ITEA (1998). Vol. 94A N.° 3, 279-289

ESTIMACIÓN BAYESIANA DE PARÁMETROS GENÉTICOS Y EFECTOS DE PROCEDENCIA DE CARACTERES DE CRECIMIENTO EN EUCALYPTUS NITENS

A. Fernández*
M.C. Rodríguez*
R. Ipinza**

* Departamento de Mejora Genética y Biotecnología, I.N.I.A.
Ctra. de La Coruña km 7, 28040 Madrid
España

** Instituto Forestal de Chile
Chile

RESUMEN

Se describe la aplicación de métodos Bayesianos para obtener inferencias sobre parámetros genéticos y valores mejorantes en *Eucalyptus nitens*. Los datos disponibles incluían registros de altura y diámetro de 14.590 árboles procedentes de 162 familias de polinización abierta y asignadas a 13 procedencias australianas. El ensayo se realizó en 4 regiones de Chile y los datos fueron corregidos para eliminar la heterogeneidad de varianzas entre bloques. En el análisis las matrices aditivas se construyeron asumiendo un 40% de autopolinización. Debido a la existencia de interacción genotipo x ambiente los datos procedentes del sitio IV (Vista Alegre) fueron eliminados de los análisis. Las medias posteriores de las heredabilidades para altura y diámetro y las correlaciones genéticas y fenotípicas fueron 0,149, 0,187, 0.820 y 0.832. Para ambos caracteres se detectaron diferencias en valores mejorantes entre procedencias y entre familias. Se analizó tambien el efecto de la estandarización de los datos sobre el ranking de los árboles.

Palabras clave: Eucalyptus nitens, Interacción genotipo x medio, Muestreo de Gibbs.

SUMMARY

BAYESIAN ESTIMATION OF GENETIC PARAMETERS AND PROVENANCE EFFECTS OF GROWTH TRAIS IN EUCALYPTUS NITENS

The application of a Bayesian procedure to obtain inferences about genetic parameters and breeding values for *Eucalyptus nitens* is described. An analysis with the standard restricted maximum likelihood/best linear unbiased prediction method was carried out to compare the results obtained with both methods. The data set consisted of 14.590 trees from 162 open pollinated families taken from 13 different Australian provenances. The trees are distributed over 4 sites in Chile. Data were corrected for heterogeneity of phenotypic variances between blocks. In the analysis, a self pollination rate of 40% for the open pollinated families is assumed in the relationship matrix. Data proceeding from site IV (Vista Alegre) was removed because the existence of

genotype x environment interaction. The posterior means of the heritabilities of height and diameter and the genetic and phenotypic correlation were 0,149, 0,187, 0,820 and 0,832. Differences in breeding value among provenances and among families were evidenced for both traits. The effect of data standardization by the estimated block phenotypic standard deviation on the overall genetic ranking of trees was also analyzed.

Key words: Eucalyptus nitens, Genotype x environment interaction, Gibbs sampling.

Introducción

En los últimos años se ha propuesto el uso de la metodología REML/BLUP en mejora genética forestal (WHITE y HODGE, 1989; BORRALHO, 1995) como alternativa a métodos tradicionales como la selección fenotípica o la basada en índices de selección. Sin embargo, este enfoque aún presenta algunos problemas que pueden ser minimizados con el uso de aproximaciones Bayesianas, especialmente cuando la información disponible es escasa, o la estructura genealógica no está bien definida.

En ciencia forestal existen ya algunos trabajos realizados con este enfoque (GREEN y STRAWDERMAN, 1996) pero su uso en programas de mejora no esta todavía muy extendido (SORIA y col., 1998). El presente artículo tiene como objetivo la aplicación de estas técnicas para el análisis genético de caracteres de crecimiento en cuatro ensayos de progenie y procedencias de *Eucalyptus nitens* localizados en la región VIII de Chile, usando un modelo bivariante individual.

Material y métodos

Los datos del presente estudio fueron recogidos por el Instituto Forestal de Chile (INFOR) para evaluar el crecimiento de 162 familias de polinización abierta de *Eucalyptus nitens*, procedentes del sudeste australiano, en distintas regiones de Chile. La colección de semillas involucradas en los ensayos fue adquirida al CSIRO, Australia, en los años 1987 y 1988 (cuadro 1) y asignadas a 13 procedencias distintas.

Los ensayos se establecieron en cuatro localidades del país, tres de ellas en la región VIII de Chile y la restante en la región X situada más al sur y con unas condiciones climáticas muy diferentes (cuadro 2).

