

Control genético de la susceptibilidad de *Eucalyptus globulus* a diferentes enfermedades

[Gustavo Balmelli](#); [Virginia Marroni](#); [Nora Altier](#); [Ramón García](#)

RESUMEN

Datos de 8 pruebas de progenie de polinización abierta de *Eucalyptus globulus* fueron utilizados en la estimación de parámetros genéticos para susceptibilidad a diferentes enfermedades, tanto foliares como del fuste. Los valores de heredabilidad individual obtenidos para diferentes síntomas de enfermedades fueron en general moderados a altos: para manchas foliares y defoliación la heredabilidad varió entre 0.31 y 0.54; para diferentes tipos de canchros varió entre 0.48 y 0.96 y para la formación de brotes epicórmicos entre 0.26 y 1.07. Si bien estos valores están sobreestimados por el efecto de procedencia (no incluido en el análisis), los mismos son muy promisorios desde el punto de vista del mejoramiento genético ya que sugieren que es esperable una buena respuesta (ganancia genética) a la selección por menor susceptibilidad a enfermedades. Los valores de heredabilidad obtenidos para los síntomas de la podredumbre ocasionada por *Inonotus* spp. fueron bajos, variando entre 0.09 y 0.12, lo que indica que para esta enfermedad se obtendría menor respuesta a la selección. Las correlaciones genéticas para cada síntoma medido en diferentes sitios (correlaciones Tipo B) fueron moderadas a altas: variando entre 0.58 y 0.70 para defoliación y manchas foliares; entre 0.76 y 0.84 para canchros y entre 0.47 y 0.82 para brotación epicórmica. Estos valores indican que los síntomas de enfermedades presentan una interacción genotipo-ambiente relativamente baja, lo que desde el punto de vista de las posibilidades de selección también es promisorio ya que es esperable una respuesta similar en diferentes sitios. Las correlaciones genéticas entre los síntomas de las diferentes enfermedades fueron positivas, variando entre 0.57 y 0.72 para manchas foliares y defoliación; entre 0.74 y 0.87 para canchros y *Coniothyrium* spp. entre 0.31 y 0.85 para canchros y rebrotes y entre 0.22 y 0.27 para canchros e *Inonotus* spp. Dichos valores sugieren que es posible seleccionar simultáneamente para reducir la susceptibilidad a diferentes enfermedades.

Palabras clave: enfermedades, susceptibilidad, heredabilidad, interacción genotipo-ambiente, *Eucalyptus globulus*.

Gustavo Balmelli:

Ing. Agr. M.Sc. Programa Nacional Forestal. INIA-Tacuarembó. gubal@inia.org.uy

Virginia Marroni:

Ing. Agr. M.Sc. Programa Nacional Forestal. INIA-Tacuarembó.

Nora Altier:

Ing. Agr. Ph.D. Protección Vegetal. INIA-Las Brujas

Ramón García:

Programa Nacional Forestal. INIA-Tacuarembó

INTRODUCCION

La velocidad de crecimiento del *Eucalyptus globulus* y la excelente calidad de su madera para la producción de pulpa y papel han hecho de esta especie una de las más ampliamente difundidas a nivel mundial (Tibbits *et al.* 1997). Sin embargo, *E. globulus* es susceptible a diversas enfermedades y plagas, algunas de las cuales, como *Mycosphaerella* spp., *Ctenarytaina eucalypti* y *Gonipterus* spp., provocaron daños de tal magnitud en países como Sud África y Nueva Zelanda que los obligaron a abandonar esta especie (Wingfield, 2000; FAO, 1981).

El mejoramiento genético como herramienta para aumentar la tolerancia a enfermedades y plagas en especies forestales es ampliamente reconocido a nivel mundial. La mayoría de los programas de mejoramiento existentes para *E. globulus* (en Australia, Portugal, España, Chile, Argentina y Uruguay) se concentran principalmente en la mejora de la productividad y de la calidad de la madera para pulpa. Sin embargo, en Australia existen varias organizaciones (compañías privadas, cooperativas o institutos de investigación) que incluyen la tolerancia a enfermedades y plagas en sus programas de mejoramiento (Tibbits *et al.* 1997).

La elección de una adecuada fuente de semilla es probablemente la herramienta más sencilla y de bajo costo para mejorar el estado sanitario de una plantación. Sin embargo, y aunque esta estrategia puede ser muy efectiva, la misma es aplicable una única vez (Eldridge *et al.* 1994). Para lograr una mejora continua de la tolerancia a enfermedades y plagas deben utilizarse otras estrategias de mejoramiento genético como la selección y clonación de individuos tolerantes o la selección recurrente. Si bien la clonación de individuos selectos puede ser más efectiva en el corto plazo (aunque en el caso de *E. globulus* puede verse limitada por la dificultad que presenta esta especie para ser propagada vegetativamente), la misma depende de la variación genética existente en la población, la cual depende en el mediano y largo plazo de la reproducción sexual. A su vez, el éxito de un programa de mejoramiento basado en la selección recurrente estará determinado principalmente por la eficiencia del proceso de evaluación y selección y por la heredabilidad que presenten las características de interés.

Existen reportes de variación genética en *E. globulus* para daños provocados por enfermedades como *Mycosphaerella* spp. o por plagas como *Mnesempela privata* (Carnegie *et al.* 1994; Dungey *et al.* 1997; Jones *et al.* 2001) y reportes de heredabilidades moderadas para daños foliares causados por *Mycosphaerella* spp. (entre 0.11 y 0.34, Dungey *et al.* 1997) y para defoliación por *Mnesempela privata* (entre 0.26 y 0.37, Jones *et al.* 2001). Estos ejemplos sugieren que la selección en *E. globulus* por tolerancia a enfermedades y plagas es factible, aunque la eficiencia de incluir dichas características como criterios de selección en un plan de mejoramiento sólo puede estimarse mediante la evaluación local de la población a mejorar.

