

MEJORAMIENTO GENÉTICO EN *Eucalyptus globulus* Y *Eucalyptus maidenii* POR RESISTENCIA A *Teratosphaeria nubilosa*

Gustavo Balmelli¹, Sofía Simeto¹,
Diego Torres-Dini¹, Alicia Castillo¹,
Nora Altier¹, Guillermo Pérez²,
Juan Mac Gregor³, Alberto Peverelli⁴,
Julio J. Diez⁵

INTRODUCCIÓN

En Uruguay *Eucalyptus globulus* y *Eucalyptus maidenii* llegaron en conjunto a ocupar más de 300 mil hectáreas de plantaciones destinadas a la producción de madera para exportación (MGAP, 2012). Sin embargo, desde la aparición de *Teratosphaeria nubilosa* en el año 2007 (Pérez *et al.*, 2009) las plantaciones jóvenes de ambas especies han sufrido severos daños. La enfermedad que provoca este patógeno, conocida como Manchas de Mycosphaerella, afecta principalmente al follaje juvenil, produciendo inicialmente manchas foliares y posteriormente defoliación (Carnegie *et al.*, 1998; Hunter *et al.*, 2009). Cuando la infección es severa se produce la muerte de ápices y ramas. La pérdida de área foliar afecta el crecimiento y la sobrevivencia posterior (Balmelli *et al.*, 2012), disminuyendo por lo tanto la productividad del monte (Figura 1).

La alta susceptibilidad del follaje juvenil de *E. globulus* a esta enfermedad, sumado al gran volumen de inóculo producido por *T. nubilosa* y a que las condiciones ambientales predisponentes para la enfermedad (varios días de lluvia y alta humedad relativa)

son frecuentes en nuestro país, lleva a que en plantaciones jóvenes exista un alto riesgo de infección. Esto se comprueba año a año con los importantes daños producidos en plantaciones de uno y dos años (Balmelli *et al.*, 2009a, 2009b, 2009c; Balmelli *et al.*, 2011; Simeto *et al.*, 2010). Este hecho a su vez está generando el reemplazo de *E. globulus* por especies más resistentes, como *E. dunnii* y *E. grandis*, lo que hace suponer que en pocos años, si no se desarrolla una estrategia de manejo efectiva, la plantación de *E. globulus* podría ser totalmente abandonada en el país.

Debido a condicionantes económicas, ambientales y operativas las opciones silviculturales para minimizar el efecto de esta enfermedad son muy limitadas. Se han propuesto diferentes estrategias, como por ejemplo la elección del sitio (es decir, evitar plantar en sitios con alto riesgo de infección) (Carnegie, 2007), el incremento del vigor y la tolerancia de los árboles mediante una silvicultura intensiva o mediante la aplicación de activadores de las defensas de la planta (Mohammed *et al.*, 2003; Stone, 2001), la aplicación de fungicidas (Carnegie y Ades, 2003) y la re-fertilización para acelerar la re-

¹Programa Nacional de Investigación en Producción Forestal. INIA. Ruta 5, km 386. Tacuarembó. Correo electrónico: gbalmeili@tb.inia.org.uy

²Polo de Desarrollo Universitario Forestal, Centro Universitario de Tacuarembó (CUT), UdelaR. Tacuarembó.

³Oficina Técnica. Sierras Calmas. Montevideo.

⁴Semillas Santa Rosa. Montevideo.

⁵Departamento de Producción Vegetal y Recursos Forestales. Instituto de Gestión Forestal Sostenible. Universidad de Valladolid. Palencia, España.



Figura 1. (a) Hoja de *E. globulus* con manchas típicas de *T. nubilosa*; (b) manchas en hojas nuevas; (c) manchas en hojas maduras; (d) defoliación y muerte de ramas, con rebrotes basales; (e) sobrevivencia y productividad comprometida en plantación muy afectada por la enfermedad.

cuperación de los árboles afectados (Carnegie, 2007; Pinkard *et al.*, 2006a, 2006b, 2007). Sin embargo, hasta el momento estas alternativas no han demostrado ser eficientes en el control de *T. nubilosa*. Por tal motivo se considera que la forma más efectiva para reducir el efecto de la enfermedad a niveles aceptables es la utilización de material genético resistente (Alfnas *et al.*, 2004; Carnegie *et al.*, 1994; Dungey *et al.*, 1997; Milgate *et al.*, 2005; Tibbits *et al.*, 1997).