Se empleó el diseño de "*bloques de familias compactas*" equivalente al de parcelas divididas ("*split splot*") en su distribución en el campo. En este esquema, la parcela principal estuvo compuesta por la procedencia, y dentro de ésta se distribuyeron al azar las progenies, representadas por parcelas de cuatro plantas en línea. Cada ensayo estuvo formado por 8-10 bloques rodeados por dos hileras perimetrales de plantas de aislación para minimizar el efecto de borde. La altura y el diámetro a la altura del pecho (1,3 m) fueron medidos en todos los árboles supervivientes a los 5 años de edad. Los datos disponibles se muestran en el cuadro 3.

Interacción Genotipo x Ambiente

La verificación de la no existencia de interacción genotipo x medio es un asunto de

CUADRO 1
ANTECEDENTES DE LA COLECCIÓN DE SEMILLAS DE *EUCALYPTUS NITENS*

Lugar de origen		N° Familias	Latitud (Sur)	Longitud (Oeste)	Altitud (NSNM)
1. Major Point Ebor	NSW	10	30° 25'	152° 25'	1.450
2. Barrington Tops	NSW	9	31° 55'	151° 30'	1.450
3. Tallaganda SF	NSW	5	35° 48'	149° 31'	1.280
4. Tallaganda SF	NSW	7	35° 48'	149° 31'	1.250
5. Tallaganda SF	NSW	11	35° 52'	149° 30'	1.105
6. Tallaganda SF	NSW	7	35° 52'	149° 28'	1.417
7. Anembo Tallaganda	NSW	5	35° 54'	149° 30'	1.300
8. Tallaganda	NSW	13	36° 00'	149° 54'	1.050
9. Brown Mt. Nimmitabel	NSW	11	36° 32'	149° 28'	1.000
10. Glenborg SF	NSW	9	36° 38'	149° 24'	1.050
11. Toorongo Plateau	VIC.	39	37° 47'	146° 16'	900
12. Toorongo Plateau	VIC.	16	37° 54'	146° 00'	1.000
13. Rubicon	VIC.	20	37° 18'	145° 49'	1.000

CUADRO 2
IDENTIFICACIÓN DE LOS ENSAYOS CONSIDERADOS EN LOS ANÁLISIS

Ensayo	Localización Región, Provincia, Comuna	Latitud Sur	Longitud Oeste	Fecha de establecimiento	N.° Progenies
1. El Durazno	VIII R, Ñuble, San Carlos	36° 26'	71° 35'	ago. 91	1.957
2. San Lorenzo	VIII R, Bio Bio, Sta. Barbara	37° 30'	71° 45'	jul. 90	3.259
3. El Morro	VIII R, Bio Bio, Mulchén	37° 55'	72° 00'	jul. 90	4.485
4. Vista Alegre	X R, Valdivia, Mafil	39° 60'	72° 50'	jul. 90	4.889

gran importancia en mejora forestal debido a la peculiar estructura de los ensayos forestales. En nuestro estudio se emplearon dos métodos de análisis preliminares para examinar la importancia de la interacción procedencia por sitio.

Componentes de Varianza

Para cada uno de los caracteres registrados se realizó un análisis de varianza y se calculó la proporción de la varianza total representada por cada fuente de variación. El modelo empleado fue:

$$Y_{ijklm} = P_i + F_{j(i)} + S_k + B_{l(k)} + PS_{ik} + PB_{il(k)} + e_{ijklm}$$

donde Y_{ijklm} es la altura o diámetro del árbol m^{th} de la familia j^{th} de la i^{th} procedencia creciendo en el bloque l^{th} del sitio k^{th}; P_i es el efecto de la i^{th} procedencia; $F_{j(i)}$ es el

efecto de la familia j^{th} dentro de la procedencia i^{th}; S_k es el efecto del k^{th} sitio; $B_{l(k)}$ es el efecto del bloque l^{th} dentro del sitio k^{th}; PS_{ik} es el efecto de la interacción de la procedencia i^{th} y el sitio k^{th}; $PB_{il(k)}$ es el efecto de la interacción de la procedencia i^{th} del bloque l^{th} dentro del sitio k^{th} y e_{ijklm} es el error aleatorio asociado al dato $ijklm^{th}$. La esperanza de los cuadrados medios (EMS) fue calculada utilizando el procedimiento GLM del SAS (SAS INSTITUTE INC., 1988).

En los programas de mejora, uno de los criterios que se siguen para despreciar el efecto de la interacción, cuando ésta ha sido significativa, es el indicado por SHELBOURNE (1972). Este autor sugirió que cuando el componente de varianza debido a la interacción es menor a la mitad del debido al genotipo ($\sigma^2_{GXE}/\sigma^2_G < 0,5$), la interacción genotipo x ambiente carece de significación práctica.