El *E. globulus* es la especie forestal de mayor área plantada en Uruguay, pero también es la especie en que se han registrado mayores pérdidas económicas producidas por problemas sanitarios. Si bien algunos especialistas han planteado la necesidad de mejorar la tolerancia a enfermedades mediante selección (Wingfield, 2000 y 2001; Telechea, 2002), hasta el momento no se dispone de información local que permita determinar hasta que punto esto es factible. Por tal motivo el Programa Nacional Forestal del INIA comenzó en 2003 la evaluación sanitaria de la red de pruebas de progenie de su Plan de Mejoramiento Genético de *E. globulus*, presentándose en este artículo los parámetros genéticos estimados para susceptibilidad a diferentes enfermedades [#1](#).

MATERIALES Y METODOS

Pruebas de Progenie

En otoño-invierno de 2003 se evaluaron 3 pruebas de progenies de segunda generación (instaladas en 2002) y 5 pruebas de progenies de primera generación (instaladas entre 1994 y 1995). La ubicación y características generales de las pruebas se presentan en el Cuadro 1. En todos los casos son familias de polinización abierta, por lo que se trata de progenies de medios hermanos.

Los materiales evaluados en las pruebas instaladas en 2002 provienen de cuatro fuentes de semilla: familias de primera generación (Australianas y Locales); familias introducidas de Chile; familias introducidas de Australia (de buenos orígenes) y población de cría (familias de segunda generación). El diseño experimental de dichas pruebas es de bloques completos al azar, con 24 repeticiones y parcelas de 1 planta.

Las pruebas de progenie de primera generación conforman dos grupos diferentes, uno instalado en 1994 y el otro en 1995, cada uno de los cuales evalúa familias de diferentes orígenes australianos. El diseño experimental utilizado en estas pruebas es de bloques completos al azar, con 6 repeticiones y parcelas lineares de 10 plantas.

Cuadro 1. Características generales de las pruebas de progenie evaluadas.

Prueba de Progenie	Año	Ubicación	Tipo de suelo	Numero de familias
S99	2002	Rocha	(2.11a) Profundidad y textura media	230
S100	2002	Maldonado	(2.12) Profundidad y textura media	204
S101	2002	Lavalleja	(2.12) Poco profundo y textura media	190
A35	1994	Tacuarembó	(7.2) Profundo Arenoso	70
A37	1994	Lavalleja	(2.11a) Superficial y textura pesada	75
A48	1995	Rivera	(7.31) Profundo Arenoso	58
A49	1995	Lavalleja	(2.12) Poco profundo y textura pesada	50
A50	1995	Soriano	(9.3) Profundidad y textura media	49

Características evaluadas

En cada prueba se identificaron inicialmente los diferentes tipos de síntomas, su prevalencia y severidad. Posteriormente se definió una escala visual para cada tipo de síntoma. Para aquellos que estaban presentes en todos los árboles se utilizó una escala de 1 a 5 (dónde 5 es mayor nivel de daño) y para los síntomas que estaban presentes en algunos árboles se utilizó una escala de 0 o 1 (ausencia o presencia de síntoma). Finalmente y con la utilización de dichas escalas se cuantificaron los síntomas en cada árbol.

En las pruebas de segunda generación se cuantificó la severidad de enfermedades del follaje utilizando dos indicadores o síntomas: el nivel de manchas foliares y el nivel de defoliación. En ambos casos se utilizó una escala de 1 a 5, con puntos intermedios. Posteriormente, asumiendo que las manchas y la defoliación son dos síntomas de las mismas enfermedades que ocurren en etapas sucesivas, se confeccionó un nuevo indicador formado por la suma de los valores de manchas y defoliación.

En las pruebas de primera generación se cuantificaron como síntomas de enfermedades del fuste:

- la presencia de canchales (lesiones necróticas en el tronco, de tamaño y forma variable, a veces acompañados por exudación de resina).
- la presencia de lesiones "tipo *Coniothyrium*" (manchas necróticas pequeñas de bordes bien definidos).
- la presencia de síntomas de podredumbre "tipo *Inonotus*" (abultamiento del tronco alrededor de una herida en la cual generalmente queda expuesto el xilema).
- la presencia de brotes epicórmicos (rebotes a diferentes alturas del fuste).

En el Cuadro 2 se describe la escala utilizada en las pruebas de primera generación para cada tipo de síntoma.

Cuadro 2. Escala utilizada en cada prueba de primera generación para la cuantificación de los diferentes síntomas.

Prueba de Progenie	Cancros	Coniothyrium	Inonotus	Rebrotos
A35	1 a 5	1 a 5	0 / 1	0 / 1
A37	1 a 5	0 / 1	0 / 1	0 / 1
A48	1 a 5	1 a 5	0 / 1	0 / 1
A49	1 a 5	0 / 1	0 / 1	0 / 1
A50	1 a 5	0 / 1	0 / 1	0 / 1

Identificación de agentes causales

Al finalizar la evaluación en cada prueba se procedió a la extracción de muestras de tejidos con los diferentes síntomas para la identificación de los agentes causales. Para la determinación de enfermedades foliares se extrajeron hojas y para la de enfermedades del fuste se cortaron árboles con presencia de los diferentes síntomas y se extrajeron muestras de tejidos dañados.

Para los diferentes tipos de síntomas algunas muestras fueron colocadas en cámara húmeda; posteriormente las estructuras desarrolladas fueron observadas bajo lupa estereoscópica para identificación.

