

ESTRATEGIAS DE MEJORA DE CHOPOS MEDIANTE MÉTODOS CONVENCIONALES Y NUEVAS TÉCNICAS

Stefano Bisoffi

Istituto di Sperimentazione per la Pioppicoltura
Strada Frassineto 35
I-15033 CASALE MONFERRATO, Italy

INTRODUCCIÓN

"Poplars can be bred to order" es una famosa expresión del mejorador Norteamericano SCHREINER (1949). ¿Es realmente así? En gran medida comparto esta visión optimista de lo que puede lograr la mejora. Podemos ver la gama de productos que se derivan de los chopos y hacernos una idea de lo flexible que pueden ser los chopos para cubrir las expectativas humanas. Se utilizan, especialmente en España e Italia en sistemas productivos enfocados a la producción de troncos de alta calidad para la industria del tablero contrachapado; en el lado opuesto nos encontramos con el sector emergente de las plantaciones de biomasa para la producción de energía: muy baja demanda de calidad, pero se necesita una producción alta por hectárea para hacer atractiva la madera como alternativa energética. En medio nos encontramos los tableros de partículas, papel, cerillas, envases, muebles, y en países menos desarrollados, madera para construcción, leñas e incluso alimentación del ganado.

Los chopos son árboles muy especiales, que fueron domesticados por los agricultores hace varios milenios (FAO, 1980). Siguiendo las rutas migratorias de Europa a Asia, fueron traídos desde Norteamérica a Europa por los exploradores y desde Europa al resto del mundo por los pioneros europeos, confundiendo a las personas comunes y equivocando a los botánicos. Un ejemplo. el cultivar fastigiado *P. nigra* 'Italica', se conoce en Inglés como "Chopo lombardo" y en Suramérica como "Álamo criollo", aunque no es ni argentino ni de Lombardia, ni incluso italiano, sino que probablemente fue traído y distribuido ampliamente por los romanos desde el Oriente Medio durante varios siglos.

Esta unión especial de los chopos con la agricultura todavía distingue los chopos de cualquier otro árbol que se cultive por su madera. Su rápido crecimiento, el uso múltiple de la madera y su fácil propagación vegetativa fueron las principales razones para el uso del chopo como árbol de los agricultores, y fue la clave principal para el rápido crecimiento de las plantaciones con el nacimiento de la industria moderna. Los agricultores ya sabían como propagarlos, cultivarlos, usarlos y la

investigación y el desarrollo encontraron un terreno abonado donde la innovación era bienvenida.

Las técnicas modernas de mejora encontraron otros rasgos especiales de los chopos que hicieron más fácil y más eficiente el trabajo de los mejoradores. La corta edad para la madurez, hace que la sucesión de generaciones sea más rápida que en la mayoría de los árboles forestales; su amplia capacidad para los cruzamientos interespecíficos permitieron la explotación de un amplio número de híbridos.

La facilidad de propagación vegetativa mediante estaquillas, ya apreciada por los agricultores, añadió un bono extra al trabajo de los mejoradores, permitiendo la reproducción ilimitada de los mejores individuos.

El destacado progreso del trabajo de mejora durante el siglo veinte se basa principalmente en la hibridación interespecífica y en la propagación clonal. En el último cuarto de siglo, sin embargo, la mejora de las poblaciones, aunque más lenta en su progreso, se percibió como una necesidad para un progreso sostenido y se establecieron muchos programas de mejora a gran escala. La última década fue testigo de la explosión de las nuevas herramientas basadas en los logros de la biología molecular. El impacto que estas técnicas tendrán en el uso comercial de los chopos es todavía objeto de suposiciones y especulación, pero nadie puede negar el efecto tremendo que la biología molecular tiene en el avance científico y que, al menos como un efecto colateral, contribuirá a la mejora genética de los chopos.

Es mi intención, aquí, centrarme en algunos aspectos clave de la mejora de los chopos, poner los métodos tradicionales y las nuevas herramientas dentro de una perspectiva común, y proporcionar algunos criterios sencillos para el establecimiento de programas de mejora que hagan un uso eficiente de los siempre limitados recursos (Figura 1).

Definición de un ideotipo

Demasiados esfuerzos de mejora han comenzado sin una clara definición de un ideotipo. Un ideotipo es una fotografía de la clase de árbol que queremos obtener respecto a las limitaciones ambientales de los sitios de cultivo, los requisitos de calidad industrial, y el contexto económico y tecnológico en el que operamos. La fotografía debe enumerar los rasgos deseables del árbol (DICKMANN *et al.*, 1992), posiblemente con un peso asociado proporcional a su beneficio económico; idealmente, cada rasgo debe acompañarse por el valor monetario de cada unidad de cambio a lo largo de una escala de variación.

La definición de un ideotipo no es una labor que debe realizar el mejorador solo. Necesita la cooperación de muchos especialistas, y en particular por los usuarios finales del producto.

A partir de la lista de los caracteres de importancia económica, el mejorador puede elegir aquellos que puede ser mejorados genéticamente, esto es, aquellos caracteres que muestran variación genética y son heredables. Por tanto, no todos los caracteres pueden mejorarse genéticamente, ni puede progresarse de igual modo en todos los frentes, ni existen “mejores” estrategias de mejora para todos los propósitos.

Sin embargo, el ideotipo constituye un marco invaluable para el trabajo del mejorador, porque reduce la posibilidad de seguir vías muertas, con pérdida de energía y recursos. La densidad de la madera puede ser un ejemplo: se ha demostrado que la resistencia mecánica de la madera está positiva y linealmente correlacionada con la densidad de la madera; cuanto mayor sea la densidad mayor será la resistencia. Como la densidad de la madera es relativamente fácil de determinar, muestra una buena correlación entre la madera juvenil y adulta y puede por tanto evaluarse a una edad temprana, se han realizado muchos esfuerzos en la mejora genética de la densidad de la madera, especialmente en Norteamérica. Sin embargo, si considera el contexto de la cultura de chopos italiana y española, esto no tiene sentido. En ambos países el producto más apreciado es la chapa, pero la chapa de chopo no se utiliza casi nunca con fines estructurales y por tanto sus características mecánicas tienen una importancia escasa, mucho menos que, por ejemplo, la blancura, ausencia de madera de tensión, facilidad de desenrollado en capas finas; cualquier esfuerzo para incrementar la densidad de la madera será innecesario e incluso perjudicial.

Otro ejemplo: las cerillas se fabrican con una técnica que es similar en gran medida a la producción de chapa, es decir, ambas empiezan desenrollando el tronco; pero las cerillas son pequeñas y los rollos pueden ser cortos, hasta de 1 m. Con el tronco dividido en rollos cortos, un tronco curvado no supone grandes problemas, y un clon de crecimiento rápido pero muy sinuoso como el holandés Dutch *P. × canadensis* Monch. 'Dorskamp' es totalmente adecuado; mientras que su madera puede ser una pesadilla para un fabricante de chapa puesto que se debe perder una gran cantidad de madera en el proceso de redondeo.