Con el objetivo de desarrollar materiales de *E. globulus* y *E. maidenii* de buen comportamiento frente a *T. nubilosa* el INIA ha iniciado un nuevo proyecto, orientado a la selección y clonación de individuos que presenten resistencia en el follaje juvenil y/o precocidad en el cambio de follaje. Para aumentar la variabilidad genética el plan de mejora se basa en cruzamientos controlados, lo que permitirá utilizar los mejores progenitores existentes en el pool genético del

INIA y generar híbridos con especies más resistentes a la enfermedad. Por lo tanto, los objetivos del proyecto son la generación de clones de *E. globulus* y *E. maidenii*, así como híbridos de ambas especies con *E. grandis* y *E. dunnii*, con buen comportamiento frente a *T. nubilosa*. Para esto se implementarán las siguientes actividades: a) Selección en el pool genético de progenitores con características destacadas de resistencia y/o precocidad en el cambio de follaje; b) Obtención de genotipos promisorios mediante cruzamientos controlados; c) Caracterización del comportamiento de los cruzamientos frente a *T. nubilosa* (por inoculación artificial y/o en condiciones de campo); d) Clonación y multiplicación de los individuos seleccionados y e) Evaluación a campo del comportamiento sanitario y productivo de los clones.

El proyecto se inició en marzo de 2011, con la instalación en Lavallega de una prueba de progenies de *E. globulus* y *E. maidenii*.

Luego de una severa infección de *T. nubilosa* ocurrida en febrero de 2012 se evaluó la resistencia del follaje juvenil y la precocidad en el cambio de follaje. En el presente trabajo se analiza la variabilidad genética y las posibilidades de selección de materiales de buen comportamiento frente a la enfermedad.

MATERIALES Y MÉTODOS

La susceptibilidad a *T. nubilosa* y la precocidad del cambio de follaje fueron evaluados en una prueba de progenies de *E. globulus* y *E. maidenii* instalada en marzo de 2011 en el departamento de Lavalleja (Ruta 8, km 161). El material genético incluyó 194 familias de polinización abierta de *E. globulus* y 86 de *E. maidenii* provenientes de las poblaciones de cría del INIA. El diseño experimental fue de bloques completos al azar, con

3 repeticiones y parcelas de 8 plantas en línea. La densidad de plantación fue de 1428 plantas por hectárea (3.5 metros entre líneas y 2 metros entre plantas).

En febrero de 2012 se registraron varios días consecutivos de lluvia y/o alta humedad relativa, lo cual desencadenó una severa infección de *T. nubilosa*. El crecimiento (altura), la severidad del daño foliar y la precocidad del cambio de follaje fueron evaluados en mayo de 2012, a los 14 meses de edad. La susceptibilidad a la enfermedad fue cuantificada en cada árbol utilizando dos parámetros: la severidad de las manchas foliares (porcentaje del área foliar con necrosis) y la defoliación (porcentaje de hojas caídas). En ambos casos se utilizaron escalas visuales adaptadas de Lundquist y Purnell (1987) y de Carnegie *et al.* (1994). Para la evaluación de la severidad de man-



Figura 2. (a) Vista del ensayo en el momento de la evaluación; (b) detalle de hojas con manchas y defoliación por *T. nubilosa*; (c) árbol sin follaje adulto; (d) árbol con 20% de follaje adulto; (e) árbol con 40% de follaje adulto y (f) árbol con más del 80% de follaje adulto.

chas (SEV) cada árbol se caracterizó de acuerdo a las siguientes clases de daño: 0, 5, 10, 15, 20, 25, 30, 35 y 40%, mientras que las clases utilizadas para la evaluación de la defoliación (DEF) fueron: 0, 10, 20, 30, 40, 50, 60 y 70%. Con ambos parámetros se estimó el daño foliar total mediante un índice (con valores de 0 a 100). El Índice de Daño Foliar (IDF), adaptado de Stone *et al.* (2003), se calculó cómo:

IDF= Defoliación + (1 – Defoliación/100) x Severidad de manchas/100).

Para evaluar la precocidad del cambio de follaje se midió la proporción de follaje adulto (FOAD), utilizando las siguientes clases: 0, 10, 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80 y 90% (ver Figura 2).