Para la identificación de los agentes causales de manchas foliares, se cortaron segmentos de hojas de 0.5 x 0.5 mm correspondientes a áreas afectadas. Los mismos fueron desinfectados superficialmente con una solución de 0.5% de hipoclorito de sodio por 1 minuto, enjuagadas con agua estéril y secadas sobre papel de filtro estéril en cámara de flujo laminar. Los segmentos fueron colocados en placas de Petri (5 por placa) conteniendo medio de cultivo (PDA) e incubadas a 24oC. Las colonias desarrolladas fueron repicadas a placas de Petri conteniendo PDA para su posterior identificación.

Para la identificación de los agentes causales de enfermedades del fuste se cortaron segmentos de tejido de los márgenes necróticos, los que fueron esterilizados superficialmente con 70% de etanol por 5 segundos y colocados en placas de Petri conteniendo PDA e incubados a 24oC. Las colonias desarrolladas fueron repicadas a placas de Petri conteniendo PDA para su posterior identificación.

Para cuantificar la frecuencia relativa de diferentes enfermedades foliares se realizó un muestreo de hojas al azar. Dichas hojas fueron evaluadas en el laboratorio utilizando una lupa estereoscópica para determinar en cada una el principal agente causal.

Análisis de datos

Los componentes de varianza fueron estimados mediante el Proc Varcomp (método REML) del SAS (1989). El modelo lineal utilizado para cada sitio incluyó términos para bloque; familia; bloque por familia y error. En el modelo no se incluyó un término para procedencia debido a que el número de familias por procedencia es muy variable (entre 30 y 1), con varias procedencias que tienen una sola familia, dónde se confunden ambos efectos.

En la estimación de las heredabilidades individuales y con el fin de corregir posibles desviaciones en la relación de medios hermanos se asumió un coeficiente de parentesco de 0.4 (Volker *et al.* 1990). De esta forma la heredabilidad en cada sitio y los correspondientes errores estándar fueron estimados como:

$$h_i^2 = \frac{2.5(\sigma_f^2)}{\sigma_f^2 + \sigma_{bf}^2 + \sigma_e^2} \quad e.e.(h_i^2) = \sqrt{\frac{6.25 * \text{Var}(\sigma_f^2)}{(\sigma_f^2 + \sigma_{bf}^2 + \sigma_e^2)^2}}$$

donde σ_f^2 ; σ_{bf}^2 y σ_e^2 son respectivamente los componentes de varianza para familia, interacción bloque por familia y error, mientras que $\text{Var}(\sigma_f^2)$ es la varianza del componente de varianza para familia.

Para conocer la magnitud del efecto de interacción genotipo-ambiente se utilizaron dos indicadores: la heredabilidad conjunta (o sea estimada mediante el análisis conjunto de pruebas establecidas en diferentes sitios) y la correlación genética para una misma característica medida en dos sitios diferentes (o correlación Tipo B).

El modelo lineal utilizado para el análisis de dos o más sitios en conjunto es similar al utilizado para sitios individuales pero con la inclusión de un término para sitio (como factor fijo) y otro para la interacción sitio por familia. La heredabilidad individual y los errores estándar para grupos de sitios analizados en conjunto fueron estimados como:

$$h_i^2 = \frac{2.5(\sigma_f^2)}{\sigma_f^2 + \sigma_{sf}^2 + \sigma_{bf}^2 + \sigma_e^2} \quad e.e.(h_i^2) = \sqrt{\frac{6.25 * \text{Var}(\sigma_f^2)}{(\sigma_f^2 + \sigma_{sf}^2 + \sigma_{bf}^2 + \sigma_e^2)^2}}$$

donde σ_{sf}^2 es el componente de varianza para la interacción sitio por familia (los demás términos son los definidos anteriormente).

Las correlaciones genéticas Tipo B, así como las correlaciones genéticas entre diferentes síntomas (indicador del grado de asociación existente entre el control genético de la susceptibilidad a las diferentes enfermedades) se estimaron como correlaciones entre los valores de cría parentales, los cuales fueron estimados mediante la técnica de BLUP (mejor predictor lineal insesgado), utilizando el programa GAREML (Huber, 1993).

RESULTADOS

Incidencia de los diferentes síntomas en cada sitio

Los valores medios para cada tipo de síntoma o su incidencia (% de árboles con presencia del síntoma), que permiten caracterizar el estado sanitario general en cada prueba al momento de la evaluación, se presentan en los Cuadros 3 y 4.

Cuadro 3. Valores medios para manchas foliares y defoliación en pruebas de progenie de segunda generación (escala de 1 a 5).

Prueba	Manchas	Defoliación
S99	2.43	2.85
S100	2.72	2.38
S101	(*)	(*)

(*) En la prueba S101 no se evaluaron daños foliares debido a la ausencia de los mismos.

Cuadro 4. Valores medios (escala de 1 a 5) o incidencia (en % de plantas vivas afectadas) para síntomas de enfermedades del fuste en pruebas de progenie de primera generación.

Prueba	Cancros	Coniothyrium spp.	Inonotus spp. (%)	Rebrotos (%)
A35	3.04	2.45	3.5	46.8
A37	2.26	(7.1 %)*	13.1	14.2
A48	2.47	2.22	3.8	19.4
A49	1.99	(19.6 %)*	21.2	12.3
A50	2.57	(40.5 %)*	4.8	24.5

(* La incidencia de síntomas "tipo Coniothyrium" en las pruebas A37, A49 y A50 fue muy baja por lo que se presenta el porcentaje de árboles con presencia de dichos síntomas.

