quinto año (ya que los arboles florecen a partir del cuarto o quinto año). En la primera selección, al tercer año, se eliminarían completamente los peores progenitores, reduciendo a su vez la densidad de plantación para acondicionar el huerto semillero para la producción de semilla. En la segunda selección, al quinto año, se mantendrían solamente los mejores progenitores para la producción de semilla comercial en los años sucesivos. Este sistema de selección en dos etapas permite promover la floración y aumentar la producción de semilla, y brinda la oportunidad de realizar una segunda evaluación de los progenitores, lo cual permite lograr una mayor precisión en el ranking o establecer un nuevo ranking ante un eventual cambio en los criterios de selección.

4. CONCLUSIONES

- La población de Argentina es superior en comportamiento productivo que las demás poblaciones (Uruguay y Australia). En el conjunto de los ensayos las poblaciones Uruguaya y Australiana no tienen diferencias significativas. Si bien no hay una regionalización de los mejores orígenes australianos, se puede decir que los orígenes de mejor comportamiento productivo en Uruguay (Buckenbowra SF, Yurammie SF, Selection Flat SF559 y Bunya SF) se encuentran entre los estados de New South Wales y Queensland, entre los 25° y 37° de Latitud Sur, por lo que dicha región puede considerarse como la de mayor aptitud como fuente de semillas para Uruguay.
- Para las distintas características las heredabilidades fueron aumentando con la edad de medición. Las características de crecimiento tuvieron valores moderados de heredabilidad, desde 0,04 hasta 0,23. La forma y la bifurcación al noveno año de crecimiento, tuvieron valores bajos de heredabilidad, 0,12 y 0,06, respectivamente.
- Las correlaciones genéticas entre las características de crecimiento y el volumen al año 9 fueron positivas y elevadas. La correlación genética negativa entre forma y volumen es un resultado esperado y favorable, la correlación genética entre edades para volumen fue mayor entre los 5 y 9 años. El DAP es la característica que más se correlaciona con el volumen individual, por lo cual se recomienda su uso como criterio de selección para volumen, ya que disminuye los costos y el tiempo de medición.
- La interacción genotipo por ambiente para volumen fue baja (r tipo B = 0.82) y para sobrevivencia fue moderada (r tipo B = 0.68), sugiriendo que es posible considerar una única unidad de mejora para la instalación de la segunda generación de mejoramiento.
- La selección temprana al año 3 y al año 5 es más eficiente, ya que se logran mayores ganancias genéticas en volumen al año 9, se reducen los costos de

evaluación y se obtiene semilla mejorada más temprano. Se sugiere que la selección de los progenitores puede ser realizada en dos etapas: una primera selección con baja intensidad al tercer año y una segunda selección, más intensa, al quinto año.

- La información generada con los parámetros genéticos estimados en la primera generación permitieron orientar el manejo del huerto semillero y guiar la estrategia de evaluación y selección para la segunda generación de mejora.

5. BIBLIOGRAFÍA

- Arnold R, Carmona J, Balocchi C. 1991. Programa de propagación clonal para *Eucalyptus globulus* en Chile. *Bosque*, 12(1): 3-9.
- Azevedo LP, de Costa RB, Martinez DT, Tsukamoto-filho AA, Brondani GE, Baretta MC, Ajala WV. 2015. Seleção genética em progênies de *Eucalyptus camaldulensis* em área de cerrado matogrossense. *Ciência Rural*, 45(11): 2001-2006.
- Balmelli G, Simeto S, Marroni V, Altier N, Diez JJ. 2014. Genetic variation for resistance to *Mycosphaerella* leaf disease and Eucalyptus rust on *Eucalyptus globulus* in Uruguay. *Australasian Plant Pathology* 43(1): 97-107.
- Balmelli G, Resquín F. 2006a. Comportamiento productivo de la semilla de *Eucalyptus grandis* de primera generación. En: Seminario Técnico 30 años de Investigación en Suelos de Areniscas. Montevideo, INIA, Serie Técnica 159: 317-320.
- Balmelli G, Resquín F. 2006b. Eucaliptos Colorados: Una Alternativa para la Diversificación Productiva. Montevideo. *Revista INIA* N° 7: 35-37.
- Balmelli G, Marroni V, Altier N, García R. 2004. Potencial del mejoramiento genético para el manejo de enfermedades en *Eucalyptus globulus*. Montevideo: Unidad de Agronegocios y Difusión del INIA. Montevideo, INIA, Serie Técnica 143. 43p.
- Balmelli G. 2001. Estimación de parámetros genéticos para características de crecimiento en *Eucalyptus grandis*: algunas implicaciones para el mejoramiento genético y para la producción de semilla comercial. Montevideo, INIA, Serie Técnica 121. 10p.

- Balmelli G, Resquín F. 1998. Alternativas forestales para sombra y abrigo en Basalto. En: Seminario de actualización en tecnologías para basalto. Montevideo, INIA, Serie Técnica 102: 357-367.
- Balocchi C, de Veer C. 1994. Manual de ensayos genéticos. Santiago de Chile. Bioforest S.A. 48p.
- Brussa CA. 1994. Eucalyptus: especies de cultivo más frecuente en Uruguay y regiones de clima templado. Montevideo: Hemisferio Sur. 328p.
- Burdon RD. 1977. Genetic correlation as a concept for study genotype-environment interaction in forest tree breeding. *Silvae Genetica*, 26(5-6): 168-75.
- 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: 561–565.
- Chamshama SA, Mugasha AG, Wate PA. 1999. Variation in performance of *Eucalyptus tereticornis* provenances at Michafutene, Mozambique. *Silvae Genetica*, 48(6): 261-266.
- Chaturvedi AN, Sivaji P, Prasad DVJ. 1989. *Eucalyptus* provenance trials in Andhra Pradesh. *Indian Forester* 115(7): 445-454.
- Chezian P, Yasodha R, Modhumita G. 2010. Genetic diversity analysis in a seed orchard of *Eucalyptus tereticornis*. *New Forests*. 40(1): 85–99.
- Cotterill PP, Dean CA. 1990. Successful Tree Breeding with Index Selection, CSIRO Australia, Division of Forestry and Forest Products, Mt. Gambier, Australia. 80p.
- DGRN (Dirección Nacional de Recursos Naturales). 2018. Descripción de grupos de suelos CONEAT. Consultado 3 abril 2018. Disponible en: <http://www.mgap.gub.uy/unidad-ejecutora/direccion-general-de-recursos-naturales/tramites-y-servicios/biblioteca-digital/grupos-de-suelos-e-indices-de-productividad-coneat>