Una observación común en varias naciones industrializadas es que los usos más exigentes en calidad dictan la elección de los modelos de cultivo y los objetivos de mejora, incluso aunque representen una parte menor de la producción.

De acuerdo, necesitaríamos más de un ideotipo cuando nos dirigimos a productos marcadamente diferentes con requisitos de calidad divergentes. Un sector emergente el que los chopos pueden jugar un papel central es el de la biomasa para la producción de energía. Aunque todavía no es conveniente desde un punto de vista puramente monetario respecto a los combustibles convencionales, no puede excluirse que bien el incremento de los incentivos o unas limitaciones ambientales más estricta o incluso un incremento en el precio del crudo, puede hacer que a los montes bajos de chopos a turnos cortos una fuente importante de energía renovable y una nueva fuente de ingresos para los agricultores. Contrariamente a la chapa, la densidad de la madera, positivamente correlacionada con el poder calorífico, tendría una gran importancia; por el contrario, la rectitud del fuste, la coloración de la madera, la ausencia de madera de tensión, pueden ser ignoradas. El crecimiento rápido y la resistencia a enfermedades serían probablemente los únicos objetivos comunes de un esfuerzo de mejora.

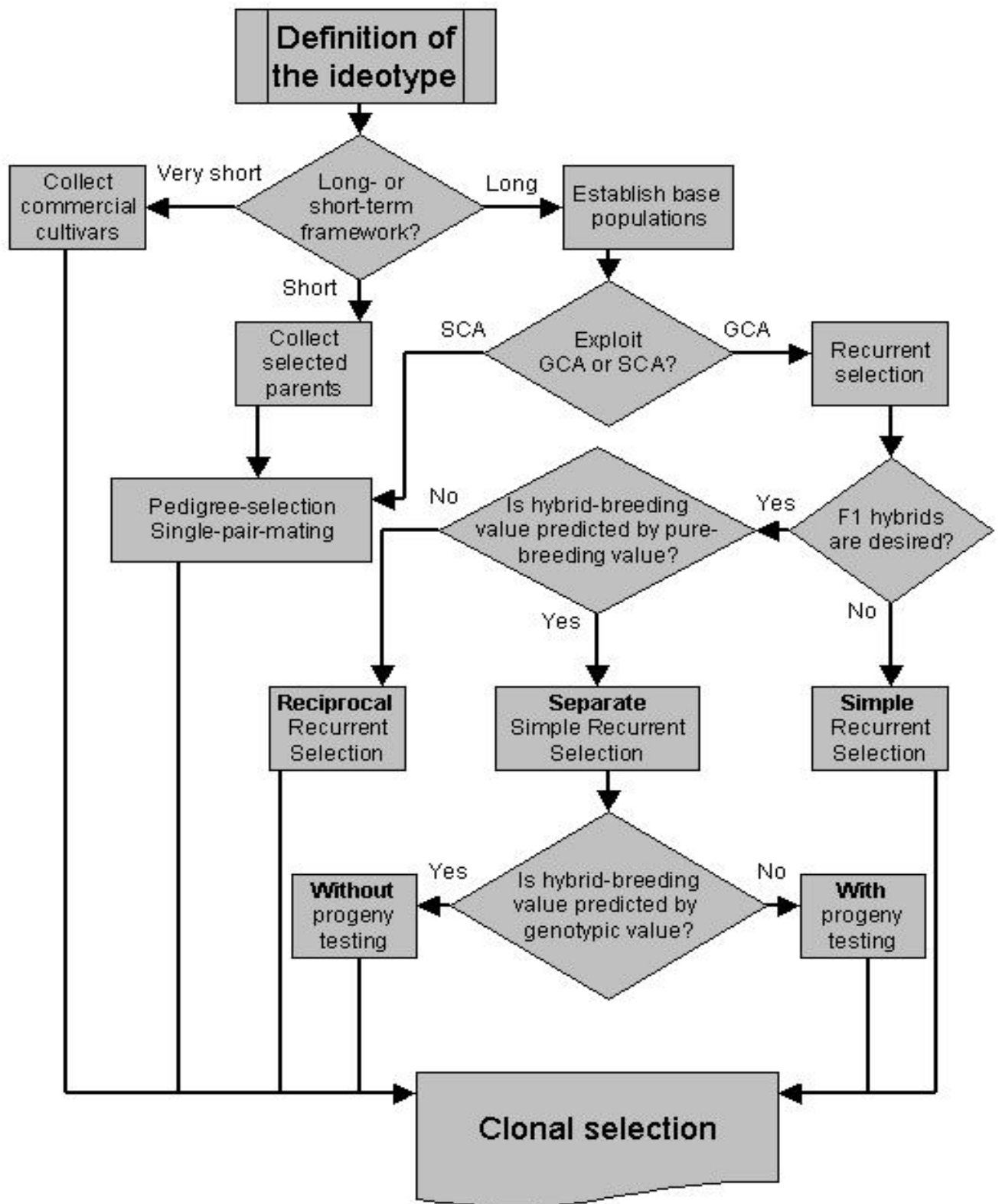


Figura 1 – Árbol de decisión para el desarrollo de una estrategia de mejora de chopos como una función del marco temporal y de los objetivos de mejora.

El marco temporal

Es esencial una decisión sobre el marco temporal para la elección de una estrategia de mejora consistente entre las alternativas disponibles. Las estrategias a largo plazo pueden combinarse con resultados a corto plazo, pero las estrategias a corto plazo no pueden proporcionar una mejora constante en el tiempo.

Las principales aproximaciones que se discutirán respecto al marco temporal en el que se opera son:

- a) selección recurrente basada en poblaciones;
- b) cruces de parejas simples para la creación de la mayor variabilidad seguido de selección clonal.
- c) selección clonal;
- d) tecnologías genéticas.

Selección clonal

Cualquiera que sea la estrategia, la selección clonal representa invariablemente el método para producir cultivares comercialmente viables comenzando desde un amplio rango de individuos. Los aspectos operativos y los métodos se discutirán posteriormente en detalles. Aquí, desearía señalar a la selección clonal en su forma más cruda y directa como una estrategia totalmente justificada cuando se esperan resultados lo más pronto posible. Los cultivares que ya están disponibles comercialmente en todo el mundo o que están en un estado avanzado de selección en Instituciones de mejora, pueden ser evaluados, cultivados en experimentos de ambiente común en un rango de ambientes y seleccionarse los más adecuados para su uso.

El sentido común dará preferencia a cultivares que proceden de latitudes o climas similares, aunque los chopos son conocidos por su amplia adaptabilidad a diferentes situaciones. Por ejemplo, *P. × canadensis* 'Triplo', seleccionado en el Norte de Italia, a 45°N de latitud, se comporta bien en Curitiba, Paraná, cerca de la línea del trópico.