Los tipos de manchas foliares más comunes encontradas en las pruebas S99 y S100 fueron: pústulas amarillo-anaranjado en brotes terminales y hojas jóvenes, las cuales devienen en manchas color castaño a medida que las hojas alcanzan su desarrollo completo y manchas castaño claro a marrón, angulares o circulares, con bordes que pueden ser más oscuros que la mancha y variables en color. El agente causal del primer tipo de manchas es la roya del eucalipto (*Puccinia psidii*), mientras que el segundo tipo es ocasionado por varias especies de *Mycosphaerella*. La frecuencia relativa de los distintos tipos de manchas en cada prueba se presenta en el Cuadro 5.

Cuadro 5. Frecuencia relativa de la mancha predominante.

Prueba	Roya	Mycosphaerella	Otros	Hoja sana
S99	44.3 %	34.7 %	1.5 %	19.5 %
S100	46.5 %	25.8 %	3.7 %	23.4 %

Los agentes causales de los daños del fuste encontrados en las pruebas A35 a A50 fueron: *Botryosphaeria* spp., *Coniothyrium* spp. e *Inonotus* spp. Los rebrotos probablemente sean una respuesta a condiciones de estrés, provocadas por diferentes enfermedades, por condiciones ambientales adversas (como heladas o sequía) o por el efecto combinado de ambos factores.

Control genético para susceptibilidad a enfermedades foliares

Las estimaciones de heredabilidad individual en cada sitio para el nivel de manchas foliares, para el nivel de defoliación y para la variable formada por la suma de ambos síntomas se presentan en el Cuadro 6.

Cuadro 6. Heredabilidad individual para cada sitio y errores estándar (entre paréntesis) para manchas foliares, defoliación y manchas + defoliación.

Prueba	Manchas	Defoliación	Manchas + Defoliación
S99	0.44 (0.05)	0.54 (0.06)	0.52 (0.06)
S100	0.31 (0.04)	0.36 (0.05)	0.37 (0.05)

Los valores de heredabilidad individual para los diferentes síntomas de enfermedades foliares fueron moderados a altos (variando entre 0.31 y 0.54), con bajos errores estándar (entre 0.04 y 0.06), indicando una buena precisión en su estimación. Estos valores sugieren que la susceptibilidad a enfermedades foliares en *E. globulus* presenta buen control genético, lo que es promisorio desde el punto de vista de la respuesta esperada por selección.

Sin embargo, tanto la varianza aditiva como la heredabilidad estimadas en cada sitio podrían estar sobreestimadas por la presencia de interacción genotipo-ambiente, la cual, al no poder estimarse en un solo sitio, se encuentra confundida (incluida) en la estimación de la varianza aditiva (Hodge y White, 1992). Los indicadores utilizados para conocer la magnitud del efecto de interacción genotipo-ambiente: heredabilidad conjunta y correlaciones genéticas Tipo B, se presentan en el Cuadro 7.

Cuadro 7. Heredabilidad (h^2) conjunta estimada en las pruebas S99 y S100 (y error estándar entre paréntesis) y correlaciones genéticas Tipo B (r^2_B) para manchas foliares, defoliación y manchas + defoliación.

Indicador	Manchas	Defoliación	Manchas + Defoliación
h_i^2	0.35 (0.04)	0.33 (0.04)	0.38 (0.05)
r^2_B	0.70	0.58	0.65

Los valores de heredabilidad obtenidos en el análisis de ambas pruebas en conjunto fueron en general similares a los obtenidos en ambas pruebas por separado, lo que indica un bajo peso relativo del componente de varianza sitio-familia y por lo tanto un nivel bajo de interacción genotipo-ambiente. La correlación genética Tipo B fue relativamente alta para manchas foliares y moderada para defoliación, indicando que esta última característica presenta una mayor interacción genotipo-ambiente. Esta diferencia en la magnitud de la interacción genotipo-ambiente estaría indicando cierta variación en el efecto que el ambiente ejerce en la manifestación de ambos síntomas o cierta diferencia en el grupo de genes que los controlan.

Las correlaciones genéticas entre los valores de manchas y los de defoliación indican el grado de asociación existente entre el control genético de ambos síntomas (Cuadro 8).

Cuadro 8. Correlación genética entre manchas foliares y defoliación.

Correlación genética	Prueba S99	Prueba S100
Manchas-Defoliación	0.72	0.57

Si bien en ambas pruebas los valores fueron positivos y moderados, indicando que las manchas y la defoliación están controladas en buena medida por el mismo grupo de genes, los valores obtenidos son menores a los que podría esperarse si se asume que ambas son diferentes síntomas del mismo complejo de enfermedades. Los mayores valores de correlación obtenidos en la prueba S99 podrían estar explicados por un mayor efecto de defoliación provocado por *Mycosphaerella* spp., la cual en esa prueba tuvo mayor peso relativo que la roya como agente causal de las manchas foliares (Cuadro 5). Cabe señalar que *Mycosphaerella* spp. es un hongo necrotrófico mientras que *Puccinia psidii* es biotrófico y por lo tanto depende del tejido vivo del huésped para su sobrevivencia.

Control genético para susceptibilidad a enfermedades del fuste

Las estimaciones de heredabilidad individual en cada sitio para síntomas de enfermedades del fuste se presentan en el Cuadro 9.

Cuadro 9. Heredabilidad individual para cada sitio y errores estándar (entre paréntesis) para síntomas de enfermedades del fuste.