- Donaq N, Schenone R, Sánchez Acosta M. 1998. Comportamiento de especies de *Eucalyptus* en un suelo pesado de la región N.E. de Entre Ríos. INTA Concordia Carpeta de Información Forestal. B.
- Eldridge K, Davidson J, Harwood C, Wyk G. 1994. *Eucalypt* domestication and breeding. New York: Oxford University Press Inc. 288p.
- Falconer DS, Mackay TF. 1996. Introduction to quantitative genetics. England, Logman, 464p.
- Falconer DS. 1989. Introduction to quantitative genetics (3rd edn). England: Longman Scientific & Technical.
- FAO. 1981. El eucalipto en la repoblación forestal, Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación [En línea]. Roma. Colección FAO: Montes, No 11. 14 abril 2018. <http://www.fao.org/3/a-ac459s.pdf>
- Ferreira J, Krogh H, Menck A, Oda S. 1987. Teste de procedência de *Eucalyptus* para a região subúmida do Estado do Maranhão. Boletim de Pesquisa Florestal 15: 41-48.
- Gilmour AR, Gogel BJ, Cullis BR, Thompson R. 2009. ASReml User Guide Release 3.0. Hemel Hempstead, UK, VSN International Ltd.
- Ginwal HS. 2009. Provenance and family variation in growth performance of *Eucalyptus tereticornis* (Sm.) in a provenance cum progeny trial in Midnapore, India. Forest Ecology and Management, 258(11): 2529-2534.
- Ginwal HS, Kumar P, Sharma VK, Mandal AK, Harwood CE. 2004. Genetic variability and early growth performance of *Eucalyptus tereticornis* Sm. in provenance cum progeny trials in India. Silvae Genetica, 53(1-6): 148-153.
- Hernández JV, López J, Valverde GR, Harrand L. 2009. Genetic parameters of growth traits and wood density in *Eucalyptus grandis* progenies planted in Argentina. Silvae Genetica, 58(1-6): 11-19.

- Kedharnath S, Vakshasya RR. 1977. Estimates of components of variance, heritability and correlations among some growth parameters in *Eucalyptus tereticornis*. CSIRO Canberra. In: Documents FAO Third World Consultation of Forest Tree Breeding, 2: 667-676.
- Lynch M, Walsh B. 1998. Genetics and Analysis of Quantitative Traits. Sunderland M.A. USA. Sinauer. Associates. 980p.
- Marcó M. 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. 1a. ed. Buenos Aires: Secretaría Agricultura, Ganadería, Pesca y Alimentos. 241p.
- Marcó MA, Harrand L. 2005. Valor Potencial de los Eucaliptos Colorados en Combinaciones Híbridas. I Jornada Sobre Potencialidad Foresto-Industrial del Eucalipto en Santiago del Estero. Santiago del Estero, Argentina.
- Molina P. 2017. Eficiencia de selección temprana por crecimiento en dos poblaciones de medios hermanos de *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden. Tesis Magister en Ciencias Agrarias. Montevideo, Uruguay. Facultad de agronomía. 50p.
- Molina M, Gutiérrez B, Ipinza R. 2001. Comportamiento de la heredabilidad y los "rankings" individuales en un ensayo de progenies-procedencias de *Eucalyptus nitens* en función del tiempo e intervenciones de raleo. [En línea]. 24 de mayo de 2019.
https://www.researchgate.net/publication/253239483_COMPORTAMIENTO_DE_LA_HEREDABILIDAD_Y_LOS_RANKINGS_INDIVIDUALES_EN_UN_ENSAYO_DE_PROGENIES_PROCEDENCIAS_DE_Eucalyptus_nitens_EN_FUNCION_DEL_TIEMPO_E_INTERVENCIONES_DE_RALEO
- Montgomery, D. 2001. Design and Analysis of Experiments. John Willey & Son. 699p
- Otegbeye GO. 1990. Provenance variation in *Eucalyptus tereticornis* in a field trial within the Northern Guinea Savanna zone of Nigeria. *Silvae Genetica* 39 (3-4):103-107.