Para cada característica evaluada se estimaron los componentes de varianza mediante un modelo mixto en ASReml (Version 3.0) (Gilmour *et al.*, 2009). El modelo univariado utilizado fue:

$$Y = MU + REP + FAM + REP * FAM + ERROR$$

Donde Y es la observación, MU es la media general, REP es el efecto fijo de la repetición, FAM es el efecto aleatorio de la familia, REP * FAM es la interacción de repetición por familia y ERROR es el residuo. La varianza fenotípica (σ_p^2), la varianza aditiva (σ_a^2) y la heredabilidad individual (h_{op}^2) fueron calculadas como:

$$\sigma_p^2 = \sigma_f^2 + \sigma_{rf}^2 + \sigma_e^2$$

$$\sigma_a^2 = \frac{\sigma_f^2}{r}$$

$$h_p^2 = \frac{\sigma_a^2}{\sigma_p^2}$$

Donde σ_f^2 es la varianza de familias; σ_{rf}^2 es la varianza de la interacción repetición por familia, σ_e^2 es la varianza residual; y r es el coeficiente de parentesco, fijado en 0.4 para ajustar la desviación respecto a la relación de medios hermanos (asumiendo un 30% de autofecundación) (Volker *et al.*, 1990).

Análisis bivariados fueron también implementados en ASReml, ajustando el mismo modelo que en los análisis univariados y utilizando los componentes de varianza de dichos análisis como valores de inicio. Las correlaciones genéticas entre diferentes características ($r_{a(i,j)}$) fueron calculadas con las varianzas y covarianzas aditivas como:

$$r_{a(i,j)} = \frac{\sigma_{a(ij)}}{\sqrt{\sigma_{a(i)}^2 \sigma_{a(j)}^2}}$$

Donde $\sigma_{a(i)}^2$ y $\sigma_{a(j)}^2$ son las varianzas aditivas para las características i y j , respectivamente, y $\sigma_{a(ij)}$ es la covarianza aditiva entre ambas características.

Las ganancias genéticas esperadas mediante selección por resistencia y mediante selección por precocidad en el cambio de follaje fueron analizadas para dos estrategias: la transformación de la prueba de progenies en un huerto semillero y la selección y clonación de individuos. Para el primer caso se simuló la retención de las mejores 30 familias y del mejor individuo de cada parcela, mientras que para el segundo caso se simuló la selección de los mejores 200 individuos. Para la estimación de las ganancias genéticas (ΔG) esperadas, expresadas en porcentaje, se utilizaron los valores de cría parentales e individuales obtenidos para las diferentes características en los análisis univariados.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Al momento de realizar la evaluación del ensayo, tres meses después de que se dieran condiciones de infección, el índice de daño foliar (IDF) provocado por *T. nubilosa* fue en promedio de 38,7% en *E. globulus* (con un rango a nivel de individuos entre 5 y 73%) y de 27,0% en *E. maidenii* (con un rango entre 0 y 55%). El valor medio para follaje adulto fue de 9,9% en *E. globulus* (con un rango entre 0 y 90%) y de 0,6% en *E. maidenii* (con un rango entre 0 y 50%). Estos resultados confirman que *E. globulus* es más susceptible a *T. nubilosa* que *E. maidenii*, pero que cambia el follaje más precozmente. La baja

proporción de follaje adulto se explica por lo temprano de la evaluación (14 meses), ya que el cambio de follaje en *E. globulus* se produce generalmente entre los 18 y los 24 meses y en *E. maidenii* entre los 24 y los 30 meses.

En *E. globulus* la variabilidad existente en la población evaluada para la precocidad del cambio de follaje fue mucho mayor que para el índice de daño foliar, mientras que en *E. maidenii* ambas características presentaron muy escasa variabilidad (Figura 3 y Cuadro 1). En el caso de *E. globulus* la escasa variabilidad observada en el nivel de daño probablemente se deba a la alta susceptibilidad que presenta esta especie a la enfermedad (Carnegie *et al.* 1998), mientras que en *E. maidenii* podría estar explicada por la reducida base genética evaluada.

La heredabilidad individual para el índice de daño foliar fue moderada en *E. globulus* ($0,40 \pm 0,06$) y baja en *E. maidenii* ($0,20 \pm 0,07$). Para el porcentaje de follaje adulto la heredabilidad en *E. globulus* fue alta ($0,62 \pm 0,06$) y en *E. maidenii* fue muy baja ($0,06 \pm 0,03$) (Cuadro 1). La escasa variabilidad observada en *E. maidenii* podría deberse a que la evaluación se realizó demasiado temprano, a que la base genética de la población evaluada es relativamente estrecha o a características intrínsecas de la especie. Lamentablemente, como esta especie es muy poco utilizada no existe información internacional ni para la variabilidad de la resistencia