Esta aproximación ha sido utilizado ampliamente en el pasado por las naciones que importaban clones en vez de establecer planes de mejora propios y funcionaba bien en muchas ocasiones. La principal ventaja es que aprovecha todo el trabajo realizado en el lugar de origen. Algunas características pueden ser importantes, a las que no se prestó atención en el proceso original de selección, tales como la resistencia a algunas enfermedades que no estaban presentes, pero muchos caracteres de interés general se evaluaron precisamente; capacidad de enraizamiento, crecimiento, caracteres de ramificación, calidad de la madera, resistencia al viento, etc.

Recientemente, Chile ha adoptado esta aproximación para garantizar los resultados a corto plazo en un nuevo programa de mejora que también incorpora otras estrategias a largo plazo (Francisco Zamudio, com. pers.)

Cruzamientos seguidos de selección clonal

El siguiente paso hacia los objetivos a largo plazo es la creación de la población genéticamente más diversa con la cual alimentar el proceso de selección. La especie más adecuada puede escogerse basándose en la proximidad al ideotipo y la similitud climática y geográfica al lugar de origen. Los clones seleccionados, árboles plus, árboles no seleccionados se deben utilizar en este orden de preferencia. Si se usa más de una especie, se recomienda la hibridación interespecífica; el vigor híbrido, aunque raramente demostrado por medios estadísticamente válidos, se supone que es un rasgo común entre los chopos. La superioridad de los clones híbridos F_1 se debe probablemente a la complementariedad de los genes aportados a diferentes loci por las especies parentales, más que a la sobredominancia, pero de todas formas, los híbridos son más exitosos que sus parentales.

El número de padres no es necesario que sea grande. Diez o incluso menos (si están seleccionados) de una pareja de especies puede ser suficiente. Tienen que cruzarse con el objetivo de crear las mas amplias familias posibles, un gran numero de individuos para alimentar el proceso de selección. La mayor variabilidad con el menor numero de cruces se obtiene mediante cruzamientos de pares-únicos, que son cruzamientos en los que un único macho se utiliza para una única hembra, aunque también se pueden utilizar otros tipos de cruzamientos.

Todos los individuos creados constituyen una riqueza de diversidad genéticas, un amplio número de individuos genéticamente diferentes, una muestra muy grande de las infinitas formas en las que los genes de los padres pueden mezclarse por reproducción sexual. Cada uno de ellos será analizado para evaluar su proximidad al ideotipo.

Respecto a la comparación de clones ya seleccionados, esta aproximación tiene la ventaja del mayor numero de genotipos que entran en el proceso de selección; la desventaja es que ninguna de ellas ha sido evaluada previamente. Aunque una elección juiciosa de los padres puede producir una progenie con características generales deseables, es la casualidad la que produce "la" mezcla superior de genes que hará posible un clon exitoso.

Sin embargo, se ha observado frecuentemente que, probablemente debido a la alta heterocigosidad observada entre los chopos, dentro de cada familia hay más variabilidad que entre diferentes familias. Por tanto, el tamaño de las familias, más que su número, es un prerequisite para un esfuerzo exitoso de mejora comercial.

Selección recurrente basada en una población

Si se desean resultados a largo plazo, posiblemente durante varias generaciones, barajar las cartas (genes) y esperar a una mano exitosa (genotipo) no es una estrategia ganadora. La selección recurrente basada en un población se dirige a incrementar la frecuencia de alelos favorables en una población. En su forma más sencilla, la selección recurrente consiste en ciclos repetidos de cruzamientos entre los mejores parentales y de selección, dentro de la descendencia, de los individuos que se van a usar como parentales en la siguiente generación.

Cuando se desean híbridos F_1 entre dos especies, la selección recurrente puede

tener otras formas:

- a) Selección recurrente simple (SRS) de las dos especies parentales e hibridación de los mejores parentales de cada generación; los híbridos pueden entrar en un proceso de selección clonal (Figura 2a).
- b) Selección recurrente recíproca (RRS) en la que los parentales de cada especie parental se evalúan en ensayos de progenies por medio de progenies híbridas, esto es, machos de la especie A se cruzan con hembras de la especie B, y machos de la especie B con hembras de la especie A. Los mejores "parentales de híbridos" se cruzan posteriormente dentro de la misma especie con objeto de obtener una recombinación de los genes y comenzar un nuevo ciclo. Los "mejores" parentales de los híbridos se pueden cruzarse en una escala amplia para la producción masal de híbridos que entrarán en la selección clonal.
- c) Intermedia entre a) y b) es el caso en el que RRS es imposible por la compatibilidad en un sentido como en el caso del cruce *P. deltoides* Marsh. × *P. nigra* L. que es viable solo cuando *P. deltoides* se utiliza como hembra. Esto da lugar a "Selección recurrente Semi-recíproca" (SRRS) que consiste de una RSR para el género compatible y SRS para los incompatibles (BISOFFI, 1989).

¿Cuándo es RRS una elección mejor que SRS?. En aquellos casos en los que el valor "de mejora híbrido" de los parentales no puede predecirse por sus valores genotípicos. Incluso correlaciones positivas moderadas recomendarían SRS si se piensa en otras ventajas de mejorar dos especies separadamente:

- a) Se hace un ciclo completo de SRS de una generación, en vez de dos de RRS;
- b) La selección genotípica puede ser muy intensa sin el riesgo de una reducción peligrosa del tamaño poblacional; por ejemplo si se seleccionan 40 parentales de 300 en un ensayo de progenies, la intensidad de selección es 1.6 desviaciones típicas fenotípica familiar; seleccionando 40 individuos de 20000, la intensidad de selección es 3.2 desviaciones típicas fenotípica individual. Considerando que ambas varianzas fenotípicas y heredabilidades son más altas en el nivel individual que en el familiar, la diferencia en la ganancia genética es incluso mayor y ciertamente puede compensar una predicción imperfecta de los valores de mejora por los valores genotípicos.
- c) Se pueden mejorar diferentes caracteres en las dos especies.
- d) Las generaciones no tienen que durar el mismo tiempo. Las especies con menor edad de maduración pueden tener una tendencia a generación más rápida que las especies con una fase juvenil más larga.