- R Core Team, 2015. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <https://www.r-project.org/>.
- Resquín F, Balmelli G. 2008. Desarrollo de una raza local de *E. tereticornis* de buen potencial productivo para las condiciones del Uruguay: inicio de un plan de mejora genética. En: Jornada Técnica: Eucaliptos colorados: mejoramiento genético, propiedades y usos de la madera. Tacuarembó, INIA, Serie Actividades de Difusión 557: 39-48.
- Roff DA, Mousseau TA. 1987. Quantitative genetics and fitness: lessons from *Drosophila*. *Heredity*, 58(1): 103-118.
- Rosado AM, Rosado TB, Júnior MF, Bhering LL, Cruz CD. 2010. Ganhos genéticos preditos por diferentes métodos de seleção em progênies de *Eucalyptus urophylla*. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 44(12): 1653-1659.
- Salto CS. 2018. Variación genética en progenies de polinización abierta de *Eucalyptus tereticornis* Smith. Trabajo final de graduación. Santiago del Estero, Argentina. Facultad de Ciencias Forestales "Ing. Nestor Rene Ledesma". 53p.
- Sánchez E, Hernández J, Upton J, de la Rosa A. 2005. Parámetros genéticos del crecimiento y densidad de Madera en edades Juveniles de *Eucalyptus urophylla* S.T. Blake. *Agrociencia* 39(4): 469-479.
- Sánchez V, Nahum M, Vargas H, Jesús, Ruiz P, Lucero M, López J. 2004. Repetibilidad de parámetros genéticos en un ensayo clonal en el sureste de México [en línea] 19 de febrero de 2019. <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=30200410>
- Santos FW, Florsheim SM, Lima IL, Tung WS, Silva JM, Freitas ML, Sebbenn AM. 2008. Variação genética para a densidade básica da madeira e caracteres silviculturais em uma população base de *Eucalyptus camaldulensis* Dehnh. *Revista do Instituto Florestal*, 20(02): 185-194.

- Sato AS, Sebbenn AM, Moraes E, Zanatto AC, Freitas ML. 2007. Seleção dentro de progênies de *Eucalyptus resinifera* aos 21 anos de idade em Luiz Antônio-SP. Revista do Instituto Florestal, 19(1): 93-100.
- Tambarussi EV, Abílio FM, Honório AB, Leal SH, Palomino EC, de Carvalho EV, Mori ES. 2015. Estimativas de parâmetros genéticos para la selección de clones de *Eucalyptus* en la región de Botucatu, SP. Revista do Instituto Florestal, 27(2): 145-153.
- Valera F, Kageyama PY. 1995. Parámetros genéticos y espaciamiento en progenie de *Eucalyptus saligna* Smith. Research Paper IPEF, Piracicaba, 48(49): 61-76.
- Vargas F, Mora F, Perret S, Scapim CA. 2013. Heritability of stem straightness and genetic correlations in *Eucalyptus cladocalyx* in the semi-arid region of Chile. Crop Breeding and Applied Biotechnology, 13(2): 107-112.
- Volker PW, Dean CA, Tibbits WN, Ravenwood IC. 1990. Genetic parameters and gains expected from selection in *Eucalyptus globulus* in Tasmania. Silvae Genetica 39: 18-21
- Wei X, Borralho N. 1998. Use of individual tree mixed models to account for mortality and selective thinning when estimating base population genetic parameters. Forest Science. 44(2): 246–253.
- West PW. 2006. Growing Plantation Forests. Tree Breeding. Lismore: Springer. pp. 191-216.
- White TL, Hodge GR. 1989. Predicting Breeding Values with Applications in Forest Tree Improvement. Kluwer Academic Publishers. The Netherlands. 368p.
- Zobel B, Talbert J. 1994. Aspectos cuantitativos del mejoramiento genético forestal. Técnicas de mejoramiento genético de árboles forestales. México: editorial Limusa, S.A. (segunda reimpressão). pp. 139-166.

6. PERFORMANCE OF *EUCALYPTUS TERETICORNIS* PROVENANCES IN URUGUAY²

Milena González, Fernando Resquín, Gustavo Balmelli*

Instituto Nacional de Investigación Agropecuaria (INIA), Programa de Producción Forestal, Estación Experimental INIA Tacuarembó, Ruta 5 km 386, Tacuarembó, Uruguay. *Corresponding author: gbalmelli@inia.org.uy

Abstract

Aim of the study: To evaluate the performance of 20 provenances of *E. tereticornis* in Uruguay.

Area of the study: Four sites in the center, north and northeast of Uruguay.

Material and methods: Survival, individual volume, stem straightness and forking were evaluated at 9 years old.

Main results: Significant differences among provenances for all traits and significant provenance by site interaction for survival, individual volume and forking were found. No one provenance was best in all sites or for all traits evaluated. The provenances that showed high survival in all sites were Buckenbowra, Burdekin River and MT Garnet, while the provenances that consistently showed good growth were Buckenbowra SF, Bunya SF and Yurammie SF. The provenances with the lowest incidence of forking were Burdekin River, Kalpower, W of Warwick and Cardwell. Small differences in stem straightness were found among provenances, being Loch Sport and Yurammie SF the provenances with the worst stem form. The Buckenbowra provenance had simultaneously high volume and survival, and, although it did not stand out for stem straightness or absence of forks, it can be considered as a very good seed source for Uruguay.

Research highlights: The results obtained in this work demonstrate that there are important differences among *E. tereticornis* provenances in adaptation,

² Artículo enviado a Forest Systems.

productivity and stem form. However, the absence of a clear regionalization, coupled with a significant provenance-by site interaction, suggests that local evaluation of different provenances is essential to identify appropriate seed sources, both for tree breeding and for use in commercial plantations.

Additional keywords: volume; survival; stem straightness; forking; genotype by environment interaction.

Abbreviations used: DBH (diameter at 1.3 m height); VOL (volume); HT (total height); REP (replication); PROV (provenance); FF (form factor).

Introduction

Eucalyptus tereticornis has the largest natural distribution range among eucalypts species, from Papua New Guinea to South Australia (6°-38° S), from sea level to 1000 m in Australia and 1800 m in Papua New Guinea. It is found in coastal and continental areas, with variable climate, from tropical (North) to cold temperate (South), with an average of maximum temperatures of 24-36°C and minimums of 1-19°C, with up to 30 frosts per year. The annual rainfall ranges from 500 to 3000 mm, with a variable regime, from monsoonal in Papua New Guinea to summer rains in Queensland, an evenly distributed rains in New South Wales or winter rains in Victoria (Eldridge *et al.*, 1994).