Prueba	Cancros	<i>Coniothyrium spp.</i>	<i>Inonotus spp</i>	Rebrotos
A35	0.66 (0.13)	0.48 (0.10)	(*)	0.26 (0.06)
A37	0.52 (0.10)	(*)	0.09 (0.03)	0.31 (0.06)
A48	0.83 (0.18)	0.67 (0.15)	(*)	1.07 (0.22)
A49	0.63 (0.14)	(*)	0.12 (0.04)	0.27 (0.07)
A50	0.96 (0.21)	0.51 (0.12)	(*)	0.59 (0.14)

(*) No se estimó por muy baja incidencia.

Los valores de heredabilidad obtenidos para los diferentes síntomas de enfermedades del fuste fueron, salvo para *Inonotus spp.*, altos o muy altos, aunque en general también presentaron errores estándar relativamente altos.

Los canchros y los síntomas de *Coniothyrium spp.* presentaron en general muy altos valores de heredabilidad individual, los cuales a su vez fueron bastante consistentes para las diferentes pruebas, variando entre 0.52 y 0.96 para los primeros y entre 0.48 y 0.67 para los últimos. Los valores de heredabilidad individual para la formación de rebrotos, salvo en la prueba A48, fueron moderados a altos, variando entre 0.26 y 0.59.

El valor obtenido en la prueba A48 de heredabilidad individual para rebrotos (1.07) es superior al máximo teórico, lo que evidencia su sobreestimación. Como fue discutido anteriormente, el efecto de procedencia no fue incluido en el análisis, por lo que si el mismo es importante estaría inflando la varianza aditiva y en definitiva provocando la sobreestimación de la heredabilidad.

Por el contrario, y si bien la presencia de síntomas de *Inonotus spp.* solamente permitió su evaluación en dos pruebas, los valores de heredabilidad obtenidos en ambos casos fueron bastante bajos (0.09 y 0.12), indicando que esta enfermedad presenta un control genético relativamente pobre. En otras palabras, la eficiencia esperada por selección (ganancia genética) es bastante menor que para los síntomas de enfermedades de fuste anteriormente analizados.

La estimación del efecto de interacción genotipo-ambiente a través de la heredabilidad conjunta y de la correlación genética Tipo B se efectuó para pruebas comparables (A35 con A37 y A48 con A49 y A50) y para los síntomas que en las diferentes pruebas fueron evaluados con la misma escala (cancros y rebrotos). Ambos indicadores se presentan en el Cuadro 10.

Cuadro 10. Heredabilidad conjunta para grupos de pruebas comparables (y error estándar entre paréntesis) y Correlación genética Tipo B, para canchros y rebrotos.

Pruebas	Heredabilidad		Correlación Tipo B	
	Cancros	Rebrotos	Cancros	Rebrotos
A35 y A37	0.52 (0.10)	0.17 (0.05)	0.76	0.47
A48; A49 y A50	0.75 (0.14)	0.56 (0.11)	0.84 (*)	0.82 (*)

(*) Promedio para todas las combinaciones de pares de pruebas.

Los valores de heredabilidad para canchros obtenidos del análisis conjunto en ambos grupos de pruebas fueron similares a los obtenidos en cada prueba por separado, indicando un bajo peso relativo del componente de varianza de sitio por familia y por lo tanto un reducido efecto de interacción genotipo-ambiente.

Para rebrotes la heredabilidad del análisis conjunto fue en un caso cercano al promedio de los valores obtenidos en cada prueba por separado (pruebas A48; A49 y A50) y en el otro bastante inferior al obtenido por separado (pruebas A35 y A37), lo que estaría indicando para estas últimas un mayor peso relativo del componente de varianza sitio por familia, o sea un mayor efecto de interacción genotipo-ambiente.

Las correlaciones genéticas Tipo B confirman lo anterior: para canchros los valores son altos (0.76 y 0.84), indicando un escaso efecto de interacción genotipo-ambiente, mientras que para rebrotes, al menos en las pruebas A35 y A37, el valor fue relativamente bajo (0.47), lo que representa un nivel de interacción genotipo-ambiente bastante importante.

Los valores de correlaciones genéticas Tipo B para canchros son comparables a los reportados por Balmelli *et al.*, (2001) para volumen individual al quinto año de crecimiento (0.74 para el grupo A35-A37 y 0.75 para el promedio de combinaciones del grupo A48-A49-A50), lo que estaría indicando que la interacción genotipo-ambiente para canchros es de similar magnitud que para crecimiento en volumen.

El elevado efecto de interacción genotipo-ambiente para rebrotes en las pruebas A35 y A37 es difícil de explicar debido a la variedad de factores, tanto bióticos como abióticos, que pueden provocarlos. La prueba A35 está ubicada en Tacuarembó y la A37 en Minas, dos sitios con condiciones ambientales contrastantes y que presentaron porcentajes de árboles rebrotados muy diferentes (Cuadro 4), por lo que es probable que en la generación de rebrotes en cada prueba hayan incidido diferentes factores o combinación de los mismos.

El grado de asociación existente entre el control genético de la susceptibilidad a las diferentes enfermedades del fuste, estimado a través de la correlación genética entre los respectivos síntomas, se presenta en el Cuadro 11. Los valores de correlación genética entre canchros y *Coniothyrium* spp. fueron positivos y altos en las tres pruebas analizadas (0.75; 0.87 y 0.74), lo que estaría indicando que ambas características están controladas en buena medida por el mismo grupo de genes. Sin embargo esta asociación podría ser más aparente que real ya que los síntomas de canchros y *Coniothyrium* pueden confundirse (cuando estos últimos son muy frecuentes las lesiones tienden a juntarse y visualmente aparecen como canchros de mayor tamaño), induciendo al evaluador a asignar a árboles muy susceptibles a *Coniothyrium* spp. valores altos para ambos síntomas.