a *T. nubilosa* ni para la precocidad en el cambio de follaje. Los valores de heredabilidad obtenidos en *E. globulus* para la susceptibilidad a *T. nubilosa* se encuentran dentro del rango de valores reportados por otros autores para esta especie. Potts *et al.* (2004) reportan una heredabilidad de 0.60 para la severidad de *T. nubilosa*; Reinoso (1992) entre 0,23 y 0,48 para la severidad del daño de *Mycosphaerella*; Dungey *et al.* (1997) entre 0,12 y 0,21 para el daño de *T. nubilosa* y *T. cryptica* y Carnegie y Ades (2005) entre 0,17 y 0,36 para el daño de *T. cryptica*. La heredabilidad obtenida para el porcentaje de follaje adulto en *E. globulus* también es similar a la obtenida por otros autores para la precocidad del cambio de follaje, por ejemplo López *et al.* (2002) reportan heredabilidades entre 0,54 y 0,65; Jordan *et al.* (1999) entre 0,43 y 0,74 y Hamilton *et al.* (2011) entre 0,44 y 0,65.

Los resultados obtenidos sugieren que para *E. maidenii* la variabilidad genética es muy baja y por lo tanto las posibilidades de selección son bastante limitadas y se restringen a la selección por resistencia a la enfermedad. En cambio en *E. globulus* es posible seleccionar tanto por resistencia a *T. nubilosa* como por precocidad en el cambio de follaje. Sin embargo, la varianza total, la varianza aditiva y la heredabilidad para la precocidad en el cambio de follaje son mayores que para la resistencia, lo cual indica que la respuesta a la selección por escape a

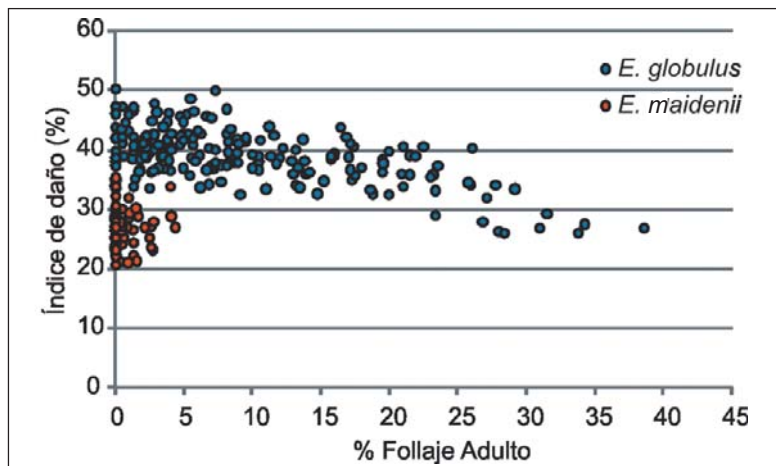


Figura 3. Variación a nivel de familias en el índice de daño foliar y en el porcentaje de follaje adulto a los 14 meses.

Cuadro 1. Varianza fenotípica (σ_p^2), varianza aditiva (σ_a^2) y heredabilidad individual (h_{op}^2), y los correspondientes errores estándar (ee), para el índice de daño foliar (IDF) y el porcentaje de follaje adulto (FOAD) a los 14 meses.

	<i>E. globulus</i>		<i>E. maidenii</i>	
	IDF (%)	FOAD (%)	IDF (%)	FOAD (%)
$\sigma_p^2 + ee$	86,4 ± 2,7	251 ± 8,7	60,1 ± 2,4	14,7 ± 0,49
$\sigma_a^2 + ee$	35,0 ± 5,6	155,8 ± 19,3	11,7 ± 4,2	0,84 ± 0,39
$h_{op}^2 + ee$	0,40 ± 0,06	0,62 ± 0,06	0,20 ± 0,07	0,06 ± 0,03

la enfermedad sería mayor. Por otra parte, debido a que la evaluación de daño se realizó en el total de la copa, en aquellos árboles que presentaban follaje adulto (el cual presenta manchas pero no se cae) la resistencia a la enfermedad puede estar sobrestimada. Cuando en *E. globulus* se analiza el índice de daño foliar utilizando el porcentaje de follaje adulto como covariable, tanto la varianza aditiva (18,3 ± 3,7) como la heredabilidad (0,26 ± 0,05) presentan valores menores que los presentados en el Cuadro 1. Esto demuestra que la variabilidad genética real (*per se*) de la resistencia a la enfermedad es aún menor que la estimada inicialmente, lo cual limita aún más las posibilidades de selección por esta característica.