At the end of the 19th century, *E. tereticornis* was introduced in different countries (Eldridge *et al.*, 1994). Its cultivation has spread widely, mainly to areas with annual rainfall between 800 and 1500 mm. However, due its great plasticity, it has been planted in areas of low rainfall (400 mm in India, 550 mm in Israel and 580 mm in Zimbabwe) and in areas of high precipitation (2180 mm in Colombia and 3500 mm in Papua New Guinea) (Alvarado *et al.*, 2003). In India, one of the world's largest growers of *Eucalyptus*, with an area of 3.94 million hectares of plantations, *E. tereticornis* and an interspecific hybrid of this species are the predominant species in the southern plains (Varghese *et al.*, 2008; Chezhan *et al.*, 2010). It has been widely used in other countries, as in Zaire, Pakistan (in agroforestry systems) and Colombia (in the Atlantic coast, mainly in reforestation programs with small landowners)

(Eldridge *et al.*, 1994; Alvarado *et al.*, 2003; Varghese *et al.*, 2008; López *et al.*, 2015). *E. tereticornis* was introduced in Uruguay in 1853 and due to its good adaptation to a wide variety of soils, it was one of the most cultivated species until the middle of 20th century, mainly for shade and shelter for livestock, but also for productive purposes (poles, wood for carpentry and floors) and energy (firewood and charcoal).

Given the great variability of environments in which this species occurs naturally, the existence of important differences among provenances is quite expected. Although differences in performance among provenances have been reported in several countries (Ferreira *et al.*, 1987; Balmelli & Resquín, 1998; Ginwal *et al.*, 2004; Marcó & Harrand, 2005), the existing information is insufficient to allow the choice of the most appropriate provenance as a source of seeds for commercial plantations. For this reason, the aim of the present work is to evaluate the performance of different provenances of *E. tereticornis* in Uruguay and to generate information that contributes to the identification of the best provenances for humid subtropical climates.

Materials and Methods

Genetic material and field trials

The information analyzed in this work comes from the breeding population of *E. tereticornis* of INIA (National Institute of Agricultural Research), Uruguay, which comprises 100 open-pollinated families, of 20 provenances that cover a large part of the natural distribution of this species, introduced from CSIRO (Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization), Australia (Table 1). The evaluation of productive performance was carried out in four provenance trials, established in representative sites of the country, in 2008 and 2009. The sites have a similar climate and vary in soil characteristics (Table 2). The trials were laid out using a randomized complete block design, with single-tree plots and 19 to 21 replications per site. Soil preparation consisted in tillage made in bands, and trees were planted at a spacing of 4 x 2.5 meters (1000 trees/ha) in all sites.

Table 1. Geographical location of the provenances introduced from Australia and number of mother trees in each provenance under evaluation.

Location	State	N° mother trees	Latitude (°S)	Longitude (°W)	Altitude (m)
Mill Stream Archer Creek	QLD	4	17° 39	145° 21	670
MT Garnet	QLD	6	17° 40	145° 00	640
Cardwell	QLD	5	18° 10	145° 58	84
SW of Mount Garnet	QLD	1	18° 24	144° 45	890
Burdekin River	QLD	8	19° 48	146° 04	291
Crediton SF	QLD	9	21° 17	148° 31	730
Marlborough	QLD	5	22° 52	149° 48	100
Raglan Creek	QLD	5	23° 43	150° 52	20
Calliope River	QLD	5	23° 57	151° 09	30
Kalpower	QLD	5	24° 40	151° 19	350
Bunya SF	QLD	1	26° 48	151° 35	440
W of Warwick	QLD	3	28° 11	151° 39	485
Warwick	QLD	5	28° 15	152° 05	450
Maryland	NSW	8	28° 29	152° 05	750
Selection Flat SF559	NSW	10	29° 10	152° 58	40
N of Woolgoolga	NSW	1	29° 55	153° 12	30
Buckenbrowra SF	NSW	5	35° 40	150° 07	110
Yurammie SF	NSW	4	36° 49	149° 45	170
S of Loch Sport	VIC	8	38° 03	147° 01	2
Loch Sport	VIC	2	38° 03	147° 36	5

QLD: Queensland, VIC: Victoria, NSW: New South Wales.

Table 2. Location of the trials and main characteristics of the sites.

	Site 1	Site 2	Site 3	Site 4
Location (Department)	Route 5, km 438 (Rivera)	El Carmen (Durazno)	Carlos Reyles (Durazno)	Vergara (Treinta y Tres)
Latitude	31° 25.419'S	33° 19.616'S	33° 5.291'S	32° 45.747'S
Longitude	55° 39.703'W	56° 6.313'W	57° 4.621'W	54° 0.869'W
Mean min. annual temp.	13.5 °C	11.3 °C	11.3 °C	12.1 °C
Mean annual temp.	18.6 °C	17.2 °C	17.2 °C	17.7 °C
Mean max. annual temp.	23.7 °C	23.1 °C	23.1 °C	23.4 °C
Mean annual rainfall	1558 mm	1159 mm	1159 mm	1409 mm
Soil characteristics				
Depth	Deep	Deep	Shallow to moderately deep	Shallow
Drainage	Good	Good	Moderately good	Poor
Fertility	Low	Low to medium	Medium	Low
Texture	Sandy loam	Sandy loam	Clay loam	Loam

Climate information obtained from INIA-GRAS (2019).

Traits evaluated

Survival, diameter at breast height, total height, individual tree volume, stem form and incidence of forking were measured at 9 years old. All surviving trees were assessed for diameter at breast height (DBH), with diametric tape; total height (HT), with hypsometer (Vertex IV HS 102); stem straightness, with a visual scale of 1 (straight stem) to 4 (twisted stem); and forking, with a visual scale of 0 (without forks) to 2 (more than one forks). Total stem volume, with bark, (VOL), was calculated for each tree, using the general equation: $VOL = \pi / 4 * DBH^2 * HT * FF$, where FF is the form factor with a value of 0.4.