Mejora por poblaciones múltiples

La mejora por poblaciones múltiples (KANG & NIENSTAEDT, 1987) ofrece las ventajas enumeradas antes en sus últimas consecuencias; la población de mejora, sea de una o más de una especie, se divide en subconjuntos, cada uno de los cuales se somete a procesos independientes de selección recurrente (Figura 2b). La subdivisión en sub-poblaciones puede basarse en caracteres a mejorar, con cada

subconjunto dirigido a la mejora de un solo carácter, o a diferentes ambientes, o ambas cosas. Las ventajas son muchas:

- a) dirigirse a un carácter solo en una población, mejora la eficiencia de la selección.
- b) se mantiene la diversidad genética, e incluso se incrementa, globalmente, por la independencia de las subpoblaciones (GULLBERG, 1987);
- c) se pueden obtener combinaciones específicas de caracteres en cualquier momento cruzando individuos pertenecientes a las subpoblaciones que sean relevantes;
- d) hay mayor protección contra cambios futuros en las prioridades sobre la importancia relativa de los caracteres; por ejemplo se puede mejorar para incrementar la densidad de la madera en un grupo y reducir la densidad de la madera en otra, y elegir los padres de cada grupo de acuerdo al material deseado;
- e) se aumenta la flexibilidad general; cada mejorador conoce lo difícil y exigente que es el mantenimiento de una población de mejora grande, respecto al mantenimiento de grupos menores de individuos;
- f) también es más fácil la mejora cooperativa entre distintas instituciones;
- g) se pueden explorar estrategias diferentes (por ej. aprovechar la endogamia, uso de F_1 s como parentales, etc.).

Métodos empleados en selección clonal

La selección clonal es la etapa final de todos los programas de mejora de chopos. Comienza con abundancia de individuos genéticamente diversos y finaliza con un pequeño número de cultivares comerciales. No se crea una nueva combinación genética en el proceso; por tanto, el éxito de la selección clonal se basa en la calidad de los materiales con la que comienza y en la eficiencia de su evaluación.

De nuevo el ideotipo debe ser la referencia que guíe la elección de los caracteres a considerar, manteniendo en mente que el grado de mejora de cada uno de ellos es, hablando de forma general, la proporción inversa a su número (NAMKOONG *et al.*, 1971). En general, el denominador común de los programas de selección clonal, así como del trabajo de mejora, es el incremento de la producción mediante tasas altas de crecimiento y pérdidas reducidas. La tasa de crecimiento y la resistencia a factores adversos son, por tanto, los objetivos más importantes de la mejora y la selección (THIELGES, 1985).

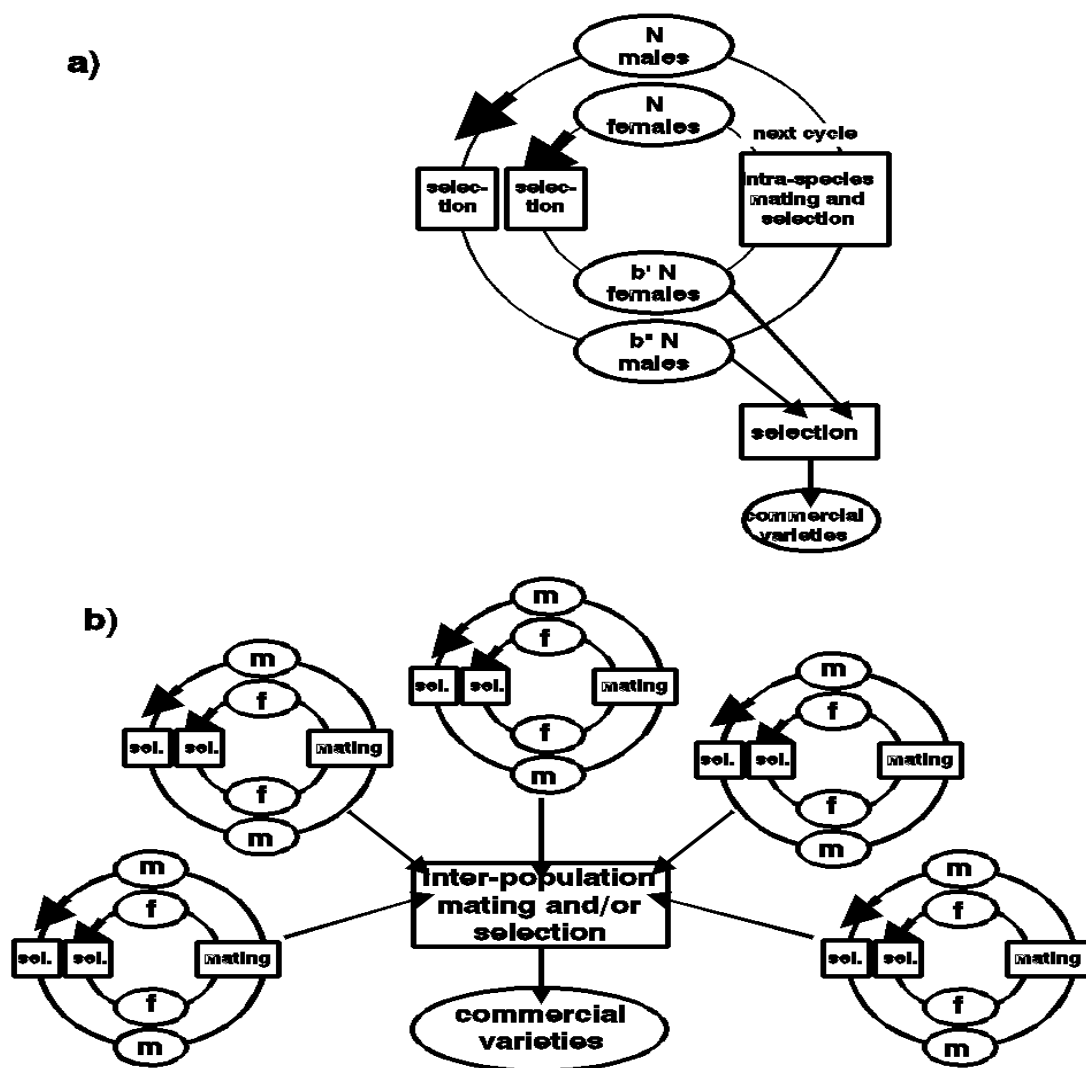


Figure-1.prs

Figura 2 – a) Selección Recurrente Simple y b) Estrategia de Mejora por poblaciones múltiples en Chopos (BISOFFI & GULLBERG, 1996)

Como árboles, los chopos son exigentes en espacio y tiempo. Por tanto, adoptar métodos óptimos de selección son incluso más cruciales que con otros cultivos agrícolas. La selección clonal es un proceso típico paso a paso de evaluación; en cada etapa se consideran diferentes caracteres y se “promocionan” un número decreciente de individuos en el siguiente nivel para una prueba posterior. Es bastante normal comenzar con caracteres que son bien estables en el tiempo (fuerte correlaciones juvenil-adulto) o con caracteres que tienen importancia económica en el material juvenil (por ej. ramificación en vivero). El vivero es el típico punto de inicio

puesto que requiere un espacio limitado para las plantas.