Los valores de correlación genética entre canchros y rebrotes y entre *Coniothyrium* spp. y rebrotes fueron bajos en las pruebas A35 y A37 (entre 0.10 y 0.41) y relativamente altos en las pruebas A48, A49 y A50 (entre 0.63 y 0.85). Estos resultados indican que los genes que controlan la susceptibilidad a canchros y a *Coniothyrium* spp. pueden, en determinadas situaciones, ser también los responsables del control de la presencia de rebrotes.

Los valores de correlación genética entre *Inonotus* spp. y canchros y entre *Inonotus* spp. y rebrotes fueron bajos en todos los casos (entre -0.02 y 0.27), indicando que la susceptibilidad a *Inonotus* spp. está controlada por genes diferentes y es por lo tanto prácticamente independiente de la susceptibilidad a canchros y a la formación de rebrotes.

Cuadro 11. Correlaciones genéticas entre los síntomas de enfermedades del fuste.

Correlación genética	Prueba A35	Prueba A37	Prueba A48	Prueba A49	Prueba A50
Cancros y <i>Coniothyrium</i> spp.	0.75	*	0.87	*	0.74
Cancros y Rebrotos	0.31	0.41	0.78	0.63	0.85
Cancros y <i>Inonotus</i> spp.	*	0.27	*	0.22	*
<i>Coniothyrium</i> spp. y Rebrotos	0.10	*	0.70	*	0.72
<i>Coniothyrium</i> spp. y <i>Inonotus</i> spp.	*	*	*	*	*
Rebrotos y <i>Inonotus</i> spp.	*	0.22	*	-0.02	*

* No estimable por baja incidencia de uno de los síntomas.

DISCUSION

La característica objetivo en un plan de mejoramiento genético debe tener un alto valor económico y debe estar al menos bajo moderado control genético (Zobel y Talbert, 1984). Si bien la importancia económica para el sector forestal uruguayo de los problemas sanitarios de *E. globulus* aún no ha sido cuantificada, existe una opinión bastante generalizada de que los daños producidos por enfermedades son de gran magnitud, lo que justifica la inclusión de tolerancia a enfermedades como objetivo de selección en los programas de mejoramiento genético.

El Plan de Mejoramiento Genético de *E. globulus* que lleva adelante el Programa Nacional Forestal del INIA desde 1993, ha tenido como principal criterio de selección el aumento de la productividad (volumen de madera por hectárea), lo que implica tanto el aumento de la sobrevivencia como el aumento en la velocidad de crecimiento. Al seleccionar por sobrevivencia se espera una mayor adaptación a factores ambientales extremos, tanto bióticos como abióticos, y al seleccionar por velocidad de crecimiento (y por lo tanto por vigor) se espera una menor predisposición al ataque de patógenos endófitos (presentes en árboles sanos pero que sólo comienzan la infección cuando el mismo está bajo condiciones de estrés) y/o oportunistas. Si bien esta estrategia conduciría a una mejora en la sanidad general, la misma no garantiza una mayor tolerancia a enfermedades. Para lograr material genético "tolerante" debe incluirse la susceptibilidad a las principales enfermedades como criterio de selección específico (Potts y Pederick, 2000). Sin embargo, para que la selección sea eficiente (es decir que efectivamente se logren ganancias genéticas con un costo relativamente bajo) debe existir variación genética para susceptibilidad a las diferentes enfermedades; la misma debe estar al menos bajo moderado control genético (heredabilidad) y debe existir una interacción genotipo-ambiente relativamente baja.

Los valores de heredabilidad obtenidos para manchas foliares y defoliación fueron moderados a altos (entre 0.31 y 0.54), siendo algo mayores que los reportados por Dungey *et al.*, (1997) para manchas foliares producidas por *Mycosphaerella* spp. (h^2 entre 0.11 y 0.34) y que los reportados por Jones *et al.*, (2001) para defoliación causada por *Mnesempela privata* (h^2 entre 0.26 y 0.37). Esto significa que la susceptibilidad a enfermedades foliares se encuentra bajo un aceptable control genético y que por lo tanto es esperable una buena respuesta a la selección.

Desde el punto de vista metodológico, la evaluación a campo de enfermedades foliares utilizando una escala visual es sencilla y rápida y los valores de heredabilidad indican que es eficiente ya que el error experimental es relativamente bajo. Sin embargo, la

evaluación de enfermedades en condiciones naturales de campo presenta varias dificultades. La más evidente es la posible ausencia de enfermedades, como ocurrió en la prueba S101 la cual no presentaba síntomas de ninguna enfermedad al momento de la evaluación. Otro inconveniente que presenta la evaluación a campo es que en general los síntomas son causados por un complejo de enfermedades, lo que podría enmascarar o confundir los resultados. En las pruebas S99 y S100 fueron identificados como las enfermedades de mayor incidencia la roya y las manchas causadas por *Mycosphaerella* spp, las cuales a su vez es probable que fuesen causadas por varias especies diferentes.

La evaluación de defoliación como síntoma de enfermedades foliares presenta la dificultad adicional de que puede deberse al efecto combinado de las manchas y de la senescencia natural de las hojas. Los diferentes tipos de manchas foliares pueden tener diferente efecto de defoliación (las de *Mycosphaerella* spp. parecen provocar mayor caída de hojas que las de roya). Asimismo, la arquitectura de la planta (densidad y tamaño de ramas y hojas) puede tener un mayor o menor efecto sobre la defoliación por diferencias en el sombreado de la parte inferior e interna del árbol.