Data analysis

Data analysis of each trait was carried out jointly for all sites, using the following mixed model:

$$Y_{ijk} = \mu + \text{SITE}_i + \text{REP}_{j(i)} + \text{PROV}_k + \text{SITE.PROV}_{ik} + \varepsilon_{ijk}$$

Where Y_{ijk} is the observed value in the j -th replication of the i -th site, pertaining to k -th provenance; μ is the overall mean value; SITE_i is the effect of the i -th site; $\text{REP}_{j(i)}$ is the effect of the j -th replication within the i -th site; PROV_k is the effect of the k -th provenance; SITE.PROV_{ik} is the interaction effect between the i -th site and the k -th provenance; ε_{ijk} is the random error. Site and provenance effects were considered as fixed factors and the effect of replications as a random factor. The significance of the fixed effects was determined by analysis of variance (ANOVA). The contrasts of means were carried out using the Tukey HSD test with 95% confidence. The statistical analyses were carried out using the R 3.4.1 software (R Core Team, 2015).

Results

For all traits, a significant effect of site ($p < 0.001$) and provenance ($p < 0.001$) was found. The provenance by site interaction was not significant for stem straightness ($p = 0.1025$) but was significant for survival, individual volume, and forking ($p < 0.001$), so these traits were evaluated in each site separately.

Survival

Differences among provenances for survival were pronounced ($p < 0.001$) in all sites. In the Rivera trial, survival ranged between 52 and 79%. The provenance that had the greatest survival was Burdekin River, significantly overcoming the Maryland, S of Loch Sport, Yurammie SF, W of Warwick, Cardwell and SW of Mount Garnet provenances (Figure 1a). In El Carmen, survival ranged between 51 and 92%, being Kalpower the provenance with higher survival, statistically overcoming Maryland, Crediton SF, Yurammie SF, Cardwell, SW of Mount Garnet and W of Warwick

provenances (Figure 1b). The higher differences between provenances were recorded in the Carlos Reyles trial, with survival values that varied between 19 and 95%. Bunya SF exhibited the greatest survival, although it was only significantly higher than Cardwell and W of Warwick provenances, which had the lowest survival (Figure 1c). Large differences between provenances were also recorded in Vergara, where survival ranged between 28 and 70%. The provenance that had higher survival was Buckenbowra SF, differing only from the Selection Flat SF559, Mill Stream Archer Creek, Bunya SF, Kalpower, Marlborough, Calliope River and Cardwell provenances (Figure 1d).

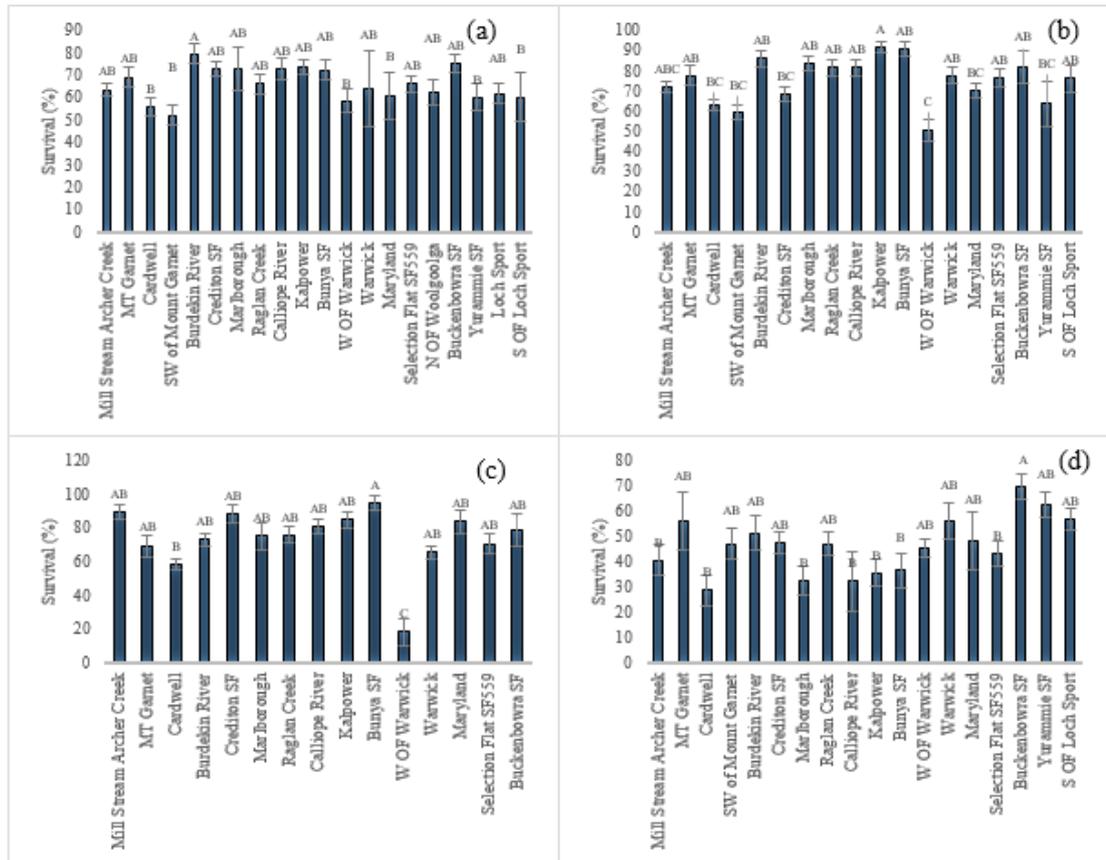


Figure 1. Tree survival at 9 years old for the different Australian provenances in each site: Rivera (a), El Carmen (b), Carlos Reyales (c) and Vergara (d). Provenances with different letters differ statistically at 5% according to the Tukey HSD test. The bars indicate standard error at the individual level.