Existen varios métodos para enfrentarse a una selección multi-carácter:

- a) Índice de selección (SMITH, 1936; HAZEL & LUSH, 1942; BAKER, 1986), es teóricamente el método más eficiente, cuando se basa en estimas fiables de la estructura de varianzas-covarianzas de los caracteres considerados y de un ideotipo apropiado, con valores económicos asignados a la variación de cada uno de ellos. Estas condiciones se cumplen raramente en la práctica lo, que hace a los índices de selección un método raramente aplicado en el mundo real.
- b) La selección en tandem, mejora un carácter a la vez, no se considera aplicable a plantas con ciclos reproductivos largos.
- c) Niveles Independientes (HAZEL & LUSH, 1942) es el método de selección mas utilizado usualmente en chopos, puesto que cumple el criterio de “sentido común” de ir incrementando gradualmente el número de propágulos de un número decreciente de individuos. Desde un punto de vista teórico, especialmente para caracteres selectivos correlacionados positivamente, la eficiencia de los niveles independientes está próximo al índice de selección (MUIR & XU, 1991; NAMKOONG, 1970; SMITH & QUAAS, 1982).
- d) El Análisis de Componentes Principales pueden proporcionar una solución al problema de que en una secuencia de ensayos, la evaluación que tiene lugar en cada etapa necesariamente considera un numero diferente de caracteres (GODSHALK & TIMOTHY, 1988). ACP ha probado su utilidad para reducir la complejidad de un conjunto de datos multi-dimensionales y para llevar criterios de selección de caracteres individuales a su combinación en caracteres independientes.

Selección Juvenil

Los ciclos de selección pueden reducirse mediante la predicción del comportamiento futuro de los árboles, basándose en observaciones hechas en una edad previa (correlación edad-edad o correlación juvenil-adulto): si las predicciones son fiables, entonces las decisiones sobre el valor del material pueden acelerarse. Estadísticamente, el concepto involucrado es la correlación; no se buscan necesariamente las relaciones causales. La pregunta básica es: ¿considerando que el comportamiento de los árboles adultos está solo imperfectamente relacionada con el comportamiento juvenil, cuanta información puede sacrificarse para ganar tiempo?

En el contexto de la selección juvenil, existen esencialmente dos tipos de variables: en el primer caso el nivel observado de una variable a la edad T incluye cualquier valor obtenido a la edad $t < T$, en el segundo caso no. El primer caso es típico de las variables relacionadas con el tamaño: el segundo se refiere a todos los demás, tales como la resistencia a enfermedades, calidad de maderas, contenidos químicos, etc. La razón para separar la discusión de los dos casos es la naturaleza matemática del coeficiente de correlación en el primer caso, que debe ser entendido adecuadamente para aplicarlo correctamente (KANG, 1991; KRÉMER, 1992; LAMBETH, 1980).

Las características de la madera se estudiaron frecuentemente en los chopos y se han encontrado grados interesantes de correlación (tanto genética como fenotípica) entre edades muy tempranas (etapas de vivero) y madurez comercial (NEPVEU *et al.*, 1978; PICHOT, 1993; SCARAMUZZI, 1973; SCARAMUZZI & FERRARI, 1982).

También se ha dedicado mucho esfuerzo al desarrollo de ensayos precoces de susceptibilidad a enfermedades y a la evaluación de su fiabilidad. Sin embargo, debido a dificultades obvias en la expresión cuantitativa de las observaciones en este campo, el grado de correlación se traduce raramente en cifras. La fiabilidad es a menudo alta cuando los órganos afectados por la enfermedad se renuevan cada año (por ej. hojas), de tal forma que la edad y el tamaño del árbol tengan una importancia secundaria, y cuando el comportamiento del agente de la enfermedad es relativamente neutral respecto a aquellos factores microclimáticos que varían con el tamaño de los árboles. La selección juvenil es muy eficiente para *Marssonina brunnea* (Ell. et Ev.) P. Magn. (ANSELMINI *et al.*, 1975) y *Xanthomonas populi* (RIDÉ) Ridé et Ridé (RIDÉ & RIDÉ, 1978; DE KAM & HEISTERKAMP, 1987), dudosa para *Melampsora larici-populina* Kleb. (PICHOT, 1993). Un mejor control de los factores ambientales en la evaluación juvenil, especialmente la presión del *inoculum*, ciertamente mejora la eficiencia de los ensayos precoces, este es el caso de pruebas de laboratorio que se han desarrollado para especies de *Melampsora* (PINON *et al.*, 1987).

Se han encontrado altas correlaciones edad-edad también para la arquitectura de la copa (MUHLE LARSEN, 1967) y para caracteres fenotípicos (PICHOT, 1993).

Así como para caracteres incrementales la naturaleza acumulativa de las variables de tamaño normalmente utilizadas determinan aspectos particulares de las correlaciones edad-edad: así, la correlación entre edad t y $T > t$ está constituida por dos componentes, el primero es proporcional a la varianza del tamaño a la edad juvenil solo, y el segundo a la covarianza entre el tamaño juvenil y los incrementos subsecuentes. Como el tamaño a la edad T incorpora el tamaño a la edad t , la covarianza positiva es la regla. Puede demostrarse que, si los incrementos anuales están normalmente e independientemente distribuidos,

$$r_{T,t} = \frac{t\sigma^2 + 0}{\sqrt{t\sigma^2 \cdot T\sigma^2}} = \sqrt{\frac{t}{T}}$$

Dadas las anteriores hipótesis, $r_{T,t}$ para un T dado, se incrementa continuamente con la edad incluso aunque los incrementos anuales sean totalmente aleatorios y no reflejen ningún efecto genético. Por tanto, la interpretación de las correlaciones para caracteres incrementales deben considerarse cautelosamente. De todas formas, si uno quiere conocer a que edad en un experimento de campo se alcanza un retrato fiable de los resultados finales, las correlaciones edad-edad son realmente útiles (PADRÓ & ORENSANZ, 1994). Correlaciones genotípicas $r_{T,t} > 0.9$ se encuentran para $\frac{1}{4}T < t < \frac{1}{2}T$. Las plantaciones de prueba que se espera terminen en una rotación de, por ejemplo diez años, pueden evaluarse a la edad de tres a cinco. Un ambiente fértil puede mejorar considerablemente las correlaciones edad-edad acelerando el crecimiento juvenil.

Interacciones Genotipo × Ambiente (GEI)

Los cultivares se ensayan en un conjunto necesariamente finito de ambientes, pero pueden emplearse en un número virtualmente infinito de situaciones una vez distribuidos para uso comercial. Estadísticamente hablando, GEI está siempre presente en los ensayos clonales, puesto que la respuesta de los clones individuales a las variaciones del ambiente, por cualquier razón, nunca es perfectamente lineal. Sin embargo, el principal problema para el mejorador no es tanto entender las causas genéticas, tanto como decidir como tratar con ella una vez detectada.