Las correlaciones fenotípicas y genéticas entre el índice de daño foliar y el crecimiento en altura en *E. globulus* fueron relativamente bajas y negativas, es decir que cuanto mayor es el crecimiento inicial menor es el daño foliar provocado por *T. nubilosa* (Cuadro 2). Por el contrario las correlaciones entre el porcentaje de follaje adulto y la altura fueron positivas, indicando que aquellos individuos y familias que crecen más rápido tienden a cambiar el follaje más temprano (Cuadro 2). De acuerdo a lo esperado las correlaciones entre el índice de daño foliar y la precocidad del cambio de follaje fueron altas y negativas (Cuadro 2). En otras palabras, cuanto mayor es el porcentaje de follaje adulto menor es el

nivel de daño provocado por la enfermedad. Hay que considerar sin embargo que, como se mencionó anteriormente, el índice de daño covaría con el porcentaje de follaje adulto, por lo que la correlación entre ambas características está sobreestimada.

Mediante la conversión de la prueba de progenies en un huerto semillero de *E. globulus*, las ganancias genéticas esperadas son relativamente bajas cuando se selecciona por bajo índice de daño foliar (Cuadro 3). Por el contrario, si la selección se realiza por porcentaje de follaje adulto se esperan muy altas ganancias genéticas (Cuadro 3). Similares resultados se esperan mediante la alternativa de selección y clonación de los mejores individuos (Cuadro 3).

La estrategia de transformación de la prueba de progenies en huerto semillero tiene dos limitantes: una es que la producción de semilla en *E. globulus* comienza aproximadamente a los 5 años y la otra, más importante, es la pobre producción de semillas que tiene *E. globulus* en Uruguay. La experiencia generada en INIA demuestra que un huerto semillero bien manejado produce en promedio 0,8 kilogramos de semilla limpia por hectárea, con una fuerte variación interanual. Considerando una densidad de plantación de 1400 árboles por hectárea, con un kilogramo de semilla limpia se pueden plantar aproximadamente 200 hectáreas. Por lo tanto la producción total en las 4,7 hectáreas de este

Cuadro 2. Correlaciones fenotípicas y genéticas entre el índice de daño foliar (IDF) y el porcentaje de follaje adulto (FOAD) en *E. globulus* a los 14 meses.

Características	Fenotípica	Genética
IDF vs Altura	-0,18 ± 0,02	-0,38 ± 0,11
FOAD vs Altura	0,38 ± 0,02	0,43 ± 0,09
IDF vs FOAD	-0,44 ± 0,02	-0,72 ± 0,06

Cuadro 3. Ganancias genéticas esperadas (ΔG en %) en *E. globulus* para índice de daño foliar (IDF) y porcentaje de follaje adulto (ADFO) mediante la transformación de la prueba de progenies (PP) en un huerto semillero (HS) y mediante la selección y clonación de individuos.

Criterio de selección	Media actual	Transformación de PP en HS			Selección y Clonación de individuos		
		Media Pob. Selecta	Diferencial Selección	ΔG (%)	Media Pob. Selecta	Diferencial Selección	ΔG (%)
IDF (%)	38,7	19,7	-19,3	19,8	17,6	-21,4	21,9
ADFO (%)	9,9	51,4	41,5	259	51,6	41,7	260

hipotético huerto semillero sería de 3,8 kilogramos por año, con lo cual solamente se podrían plantar 760 hectáreas por año. De esta forma, aunque se obtuviesen buenas ganancias genéticas, la producción de semilla mejorada no es una solución al problema de *T. nubilosa* en *E. globulus*.

La estrategia de selección y clonación de los mejores individuos requiere un plazo similar: todo el proceso de clonación, evaluación y multiplicación de los clones a escala comercial puede realizarse en un período de cuatro o cinco años. Contando con las capacidades de vivero adecuadas, no habría limitantes en cuanto al área que puede plantarse con el material seleccionado. La desventaja de esta estrategia es la pobre capacidad de enraizamiento que tiene *E. globulus*, con lo cual sólo un pequeño porcentaje de los árboles seleccionados llegará a transformarse en clones comerciales. Sin embargo, hay que tener en cuenta que la forestación clonal es mucho más riesgosa desde el punto de vista sanitario, por lo que para reducir los riesgos ante la aparición de nuevas enfermedades (y/o plagas) se deberían utilizar no menos de diez clones. Desde el punto de vista del mejoramiento genético, la selección clonal minimiza la variabilidad genética, por lo que para continuar la selección y clonación a mediano y largo plazo es imprescindible contar con un programa de multiplicación sexual.

CONCLUSIONES Y CONSIDERACIONES FINALES

Los resultados obtenidos demuestran que las posibilidades de selección en *E. maidenii* tanto por resistencia a *T. nubilosa* como por escape a la enfermedad son muy limitadas.