Individual volume

Significant differences ($p < 0.001$) among provenances for growth rate were found in all sites. In Rivera, the most productive site, the average individual volume ranged between 0.34 and 0.11 m³. Provenance Selection Flat SF559 was the fastest growing, overcoming the rest of the provenances, except Buckenbowra SF, Bunya SF, Yurammie SF and Calliope River, with which did not differ significantly (Figure 2a). The mean individual volume in El Carmen ranged between 0.20 and 0.065 m³. Buckenbowra SF was the provenance with higher growth in this trial, significantly surpassing the other provenances, except for Yurammie SF and Bunya SF, with which

there were no significant differences (Figure 2b). In Carlos Reyes, where the average individual volume ranged between 0.23 and 0.04 m³, the Bunya SF provenance had the greatest growth, although it only significantly exceeded the provenances of MT Garnet, Raglan Creek, Marlborough, Burdekin River, Mill Stream Archer Creek, Cardwell and W of Warwick (Figure 2c). Vergara was the site with larger differences in growth rate, with an individual volume ranged between 0.36 and 0.076 m³. Yurammie SF and Buckenbowra SF were the provenances with higher growth (Figure 2d).

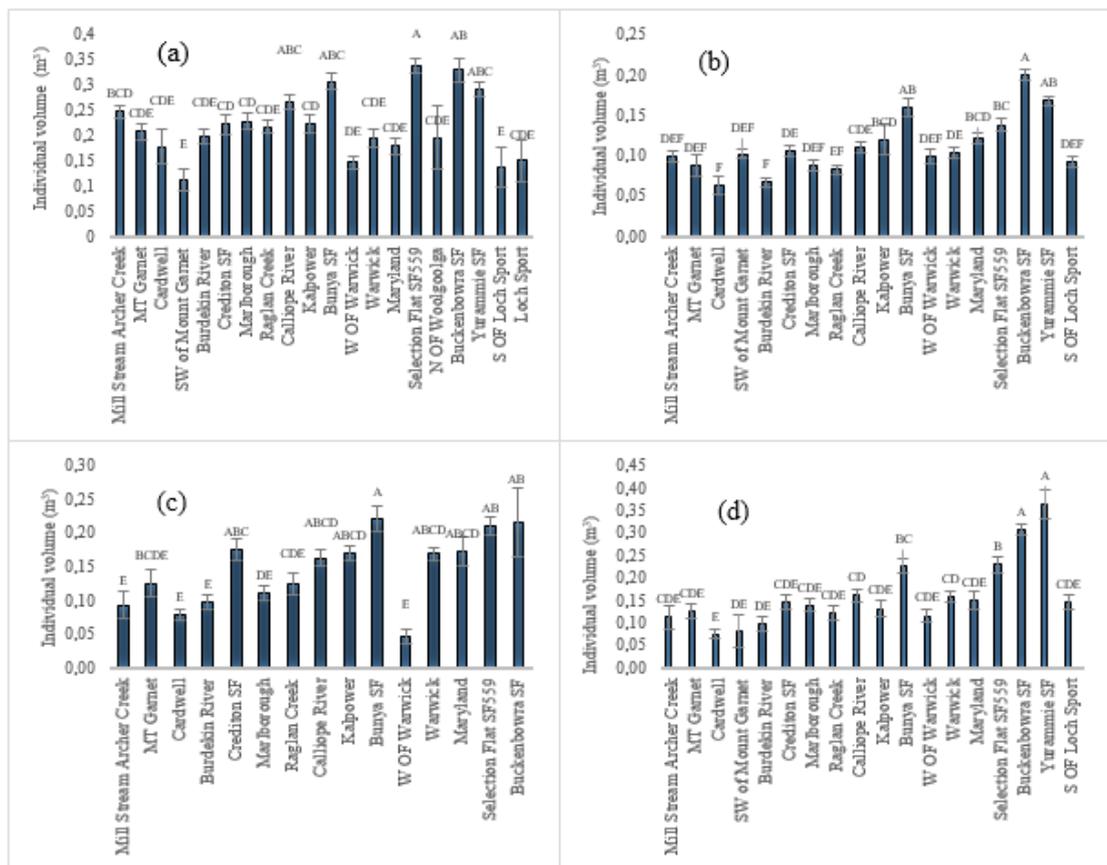


Figure 2. Mean individual volume at 9 years old of different provenances at each site: Rivera (a), El Carmen (b), Carlos Reyes (c) and Vergara (d). Provenances with different letters differ significantly at 5% according to the Tukey HSD test. The bars indicate standard error at the individual level.

Forking

Forking scores showed marked provenance differences ($p < 0.001$) in all sites. The mean incidence of forking range between 0.4 and 1.3 in the Rivera trial. The N of Woolgoolga, W of Warwick, Yurammie SF and Kalpower provenances showed the lowest number of forks, although they only significantly differed from the S of Loch Sport and Loch Sport provenances, which presented the highest incidence of forking (Figure 3a). El Carmen was the site with the greatest differences among provenances, with an incidence of forking ranging between 0.25 and 1.35. The Raglan Creek, Marlborough, Cardwell and Burdekin River provenances showed the best behavior in this trait (low incidence of forking), although they only overcoming the MT Garnet, Bunya SF, Maryland, Buckenbowra SF and S of Loch Sport provenances (Figure 3b). In Carlos Reyles, where the mean incidence of forking range between 0.16 and 0.87, all provenances showed low incidence of forking, except Crediton SF, Bunya SF and Maryland provenances (Figure 3c). In the Vergara trial, the mean incidence of forking range between 0.14 and 0.97. The Bunya SF provenance had the lowest number of forks, although it only significantly differed from the Maryland provenance (Figure 3d).