GEI disminuye la capacidad del mejorador para generalizar los resultados de sus experimentos y complica sus decisiones sobre las estrategias de selección: debe darse preferencia a clones estables con buen comportamiento general sobre el rango de ambientes, o a clones que muestran un comportamiento excelente en ambientes específicos.

No hay una clara respuesta a este dilema (BURDON & SHELBOURNE, 1977) y se han propuesto métodos estadísticos finos para aclarar la naturaleza y causas de la GEI. Sin embargo, una regla básica es dar preferencia a los clones adaptables a menos que se sepa cuáles son las características del ambiente que afectan el comportamiento de cada clon. Hasta que se disponga de ese conocimiento, los clones adaptables son la “mejor apuesta” para utilizarlos en ambientes no probados previamente.

Técnicas moleculares

La mayoría de los caracteres con valor económico son poligénicos y el efecto de un único componente se confunde con el efecto difuminador del ambiente. Herramientas estadísticas sofisticadas (BAKER, 1986; FALCONER, 1989; MATHER & JINKS, 1982; NAMKOONG, 1979; NARAIN, 1990) juegan un papel central en la mejora de especies forestales, pero no eliminan la principal limitación de la mejora forestal, esto es, el largo tiempo necesario para aplicar los resultados a escala comercial.

Una clase especial de selección indirecta que puede acortar los ciclos de mejora son los basados en los marcadores genéticos, caracteres que son fáciles, rápidos y baratos de identificar y pueden ser utilizados como pistas para la detección de otros caracteres a los que están asociados pero que no pueden observarse directamente o necesitan grandes inversiones en términos de tiempo y dinero.

RFLP, RAPD, AFLP, STS, etc. son acrónimos de uso común en genética con el boom de los métodos moleculares. Los individuos pueden compararse por sus diferencias en su ADN, así como por (o en combinación con) diferencias en la expresión de genes y se han realizado una multitud de aplicaciones de herramientas moleculares en la mejora de los chopos que se han demostrado viables.

Un mapa genético es el concepto central de organización de casi todas las actividades en el campo del análisis genético puesto que permite la integración de estudios separados de la misma especie o género (STETTLER, 1993). Se han desarrollado mapas genéticos densos comenzando en varios pedigríes de chopos

(BRADSHAW *et al.*, 1994) y están siendo integrados. Los chopos están en ventaja entre los árboles por el pequeño tamaño de su genoma en comparación, por ejemplo, con algunas coníferas.

El primer éxito en el análisis molecular de los chopos se ha obtenido en el marco de la resistencia a enfermedades (LEFÈVRE *et al.*, 1994; VILLAR *et al.*, 1996), con marcadores moleculares identificados a distancias pequeñas de los genes mayores para la resistencia/susceptibilidad y se ha propuesto a veces la “selección asistida por marcadores” (Marker assisted selection, MAS) como una alternativa moderna a la evaluación convencional de la expresión fenotípica de los caracteres.

Sin embargo, cuando se aplica a especies arbóreas, MAS no promete resultados dramáticos, al menos no proporcionales a la alta inversión en investigación que requieren las técnicas moleculares (CHELIAK & ROGERS, 1990; NEALE *et al.*, 1992). Las poblaciones de mejora están a menudo próximas al equilibrio de ligamiento y en tales condiciones, es imposible predecir si un gen útil y un marcador están en ligamiento (cis) o en repulsión (trans) en un miembro cualquiera de la población.

Está también el riesgo de confiar demasiado en la acción de los genes individuales (por ej. para la resistencia vertical) en vez de conjuntos de alelos con efectos aditivos (por ej. para la resistencia horizontal). La mayoría de los caracteres que tienen importancia económica para las especies forestales están bajo control poligénico (incluso con un número de genes mayores (BRADSHAW & STETTLER, 1995) y se necesitarían múltiples conjuntos de marcadores.

Los loci de caracteres cuantitativos (Quantitative trait loci, QTL) pueden identificarse comparando el comportamiento fenotípico de subgrupos en una población segregante y buscando pautas de segregación que encajen en los marcadores moleculares pero es cuestionable si el esfuerzo vale la inversión, especialmente si se considera la ganancia potencial todavía esperada de los métodos convencionales. En ningún caso, como los propios biólogos moleculares reconocen, las herramientas moleculares pueden reemplazar los métodos y estrategias tradicionales. Los trabajos de mejora requerirán todavía muchos cruzamientos, selecciones cuidadosas y buena suerte; los genéticos moleculares pueden solo hacer el proceso más determinista y reducir los componentes fortuitos (YOUNG, 1992).

La libertad de la selección asistida por marcadores de cualquier impacto negativo real o temido que tienen otras técnicas innovadoras sospechosas a los ojos del público, por ej. ingeniería genética, puede ser un factor adicional de éxito.

Tecnología genética

Dada la facilidad de la manipulación *in vitro* de la mayoría de las especies de chopos y su susceptibilidad a *Agrobacterium tumefaciens*, el vector genético más común en la transformación genética de las plantas, la tecnología genética es una opción viable para los chopos. Realmente, chopos genéticamente modificados se obtuvieron en 1987 (FILLATTI *et al.*, 1988; RIEMENSCHNEIDER & HAISSIG, 1991) y en muchos laboratorios alrededor del mundo durante la última década.

No es mi intención entrar en detalle de las técnicas involucradas, muy bien revisadas

por LEPLÉ *et al.* (1999). Deseo colocar la tecnologías genéticas en el marco de la mejora convencional y discutir su aplicación potencial en el cultivo comercial de los chopos.

Existen dos ventajas principales de la transformación genética respecto a la mejora convencional basada en la reproducción sexual.

- a) Los genes codificados para proteínas específicas pueden “cortarse” de cualquier ser viviente, desde virus a plantas o animales superiores y “pegarse” en los chopos. Gracias a la estructura universal de los ácidos nucleicos, ADN y ARN, las secuencias extrañas pueden integrarse en el genoma y funcionar de la misma forma que en el organismo original. Por tanto, el rango de genes disponible para los chopos es potencialmente mucho mayor que el ya presente en el género.
- b) Los genotipos individuales pueden modificarse para uno o para un pequeño número de caracteres definidos mientras se preserva intacto el resto del genoma. Dada la importancia económica de los cultivares, el largo proceso de selección que deben sufrir hasta su comercialización, el amplio rango de rasgos deseables en los que deben ser exitosos, la modificación puntual de los cultivares comerciales pueden añadirles valor sin romper su genoma.

Muchos genes, controlando muchos caracteres se han probado en los chopos; resistencia a herbicidas, resistencia a plagas de insectos, resistencia a enfermedades, modificadores de la síntesis de lignina. Todos con un buen potencial para aplicaciones prácticas, y generalmente, con vistas a incrementar la rentabilidad del cultivo de chopos a la vez que se reduce el impacto ambiental del cultivo.