Sin embargo, dado que la evaluación se realizó demasiado temprano, la información obtenida en esta especie podría no ser precisa. Por tal motivo la evaluación se repetirá en diciembre de 2012 y en abril de 2013, es decir a los 20 y a los 24 meses de edad. En el caso de *E. globulus* los resultados obtenidos indican que la variabilidad genética en resistencia a la enfermedad es muy baja, pero que en cambio existe una importante variabilidad, y por tanto amplias posibilidades de selección, en la precocidad del cambio de follaje. A su vez, la selección por esta característica no solo permite obtener mayores ganancias genéticas sino que además puede realizarse en forma segura, es decir con independencia de las condiciones ambientales.

El Plan de Mejoramiento Genético implementado por INIA tiene como objetivo de corto plazo obtener clones de rápido cambio de follaje, para lo cual se estableció un acuerdo de trabajo con las empresas Sierras Calmas y Semillas Santa Rosa. Los objetivos de mediano y largo plazo buscan mantener o aumentar la variabilidad genética mediante cruzamientos controlados, intra e inter específicos, para obtener clones con un buen nivel de resistencia en el follaje juvenil. La evaluación de esta prueba de progenies permitió estimar los valores de cría individuales para diferentes características y priorizando fuertemente la precocidad en el cambio de follaje se seleccionaron 87 individuos de *E. globulus* y 31 individuos de *E. maidenii*. Actualmente, luego del corte para promover el rebrote de las cepas, se están clonando los árboles seleccionados mediante el enraizamiento de estacas (macro-propagación) y mediante la introducción in-vitro de brotes epicórmicos (micro-propagación) (Figura 4).



Figura 4. (a, b, c) Ejemplos de árboles seleccionados por precocidad en el cambio de follaje (agosto de 2012); (d) rebrotes en la cepa de un árbol seleccionado; (e) brotes epicórmicos en trozos del fuste de árboles seleccionados; (f) introducción *in vitro*: primera etapa de la micro-propagación.

Para la selección de progenitores y su utilización en cruzamientos controlados se estimaron los valores de cría parentales y se seleccionaron las 25 mejores madres en *E. globulus*, principalmente por cambio precoz de follaje. En 2012 se realizaron 59 cruzamientos en el huerto semillero de segunda generación (ubicado en INIA Las Brujas), habiéndose polinizado 4356 flores. En 2013

se continuará el plan de cruzamientos en *E. globulus* y se comenzarán a realizar cruzamientos interespecíficos con *E. grandis*.

Se espera que a mediano plazo la ejecución de este proyecto permita obtener clones con buen comportamiento frente a *T. nubilosa* y que su utilización a escala comercial minimice los daños provocados por esta enfermedad en el país.

AGRADECIMIENTOS

A la empresa Sierras Calmas por proveer el sitio, por la preparación del terreno y por el mantenimiento del ensayo. Al personal de apoyo del Programa Forestal del INIA, Pablo Núñez, Federico Rodríguez, Wilfredo González y Marcelo Alfonso, por su colaboración en la preparación de las plantas, la instalación del ensayo y la evaluación del mismo. El estudio fue parcialmente financiado por una beca otorgada al primer autor por el Instituto Nacional de Investigación y Tecnología Agraria y Alimentaria (INIA) de España, en el marco del Programa de Formación del Sistema de los INIA de Iberoamérica.