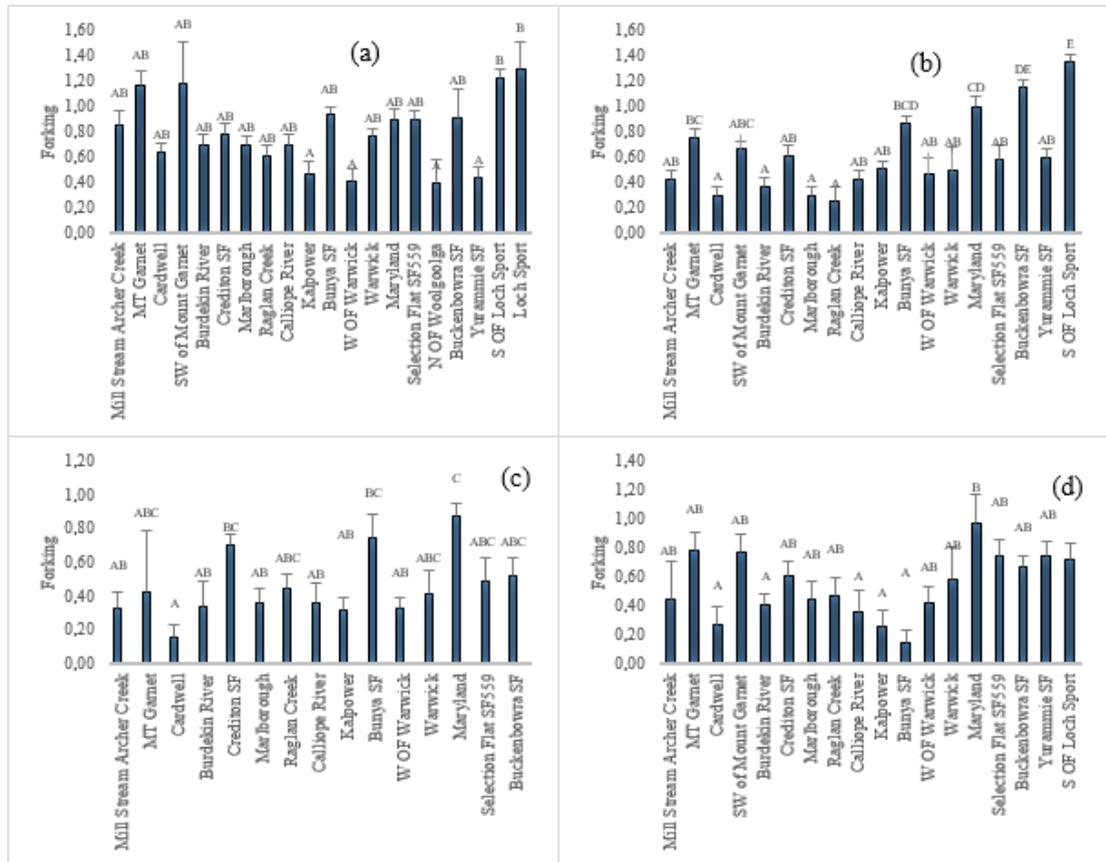


Figure 3. Forking at 9 years old for the different Australian provenances at each site: Rivera (a), El Carmen (b), Carlos Reyles (c) and Vergara (d). Provenances with different letters differ statistically at 5% according to the Tukey HSD test. The bars indicate standard error at the individual level.

Stem straightness

As mentioned above, there was no provenance by site interaction for stem straightness. This trait showed little differences among provenances, except for Loch Sport and Yurammie SF, which clearly had very bad form (twisted stems) (Figure 4).

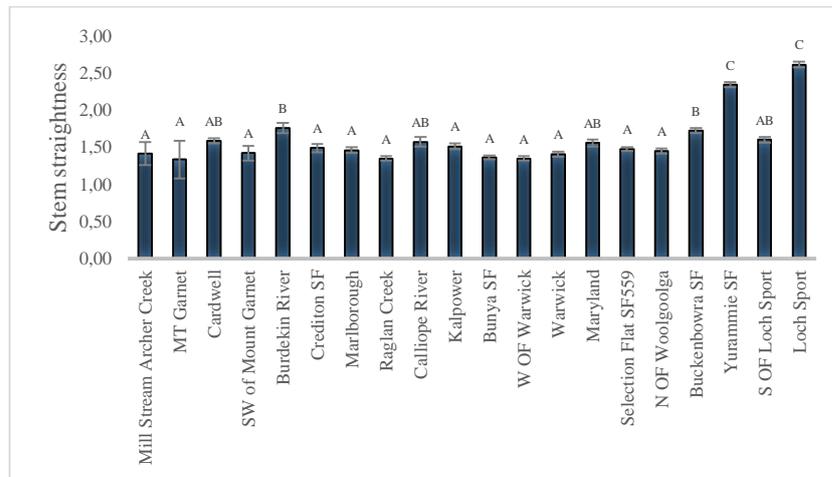


Figure 4. Stem straightness at 9 years old of different provenances in the joint analysis of all sites. Provenances with different letters differ statistically at 5% according to the Tukey HSD test. The bars indicate standard error at the individual level.