Los chopos que producen δ -endotoxina o inhibidores de proteasa de *Bacillus thuringiensis* podrían defenderse de un amplio rango de insectos sin el uso de insecticidas, caros y ambientalmente negativos.

Herbicidas de bajo impacto, pero no selectivos podrían usarse en chopos modificados para tolerarlos.

Cultivares con un bajo contenido de lignina o un tipo de lignina menos exigente en productos químicos para su eliminación podrían hacer la producción de papel, una fuente de contaminación, menos dañina para el ambiente.

Muchas más aplicaciones están disponibles, y con el potencial de un crecimiento exponencial de su número dado el progreso de la genética molecular desde el punto de vista tanto del avance del conocimientos y la mejora continua de las tecnologías de laboratorio. El descubrimiento relativamente reciente de que los genes que controlan funciones equivalentes son casi idénticos en grupos sistemáticos muy diferentes, y que bastante a menudo, grupos enteros de genes se conservan en la misma disposición lineal, significa que el conocimiento (de secuencias de ADN) obtenidas de especies estudiadas intensivamente (tal como *Arabidopsis thaliana*) pueden ser exportadas rápidamente a otros grupos sistemáticos y hacer la identificación de los genes correspondientes más directa.

Sin embargo, al menos en el mundo occidental, los organismos genéticamente

modificados se están encontrando con una ola de hostilidad conducida por los movimientos ecologistas que está afectando negativamente a la opinión pública.

Como en muchos casos similares, la actitud del hombre de la calles es más emocional que racional y es evidente una profunda ignorancia de los aspectos científicos incluso en la prensa que trata el tema. El tema mismo está sujeto a manipulación dado que nace de la fe en la “Madre Naturaleza” como la única soberana legítima de los seres vivos. Altas personalidades han acusado a los científico de “jugar a ser Dios”, olvidando el hecho de que el progreso de la agricultura a través de los milenios es una larga línea de intentos exitosos de vencer los límites de la Naturaleza.

Los chopos tienen buenos argumentos de su parte: no se utilizan para comida ni para alimentar animales, su producto, madera o papel, estará en contacto con los usuarios finales en un estado biológicamente inactivo; la plantas de chopo normalmente se retiran totalmente de los campos tras la cosecha. Sin embargo, no se puede excluir que los transgenes pueden migrar vía polen o semilla a los parientes silvestres (por ej, *P. nigra* en Europa) con efectos probablemente despreciables, pero hasta ahora desconocidos, en las poblaciones naturales.

El denominado “principio de precaución”, que niega la aplicación de cualquier nueva tecnología hasta que se prueba la ausencia de riesgo, es sagrada para la opinión pública. Aunque es un sinsentido lógico, puesto que la ausencia de riesgo no puede evaluarse, este principio prevalece sobre el principio más racional de hacer un balance de pros y contras de las nuevas y viejas tecnologías a la luz de la evidencia científica.

CONCLUSIONES

RIMENSCHNEIDER *et al.* (en prensa) ofrecen una vista realista de la mejora y la selección con chopos como “la aplicación de la *mejor intuición* y de la fuerza bruta empírica”.

En gran medida esto será verdad en el futuro durante un largo plazo. A pesar del desarrollo de herramientas estadísticas sofisticadas para la interpretación de datos experimentales y de una mejor comprensión de los mecanismos genéticos utilizando aproximaciones moleculares, el principal problema será siempre la asignación de los limitados recursos.

Paradójicamente, las técnicas avanzadas que se desarrollaron para apoyar la mejora de las poblaciones, representa ahora la principal amenaza, puesto que compiten por los fondos de investigación. La mejora tradicional, carente del glamur de la investigación puntera, está perdida al compararla con la biología molecular y a veces la mejora convencional se presenta en las propuestas como una parte funcional para los estudios moleculares más que la forma contraria (y obvia).

Un punto débil de la mejora de poblaciones es el largo tiempo que debe contar con una estable, si no necesariamente abundante, financiación, una situación que entra en conflicto con el concepto prevalente de que la investigación debe basarse en

proyectos compactos, a corto plazo, manejables de hasta tres o cuatro años.

La flexibilidad de una estrategia de mejora de múltiples poblaciones, un esfuerzo para crear programas de mejora cooperativos dentro y a través de fronteras nacionales y una cooperación con organizaciones de cultivadores durante toda la fase de la selección clonal es probablemente la respuesta para un esfuerzo sostenido de la mejora de los chopos en cualquier parte del mundo.

BIBLIOGRAFÍA

ANSEMI, N.; CELLERINO, G.P.; HEATHER, W.A., 1975. Diagnosi precoce della reazione di cloni di pioppo a Marssonina brunnea attraverso infezioni in laboratorio. *Cellulosa e Carta* 26 (5), 29-36.

BAKER, R.J., 1986. *Selection Indices in Plant Breeding*. CRC Press, Boca Raton.

BISOFFI, S., 1989. Recent developments of poplar breeding in Italy. Proc. IUFRO Working Party S2-02.10, Hann.Münden, 02-06.10.1989: pp. 18-45.

BISOFFI, S.; GULLBERG, U., 1996. Poplar breeding and selection strategies. In: *Biology of Populus and its implications for management and conservation*. Part I, Chapter 6. Edited by R.F. Stettler, H.D. Bradshaw, jr., P.E. Heilman and T.M. Hinkley. NRC Research Press, National Research Council of Canada, Ottawa, ON, pp. 139-158.

BRADSHAW, H.D. JR.; STETTLER, R.F., 1995. Molecular Genetics of Growth and Development in *Populus*. IV. Mapping QTLs With Large Effects on Growth, Form, and Phenology Traits in a Forest Tree. *Genetics* 139, 963-973.

BRADSHAW, H.D. JR.; VILLAR, M.; WATSON, D.B.; OTTO, K.G.; STEWART, S.; STETTLER, R.F., 1994. Molecular Genetics of Growth and Development in *Populus*. III. A genetic linkage map of a hybrid poplar composed of RFLP, STS, and RAPD markers. *Theoretical and Applied Genetics* 89, 551-558.

BURDON, R.D.; SHELBORNE, C.J.A., 1977. Advanced selection strategies. Proceedings Third World Consultation on Forest Tree Breeding, Canberra, 21-26 March, 1977, FO-FTB-77-6/2, 1133-1147.

CHELIAK, W.M.; ROGERS, D.L., 1990. Integrating biotechnology into tree improvement programs. *Canadian Journal of Forest Research* 20, 425-463.

DICKMANN, D.I.; GOLD, M.A.; FLORE, J.A., 1994. The ideotype concept and the genetic improvement of tree crops. *Plant Breeding Review* 12, 163-193.

FALCONER, D.S., 1989. *Introduction to quantitative genetics*, 3rd Ed. Longman, Harlow.

FAO, 1980. *Peupliers et Saules*. FAO, Rome.