BIBLIOGRAFÍA

- ALFENAS, A.C.; ZAUZA, E.A.; MAFIA, R.G.; ASSIS, T.F.** 2004. Clonagem e Doenças do Eucalipto. Universidade Federal do Viçosa, MG. Brasil.
- BALMELLI, G.; SIMETO, S.; MARTINEZ, G.; TORRES, D.; PÉREZ, C.; FROS, D.; BENTANCUR, O.** 2009a. Incidencia y severidad de enfermedades y plagas en plantaciones jóvenes de *Eucalyptus globulus* en las regiones sureste y litoral oeste de Uruguay. En: Jornada Técnica de Protección Forestal. Tacuarembó: INIA. (Serie Actividades de Difusión; 567). p. 51-65.
- BALMELLI, G.; SIMETO, S.; MARTÍNEZ, G.; TORRES, D.; GONZÁLEZ, P.; FROS, D.; BENTANCUR, O.; PÉREZ, C.** 2009b. Relevamiento sanitario de otoño en plantaciones jóvenes de *Eucalyptus globulus* y *Eucalyptus dunnii* en el Sureste y Litoral Oeste. En: Seminario Técnico de Sanidad Forestal. Tacuarembó: INIA. (Serie Actividades de Difusión; 594). p. 51-72.
- BALMELLI, G.; MARTÍNEZ, G.; SIMETO, S.; TORRES, D.; PÉREZ, C.A.; FROS, D.; BENTANCUR, O.** 2009c. Daño foliar causado por enfermedades y plagas en plantaciones jóvenes de *Eucalyptus globulus* en Uruguay. Poster en XIII Congreso Forestal Mundial. 18-23 Octubre. Buenos Aires, Argentina.
- BALMELLI, G.; SIMETO, S.; MARTÍNEZ, G.; TORRES, D.; PÉREZ, C.A.; BENTANCUR, O.** 2011. Incidence and severity of pests and diseases on young plantations of *Eucalyptus globulus* in Uruguay. En: IUFRO Forest Protection Joint Meeting: pathogens, insects and their associations affecting forestry worldwide. 8-11 Noviembre. Colonia del Sacramento, Uruguay.
- BALMELLI, G.; SIMETO, S.; ALTIER, N.; MARRONI, V.; DIEZ, J.J.** 2013. Long term losses caused by foliar diseases on growth and survival of *Eucalyptus globulus* in Uruguay. *New Forests* 44(2): 249-263.
- CARNEGIE, A. J.** 2007. Forest health condition in New South Wales, Australia, 1996-2005. II. Fungal damage recorded in eucalypt plantations during forest health surveys and their management. *Australasian Plant Pathology* 36: 225-239.
- CARNEGIE, A.J.; ADES, P.K.** 2003. *Mycosphaerella* leaf disease reduces growth of plantation-grown *Eucalyptus globulus*. *Australian Forestry* 66: 113-119.
- CARNEGIE, A.J.; ADES, P.K.** 2005. Variation in *Eucalyptus globulus* Labill. and *E. nitens* Dean and Maiden in susceptibility of adult foliage to disease caused by *Mycosphaerella cryptica* (Cooke) Hansf. *Silvae Genetica* 54: 174-184.
- CARNEGIE, A.J.; KEANE, P.J.; ADES, P.K.; SMITH, I.W.** 1994. Variation in susceptibility of *Eucalyptus globulus* provenances to *Mycosphaerella* leaf disease. *Canadian Journal of Forest Research* 24: 1751-1757.
- CARNEGIE, A.J.; ADES, P.K.; KEANE, P.J.; SMITH, I.W.** 1998. *Mycosphaerella* disease of juvenile foliage in a eucalypts species and provenance trial in Victoria, Australia. *Australian Forestry* 61: 190-194.
- DUNGEY, H.S.; POTTS, B.M.; CARNEGIE, A.J.; ADES, P.K.** 1997. *Mycosphaerella* leaf disease: genetic variation in damage to *Eucalyptus nitens*, *Eucalyptus globulus*, and their F-1 hybrid. *Canadian Journal of Forest Research* 27: 750-759.
- GILMOUR, A.R.; GOGEL, B.J.; CULLIS, B.R.; THOMPSON, R.** 2009. ASReml User

Guide Release 3.0. VSN International Ltd: Hemel Hempstead, UK.