Discussion

Both in the productive traits (survival and individual volume) and in the traits related to stem form (straightness and incidence of forking) there were statistically significant differences among provenances. In addition, all traits evaluated, except stem straightness, presented significant provenance by site interaction, indicating that the relative performance of provenances varies even with minor differences in the climate and/or soil where trees are cultivated. These results confirm that the great variety of environments in which *E. tereticornis* developed has generated a significant variation in the adaptability and performance of different provenances. Although there is not a very clear regionalization, the provenances with highest growth rate were those from latitudes between 25° and 37° South (South Queensland and New South Wales). This region has also been reported as the most productive in Zimbabwe and Argentina (Eldridge *et al.*, 1994; Donaq *et al.*, 1998; Marcó & Harrand, 2005). On the other hand, in the present work it was observed that all subtropical provenances, of latitudes below 19° (North of Queensland), had poor performance in Uruguay. However, it has been reported that the best provenances for Bangladesh, Brazil, Nigeria, Mozambique and from South to East of India are found in that region (Otegbeye, 1990; Eldridge *et al.*,

1994; Kumaravelu *et al.*, 1995; Chamshama *et al.*, 1999; Ginwal *et al.*, 2004; Ginwal, 2009).

No one provenance was the best in all sites or in all the traits evaluated. However, some provenances showed good growth in all sites, such as Buckenbowra SF, Yurammie SF, Bunya SF and Selection Flat SF559. Buckenbowra SF also presented good survival in all sites, so it can be considered as a source of seed of very good performance in Uruguay. The provenances differed markedly in the incidence of forking, highlighting Cardwell, Kalpower, Burdekin River and W of Warwick, which had low values in all sites. In general, the stem straightness was good in all sites evaluated, with small differences among provenances, except for Loch Sport and Yurammie SF, which presented very poor form in Uruguay.

The results of this study showed the importance of correctly choosing the source of seeds for commercial plantations of *E. tereticornis*. In the different trials analyzed, the best provenance had a tree growth (individual volume) 3 to 5 times larger than the worst provenance. However, the absence of a clear regionalization and the existence of a significant provenance by site interaction, demonstrates the importance of carrying out the local evaluation of different provenances to be able to choose the best source of seeds. These results also suggest that it is necessary to evaluate more provenances of *E. tereticornis*, mainly from those areas identified as of better aptitude, like South Queensland and New South Wales, to identify sources of seeds that simultaneously present good productivity and stem form for the cultivation of this species in humid subtropical climates such as Uruguay.

Acknowledgements

We would like to thank Pablo Núñez, Federico Rodríguez, Wilfredo González and Santiago García for their assistance on measurement of the trails.

References

- Alvarado R, Alvarado A, Mendoza O. 2003. *Eucalyptus tereticornis* Smith. Ed: Vozzo, J.A. In: Tropical Tree Seed Manual. United States Department of Agriculture, Forest Service pp: 470-472.
- Balmelli G, Resquín F. 1998. Alternativas forestales para sombra y abrigo en basalto. In: Seminario de Actualización en Tecnologías para Basalto. Serie Técnica 102 INIA. Montevideo, Uruguay. pp: 357-367.
- Chamshama SA, Mugasha AG, Wate PA. 1999. Variation in performance of *Eucalyptus tereticornis* provenances at Michafutene, Mozambique. *Silvae Genet* 48(6):261-266.
- Chezian P, Yasodha R, Modhumita G. 2010. Genetic diversity analysis in a seed orchard of *Eucalyptus tereticornis*. *New Forest* 40(1):85–99.
- Donaq N, Schenone R, Sanchez M. 1998. Comportamiento de especies de *Eucalyptus* en un suelo pesado de la región N.E. de Entre Ríos. INTA Concordia Carpeta de Información Forestal B.
- Eldridge K, Davidson J, Harwood C, Wyk G. 1994. *Eucalypt* domestication and breeding. Oxford University Press Inc, New York. 288p.
- Ferreira J, Krogh H, Menck A, Oda S. 1987. Teste de procedência de *Eucalyptus* para a região subúmida do Estado do Maranhão. *Boletim de Pesquisa Florestal* 15:41-48.
- Ginwal HS. 2009. Provenance and family variation in growth performance of *Eucalyptus tereticornis* (Sm.) in a provenance cum progeny trial in Midnapore, India. *Forest Ecol Manag* 258(11):2529-2534.
- Ginwal H, Kumar P, Sharma V, Mandal A, Harwood C. 2004. Genetic variability and early growth performance of *Eucalyptus tereticornis* Sm. in provenance cum progeny trials in India. *Silvae Genet* 53(4–5):148-153.

- INIA-GRAS. 2019. Tablas de caracterización agroclimática. <http://www.inia.uy/gras/Clima/Caracterizaci%C3%B3n-agroclim%C3%A1tica/Tablas> [21 agosto 2019]
- Kumaravelu G, Stanley J, Rai RSV, Balan S. 1995. Provenances of *Eucalyptus camaldulensis* Dehnh and *E. tereticornis* Sm suitable to South Indian conditions - results of an IUFRO trial. *Annals of Forestry* 3(2):129-133
- López A, Barrios A, Trincado G. 2015. Modelos de perfiles fustales con una estructura de error autorregresiva para plantaciones de *Eucalyptus tereticornis* en Colombia. *Madera Bosques* 21(2):73-88.
- Marcó M, Harrant L. 2005. Valor Potencial de los Eucaliptos Colorados en Combinaciones Híbridas. I Jornada Sobre Potencialidad Foresto-Industrial del Eucalipto en Santiago del Estero. Santiago del Estero, Argentina.
- Otegbeye GO. 1990. Provenance variation in *Eucalyptus tereticornis* in a field trial within the Northern Guinea Savanna zone of Nigeria. *Silvae Genet* 39(3-4):103-107.
- R Core Team. 2015. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <https://www.r-project.org/>. 16 de noviembre de 2018.
- Varghese M, Harwood C, Hegde R, Ravi N. 2008. Evaluation of Provenances of *Eucalyptus camaldulensis* and Clones of *E. camaldulensis* and *E. tereticornis* at Contrasting Sites in Southern India. *Silvae Genet* 57:170-179.