FILLATTI, J.J.; HAISSIG, B.; MCCOWN, B.; COMAI, L.; RIEMENSCHNEIDER, D.,

1988. Development of glyphosate-tolerant *Populus* plants through expression of a mutant *aroA* gene from *Salmonella typhimurium*. In: Hanover J.W., Keathley D.E., Ed.s. *Genetic Manipulation of Woody Plants*. Plenum Press, New York and London, 243-249.
- GODSHALK, E.B.; TIMOTHY, D.H., 1988. Factor and principal component analyses as alternatives to index selection. *Theor. Appl. Genet.* 76, 352-360.
- GULLBERG, U., 1987. Studies on the utilization of adapted forms in the breeding of *Pinus sylvestris*. SLU, Inst.f.skogsgenetik. Res. notes no. 38, Uppsala, 76 pp.
- HAZEL, L.N.; LUSH, J.L., 1942. The efficiency of three methods of selection, *Journal of Heredity* 33, 393-399.
- DE KAM, M.; HEISTERKAMP, S.H., 1987. Comparison of two methods to measure the susceptibility of poplar clones to *Xanthomonas populi*. *Eur. J. For. Path.* 17, 33-46.
- KANG, H., 1991. Components of juvenile-mature correlations in forest trees. *Theor. Appl. Genet.* 81, 173-184.
- KANG, H.; NIENSTAEDT, H., 1987. Managing long-term tree breeding stock. *Silvae Genetica* 36, 30-90.
- KRÉMER, A., 1992. Predictions of age-age correlations of total height based on serial correlations between height increments in Maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.). *Theor. Appl. Genet.* 85, 152-158.
- LAMBETH, C.C., 1980. Juvenile-Mature Correlations in Pinaceae and Implications for Early Selection. *Forest Science* 26, 571-580.
- LEFÈVRE, F.; PICHOT, C.; PINON, J., 1994. Intra- and interspecific inheritance of some components of the resistance to leaf rust (*Melampsora larici-populina* Kleb.) in poplars. *Theoretical and Applied Genetics* 88, 501-507.
- LEPLÉ, J.-C.; PILATE, G.; JOUANIN, L., 1999. Transgenic Poplar Trees (*Populus* Species). In: Bajaj Y.P.S. Ed. *Biotechnology in Agriculture and Forestry*, Vol. 44, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, 219-241.
- MATHER, K.; JINKS, J.L., 1982. *Biometrical Genetics*, 3rd Ed. Chapman and Hall, London.
- MUHLE-LARSEN, C., 1967. Remarques concernant les tests précoces dans le travail d'amélioration du genre *Populus*. *Forstpflanzen-Forstsaamen* (2), 4 pp.
- MUIR, W.M.; XU, S., 1991. An approximate method for optimum independent culling level selection for n stages of selection with explicit solutions. *Theoretical and Applied Genetics* 82, 457-465.
- NAMKOONG, G., 1970. Optimum allocation of selection intensity in two stages of truncation selection. *Biometrics* 26, 465-476.

NAMKOONG, G., 1979. *Introduction to Quantitative Genetics in Forestry*. USDA Forest Service Technical Bulletin No. 1588.

NAMKOONG, G.; BIESTERFELDT, R.C.; BARBER, J.C., 1971. Tree Breeding and Management Decisions. *Journal of Forestry* 49, 138-142.

NARAIN, P., 1990. *Statistical Genetics*. Wiley Eastern Ltd., New Delhi.

NEALE, D.B.; DEVEY, M.E.; JERMSTAD, K.D.; AHUJA, M.R.; ALOSI, M.C.; MARSHALL, K.A., 1992: Use of DNA markers in forest tree improvement research. *New Forests* 6, 391-407.

NEPVEU, G. ; KELLER, R. ; TESSIER DU CROS, E., 1978. Sélection juvénile pur la qualité du bois chez certain peupliers noirs. *Ann. Sci. For.* 35, 69-92.

PADRÓ, A.; ORENSANZ, J.V., 1984. Correlaciones juventud-madurez en algunos clones euroamericanos de chopo. *Anales del Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias - Serie: Forestal* 8, 63-71.

PICHOT, CH., 1993. Variabilité au stade adulte chez *Populus trichocarpa* Torr & Gray et prédiction juvenile-adulte chez *P.trichocarpa* et *P.deltoides* Bartr. (Doctoral thesis) Institut National Agronomique Paris-Grignon, Paris.

PINON, J.; VAN DAM, B.C.; GÉNÉTET, I.; DE KAM, M., 1987. Two pathogenic races of *Melampsora larici-populina* in north-western Europe. *Eur. J. For. Path.* 17, 47-53.

RIDE, M. ; RIDE, S., 1978. Factors affecting inoculation success in woody plants. *Proc. 4th Intern. Conf. Plant Path. Bact., Angers*, 116-124.

RIEMENSCHNEIDER, D.E.; HAISSIG, B.E., 1991: Producing herbicide tolerant *Populus* using genetic transformation mediated by *Agrobacterium tumefaciens* C58: a summary of recent research. In Ahuja R.R. Editor: *Woody Plant Biotechnology*. Plenum, New York, pp. 247-263.

RIEMENSCHNEIDER, D.E.; TUSKAN, J.; MOHN, C.; HALL, R.; STANOSZ, G.R.; DICKMANN, D.; ISEBRANDS, J.G. (in press). Poplar breeding and testing strategies in the North Central U.S.: Demonstration of potential yield and consideration of future research needs" *The Forestry Chronicle*.

SCARAMUZZI, G., 1973. Possibilità di miglioramento genetico delle qualità del legno. *Industria della carta* 11, 131-136.

SCARAMUZZI, G., Ferrari G., 1982. Valutazione precoce delle caratteristiche del legno in *Populus × euroamericana*. *Cellulosa e Carta* 33 (11-12), 53-61.

SCHREINER, E.J., 1949. Poplars can be bred to order. *Yearbook of Agriculture* 1949, 153-157.

SMITH, H.F., 1936. A discriminant function for plant selection. *Annals of Eugenics* 7, 240-250.

SMITH, S.P.; QUAAS, R.L., 1982. Optimal Truncation Points for Independent Culling-

Level Selection Involving Two Traits. *Biometrics* 38, 975-980.

THIELGES, B.A., 1985. *Breeding poplars for disease resistance*. FAO Forestry Paper no. 56, Rome, 66 pp.

VILLAR, M. ; LEFEVRE, F. ; BRADSHAW, H.D. ; TEISSIER DU CROS, E., 1996. Molecular genetics of rust resistance in poplars (*Melampsora larici populina* Kleb./*Populus* sp.) by bulked segregant analysis in a 2 × 2 factorial mating design. *Genetics* 143, 531-536.

YOUNG, N.D., 1992. Restriction Fragment Length Polymorphisms (RFLPs) and crop improvement. *Experimental Agriculture* 28, 385-397.