- HAMILTON, M.G.; TILYARD, P.A.; WILLIAMS, D.R.; VAILLANCOURT, R.E.; WARDLAW, T.J.; POTTS, B.M.** 2011. The genetic variation in the timing of heteroblastic transition in *Eucalyptus globulus* is stable across environments. *Australian Journal of Botany* 59: 170-175.
- HUNTER, G.C.; CROUS, P.W.; CARNEGIE, A.J.; WINGFIELD, M.J.** 2009. *Teratosphaeria nubilosa*, a serious leaf disease pathogen of *Eucalyptus* spp. in native and introduced areas. *Molecular Plant Pathology* 10: 1-14.
- JORDAN, G.J.; POTTS, B.M.; WILTSHIRE, R.** 1999. Strong, independent quantitative genetic control of vegetative phase change and first flowering in *Eucalyptus globulus* ssp. *globulus* (Tasmanian Blue Gum). *Heredity* 83: 179-187.
- LÓPEZ, G.A.; POTTS, B.M.; DUTKOWSKI, G.W.; APIOLAZA, L.A.; GELID, P.E.** 2002. Genetic variation and inter-trait correlations in *Eucalyptus globulus* base population trials in Argentina. *Forest Genetics* 9: 217-231.
- LUNDQUIST, J.E.; PURNELL, R.C.** 1987. Effects of *Mycosphaerella* leaf spot on growth of *Eucalyptus nitens*. *Plant Disease* 71: 1025-1029.
- MILGATE, A.W.; POTTS, B.M.; JOYCE, K.; MOHAMMED, C.; VAILLANCOURT, R.E.** 2005. Genetic variation in *Eucalyptus globulus* for susceptibility to *Mycosphaerella nubilosa* and its association with tree growth. *Australasian Plant Pathology* 34: 11-18.
- MGAP.** 2012. Recurso Forestal: bosques plantados registrados. <http://www.mgap.gub.uy>.
- MOHAMMED, C.; WARDLAW, T.; SMITH, A.; PINKARD, E.; BATTAGLIA, M.; GLEN, M.; TOMMERUP, I.; POTTS, B.; VAILLANCOURT, R.** 2003. *Mycosphaerella* leaf diseases of temperate eucalypts around the southern Pacific rim. *New Zealand Journal of Forestry Science* 33: 362-372.
- PINKARD, E.A.; BAILLIE, C.C.; PATEL, V.; MOHAMMED, C.L.** 2006a. Effects of fertilizing with nitrogen and phosphorus on growth and crown condition of *Eucalyptus globulus* Labill. experiencing insect defoliation. *Forest Ecology and Management* 231: 131-137.
- PINKARD, E.A.; BAILLIE, C.C.; PATEL, V.; PATERSON, S.; BATTAGLIA, M.; SMETHURST, P.J.; MOHAMMED, C.L.; WARDLAW, T.; STONE, C.** 2006b. Growth responses of *Eucalyptus globulus* Labill. to nitrogen application and severity, pattern and frequency of artificial defoliation. *Forest Ecology and Management* 229: 378-387.
- PINKARD, E.A.; BATTAGLIA, M.; MOHAMMED, C.** 2007. Defoliation and nitrogen effects on photosynthesis and growth of *Eucalyptus globulus*. *Tree Physiology* 27: 1053-1063.
- PÉREZ, G.; HUNTER, G.; SLIPPERS, B.; PÉREZ, C.A.; WINGFIELD, B.D.; WINGFIELD, M.J.** 2009. *Teratosphaeria* (*Mycosphaerella*) *nubilosa*, the causal agent of *Mycosphaerella* leaf disease (MLD), recently introduced into Uruguay. *European Journal of Plant Pathology* 125: 109-118.
- POTTS, B.M.; MILGATE, A.; JOYCE, K.; MOHAMMED, C.; VAILLANCOURT, R.E.; DUTKOWSKI, G.W.** 2004. Quantitative genetic control of *Mycosphaerella* resistance in *Eucalyptus globulus* and impact on growth. En: *Eucalyptus* in a changing world. Proceedings of IUFRO conference. Aveiro, Portugal. (Ed. by N Borralho, JS Pereira, C Marques, J Coutinho, M Madeira, M Tomé). p. 46-61.
- REINOSO, C.** 1992. Variation in *Eucalyptus globulus* in susceptibility to *Mycosphaerella* leaf diseases. Master of Forest Science thesis, University of Melbourne, Australia.
- SIMETO, S.; BALMELLI, G.; MARTÍNEZ, G.; TORRES, D.; GONZÁLEZ, P.; FROS, D.; BENTANCUR, O.; PÉREZ, C.A.** 2010. Relevamiento sanitario de *Eucalyptus* spp. en el Sureste y Litoral Oeste del país. En: *Jornada Técnica de Protección Forestal. Las Brujas: INIA. (Serie Actividades de Difusión; 629)*. p. 41-51.
- STONE, C.** 2001. Reducing the impact of insect herbivory in eucalypt plantations through management of extrinsic influences on tree vigour. *Australian Ecology* 26: 482-488.

- STONE, C.; MATSUKI, M.; CARNEGIE, A.** 2003. Pest and disease assessment in Young eucalypt plantations: field manual for using the Crown Damage Index. Canberra: Parsons, M. National Forest Inventory, Bureau of Rural Sciences.
- TIBBITS, W.N.; BOOMSMA, D.B.; JARVIS, S.** 1997. Distribution, biology, genetics and improvement programs for *Eucalyptus globulus* and *E. nitens* around the world. In: Proc. 24th Southern Forest Tree Improvement Conference. Orlando, USA, p. 81-95.
- VOLKER, P.W.; DEAN, C.A.; TIBBITS, W.N.; RAVENWOOD, I.C.** 1990. Genetic parameters and gains expected from selection in *Eucalyptus globulus* in Tasmania. *Silvae Genetica* 39: 18-21.