La heredabilidad estimada para los diferentes síntomas de enfermedades del fuste fue, salvo para *Inonotus* spp., alta o muy alta, evidenciando en algunos casos una sobreestimación. De todas formas y aún cuando la heredabilidad esté siendo sobreestimada, los valores obtenidos para canchales, *Coniothyrium* spp. y rebrotes son similares o mayores que los reportados por Balmelli *et al.*, (2001) para características de crecimiento en estas mismas pruebas, los cuales variaron entre 0.27 y 0.57 para volumen por árbol al quinto año. Lo anterior sugiere que la susceptibilidad a estas enfermedades en *E. globulus* presenta buen control genético y por lo tanto es muy factible reducir dicha susceptibilidad mediante selección.

La heredabilidad para los síntomas de *Inonotus* spp. fue bastante baja, indicando que la ganancia genética esperable por selección es bastante menor que la esperable para canchales o *Coniothyrium* spp. Sin embargo, y dado que por el momento no se dispone de otra fuente de información que confirme estos resultados, no debería descartarse la posibilidad de reducir la incidencia de esta enfermedad mediante mejoramiento genético. Por el contrario, la importancia de esta enfermedad en algunas zonas justifica una intensificación de la investigación y probablemente un cambio en la metodología de evaluación. Los bajos valores de heredabilidad obtenidos para *Inonotus* spp. podrían estar explicados por un error experimental relativamente mayor que para los otros síntomas. Una forma de reducir el error experimental sería mediante la inoculación artificial, ya que la misma asegura la incidencia de la enfermedad en todos los individuos en evaluación.

La magnitud de la interacción genotipo-ambiente, tanto para enfermedades foliares como del fuste, parece en general ser relativamente baja, lo que sugiere que de realizarse selección por "tolerancia", el comportamiento de los materiales selectos será similar en diferentes ambientes. Sin embargo y si bien se requiere un mayor análisis, los resultados obtenidos también indican que para la formación de rebrotes el efecto de interacción genotipo-ambiente puede ser suficientemente importante como para justificar la selección y/o evaluación en sitios lo más cercanos, o de características ambientales similares, a los que serán utilizados para establecer plantaciones comerciales. Por otra parte, el efecto de la interacción genotipo-ambiente para susceptibilidad a *Coniothyrium* spp. e *Inonotus* spp. no pudo ser estimado debido a la baja ocurrencia de síntomas en una o más de las pruebas comparables establecidas en diferentes sitios. Nuevamente, la utilización de inoculación artificial parecería ser una metodología de evaluación más adecuada ya que garantiza la incidencia de enfermedades en los diferentes sitios, permitiendo de esa forma la estimación del efecto de interacción genotipo-ambiente sobre la susceptibilidad a las mismas.

Los valores de correlación genética entre manchas y defoliación fueron positivos y relativamente altos, aunque menores a lo esperado si se considera que ambas características son síntomas de las mismas enfermedades. Dichos valores indican que es posible reducir la incidencia de ambos síntomas simultáneamente, incluso si se selecciona solamente por uno de ellos. El nivel de defoliación, por ser más fácil de cuantificar que el nivel de manchas, parecería ser un mejor criterio de selección para reducir la incidencia de enfermedades foliares. Sin embargo, los resultados sugieren que la selección por menor defoliación sería más efectiva para reducir la incidencia de *Mycosphaerella* spp. que para reducir la incidencia de roya, la cual, al ser causada por un hongo biotrófico, no provoca tanta defoliación.

En general los valores obtenidos de correlación genética entre la susceptibilidad a las diferentes enfermedades del fuste fueron positivos, aunque bastante variables según los síntomas considerados. Dichos valores sugieren que el control genético de la

susceptibilidad a canchros está altamente relacionado al de *Coniothyrium* spp., moderadamente relacionado al de formación de rebrotes y levemente relacionado al control genético de la susceptibilidad a *Inonotus* spp.. Esto significa que es posible seleccionar simultáneamente para reducir la susceptibilidad a los diferentes síntomas de enfermedades del fuste. A su vez, la alta asociación genética existente entre la susceptibilidad a canchros y a *Coniothyrium* spp. está indicando que si se selecciona para reducir la susceptibilidad a una de las enfermedades se estará indirectamente reduciendo la susceptibilidad a la otra. Desde el punto de vista práctico lo anterior tiene varias ventajas: permite aumentar la intensidad de selección (ya que difícilmente una familia o individuo tolerante a una enfermedad será susceptible a la otra); permite seleccionar por aquellos síntomas más fácilmente observables (lo que reduce el tiempo y los costos de selección) y permite seleccionar en condiciones de campo donde una enfermedad no esté presente o tenga baja incidencia.

CONCLUSIONES Y CONSIDERACIONES FINALES

Si bien los resultados obtenidos hasta el momento son muy preliminares, los mismos indican que:

- la susceptibilidad a enfermedades en *E. globulus*, tanto foliares como del fuste, presenta control genético moderado o alto;
- existe una asociación positiva entre el control genético de la susceptibilidad a las diferentes enfermedades;
- el efecto de interacción genotipo-ambiente para la susceptibilidad a enfermedades es relativamente bajo.

Desde el punto de vista del mejoramiento genético estos resultados son bastante promisorios ya que sugieren que (i) es posible lograr buenas respuestas (ganancia genética) a la selección por tolerancia a enfermedades; (ii) es posible seleccionar simultáneamente para reducir la susceptibilidad a diferentes enfermedades y (iii) de realizarse selección por "tolerancia", el comportamiento de los materiales selectos será similar en diferentes ambientes.

Desde el punto de vista metodológico, el estudio de la susceptibilidad a enfermedades a partir de evaluaciones de campo es de bajo costo y relativamente sencilla, pero presenta inconvenientes relacionados a la aleatoriedad con que pueden presentarse los síntomas y a la ocurrencia de síntomas causados por complejos de enfermedades, los cuales pueden dificultar la interpretación de los resultados. Dichos inconvenientes podrían evitarse en buena medida mediante la inoculación de las enfermedades cuya susceptibilidad se pretende evaluar.

La información presentada debe considerarse como una primera contribución al conocimiento de las posibilidades de mejorar la sanidad de *E. globulus* mediante selección. Es evidente la necesidad de generar información adicional que permita mejorar el entendimiento del efecto que tiene el ambiente, el genotipo y su interacción en la susceptibilidad a diferentes enfermedades. A su vez, es necesario conocer el efecto que la selección por tolerancia a enfermedades puede tener en el crecimiento y en la productividad [#2](#).

Finalmente, para definir la inclusión o no de la tolerancia a determinada enfermedad como objetivo de selección en un programa de mejoramiento es imprescindible conocer su impacto económico, es decir se requiere cuantificar las pérdidas en productividad y en calidad de la madera provocada por cada enfermedad. Por tal motivo se entiende que la factibilidad de mejorar la sanidad del *E. globulus* dependerá de una adecuada coordinación de actividades interdisciplinarias, donde participen especialistas de las diferentes instituciones y empresas que realizan investigación forestal.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

Balmelli, G.; Resquín, R.; Trujillo, I. 2001. Estimación de parámetros genéticos para características de crecimiento y productividad en *Eucalyptus globulus* ssp. *globulus* en Uruguay. En: Simposio Internacional IUFRO: Desarrollando el Eucalipto del Futuro. Valdivia, Chile, Setiembre 2001.

Carnegie, A.J.; Keane, P.J.; Ades, P.K. y Smith, I.W. 1994. Provenance variation in *Eucalyptus globulus* in susceptibility to *Mycosphaerella* leaf disease. *Canadian Journal of Forest Research*. 24: 1751-1757.

Dungey, H.S.; Potts, B.M.; Carnegie, A.J. y Ades, P.K. 1997. *Mycosphaerella* leaf disease: genetic variation in damage to *Eucalyptus nitens*, *Eucalyptus globulus*, and their F1 hybrid. *Canadian Journal of Forest Research*. 27: 750-759.

Eldridge, K.G.; Davidson, J.; Hardwood, C.E. y Van Wyk, G. 1994. *Eucalypt Domestication and Breeding*. Oxford, 288p.

FAO, 1981. *El eucalipto en la repoblación forestal*. Roma. (Colección FAO Montes N° 11). 723p.

Hodge, G.R. y White, T.L. 1992. Genetic parameter estimates for growth traits at different ages in slash pine and some implications for breeding. *Silvae Genetica* 41(4-5):252-262.

Huber, D.A. 1993. *Optimal mating designs and optimal techniques for analysis of quantitative traits in forest genetics*. Ph.D. Dissertation. University of Florida. Gainesville, FL. USA. 104p.

Jones, T.H.; Potts, B.M.; Vaillancourt, R.E. y Davies, N.W. 2001. Using F2 families to search for mechanisms of genetic based pest resistance in *Eucalyptus globulus*. *En: Simposio Internacional IUFRO: Desarrollando el Eucalipto del Futuro*. Valdivia, Chile, Setiembre 2001.

Potts, B.M. y Pederick, L.A. 2000. Morphology, Phylogeny, Origin, Distribution and Genetic Diversity of the Eucalypts. *En: Diseases and Pathogens of Eucalypts*. (Eds. P.J. Keane, G.A. Kile, F.D. Podger y B.N. Brown) pp 11-34. (CSIRO Publishing).

SAS Institute. 1989. *SAS/STAT guide for personal computers*, 6th edition. SAS Institute Inc. Cary, NC.

Telechea, N. 2002. Aspectos fitosanitarios de *E. globules* en el Sureste del país. *En: Mejoramiento Genético, Silvicultura y Sanidad de Eucalyptus globulus en la región Sureste*. Serie de Actividades de Difusión 289. INIA-Tacuarembó. pp 65-70.

Tibbitts, W.N.; Boomsma, D.B. y Jarvis, S. 1997. Distribution, biology, genetics, and improvement programs for *Eucalyptus globulus* and *E.nitens* around the world. *En: Proc. 24th Southern Forest Tree Improvement Conference*. Orlando, USA, pp 81-95.

Volker, P.W.; Dean, C.A.; Tibbitts, W.N. y Ravenwood, I.C. 1990. Genetic parameters and gains expected from selection in *Eucalyptus globulus* in Tasmania. *Silvae Genetica* 39:18-21.

Wingfield, J.M. 2000. *Report on Diseases of Plantation Eucalyptus in Uruguay*. 28p.

Wingfield, J.M. 2001. Enfermedades de plantaciones de *Eucalyptus*. La perspectiva de Uruguay. *Revista de la Sociedad de Productores Forestales* N° 16. pp 15-19.

Zobel, B. J. y Talbert, J. 1984. *Applied forest tree improvement*. Wiley, New York. 505p.

Notas:

#01: Dicha evaluación es parte del proyecto S/C/OP/07/29 titulado "Desarrollo de una raza local de *Eucalyptus globulus* tolerante a las principales enfermedades y plagas", financiado por el Programa de Desarrollo Tecnológico (PDT).

#02: Correlaciones genéticas entre susceptibilidad a enfermedades foliares y velocidad de crecimiento temprano, así como entre los síntomas de enfermedades del fuste y la productividad por hectárea están siendo evaluadas como parte del proyecto PDT anteriormente citado.