Correlaciones genéticas

Otro de los criterios seguidos para estudiar la importancia de la interacción es el valor de las correlaciones genéticas entre un mismo carácter medido en varios sitios. Éstas fueron estimadas con el programa VCE (GROENEVELD, 1998). JOHNSON y BURDÓN (1990) y WOOLASTON y col., (1990) dan como valor umbral 0,8, por encima del cual la interacción genotipo x medio puede despreciarse.

Estandarización de los datos

La heterogeneidad de varianza entre bloques fue corregida para los dos caracteres registrados, mediante una estima de la desviación estándar dentro de grupos:

$$y^*_{ij} = y_i + \sigma_B \, (y_{ij} - y_i) / s_i$$

donde y_{ij} es la observación individual del árbol j^{th} en el bloque i^{th}, y_i es la media del carácter en el bloque i^{th}, s_i es una estima de la desviación estándar dentro de bloques obtenida usando un procedimiento empírico Bayesiano que combina la información de los datos de cada bloque con la información *a priori* del resto de los bloques (WEIGEL y GIANOLA, 1993) y σ_b es la desviación estándar base correspondiente a cada carácter y región. Ésta se definió como la desviación estándar media del bloque, es decir, valores de 2,07m (altura) y 2,88 cm (diámetro).

CUADRO 3
REGISTROS DISPONIBLES EN LA BASE DE DATOS

	Todos los sitios	Excluido sitio 4
Nº Árboles con dato (n)	14.590	9.701
Nº Familias	162	162
Nº Árboles en pedigrí (n_u)	14.752	9.863
Nº Procedencias	13	13
Media Altura (s.d.), m	8,213 (2,643)	7,995 (2,696)
Media Diámetro (s.d.), cm	8,602 (3,358)	8,361 (3,386)

Las desviaciones estándar medias de los bloques después de la transformación de los datos fueron de 2,02 m y 2,83 cm para la altura y el diámetro, respectivamente. Aunque la heterogeneidad de varianzas de ambos caracteres se redujo considerablemente después de la transformación, el test de Barlett siguió siendo significativo para ambos caracteres. Actualmente se están estudiando nuevos métodos de corrección de la heterogeneidad de varianzas.

Modelo

La evaluación genética de los árboles se realizó siguiendo el modelo mixto bivariante:

$$y = X\beta + Z u + e$$

donde y es la matriz de observaciones (altura y diámetro) de orden n x 2, X y Z son matrices de incidencia conocidas que relacionan y con los efectos fijos β y aleatorios u, respectivamente; β es una matriz p x 2 de los efectos fijos que incluyen la media y el efecto de bloque; $u = [u_1, u_2]$ es una matriz n_u x 2 de efectos genéticos aditivos; $e = [e_1, e_2]$ es una matriz n x 2 de efectos residuales. Las distribuciones asumidas en este modelo que consideran las procedencias como grupos genéticos fueron:

$$u|\Sigma_u, A, Q, g \sim N(Qg, A \otimes \Sigma_u),$$
$$e|\Sigma_e \sim N(0, I \otimes \Sigma_e)$$

donde A es la matriz de relaciones aditivas; Q es una matriz n_u x 13 cuyos elementos q_{ij} representan la proporción de genes del árbol i derivados de cada procedencia j; g es una matriz 13 x 2 de los efectos de las procedencias para ambos caracteres (QUAAS, 1988) y Σ_u y Σ_e son las matrices de (co)varianzas de los efectos genéticos aditivos y residuales.

Un aspecto fundamental de los programas de mejora genética vegetal que implican polinización abierta es el desconocimiento de los padres. En Eucalyptus existe una complicación adicional debido a la existencia de autopolinización parcial. En las evaluaciones genéticas clásicas (REML/BLUP), las matrices de relaciones aditivas A se construyen asumiendo una estructura familiar de medios hermanos. Posteriormente las estimas de heredabilidad se ajustan para considerar la tasa de autopolinización (s) (BORRALHO, 1995)

$$h^2 = 0{,}25h_o^2 / (a - 0{,}25Fh_o^2)$$

siendo $F = 0{,}5s$, h_o^2 la heredabilidad obtenida en el análisis REML y a las relaciones aditivas medias entre los árboles

$$a = s^2 + 2s(1 - s)0{,}5 + (1 - s)^2 0{,}25$$

En el presente análisis, las matrices aditivas se construyeron teniendo en cuenta una tasa de autopolinización del 40%, según PÉREZ-ENCISO y FERNANDO (1992), de forma que fue considerada tanto en la estimación de los parámetros como en la evaluación de los individuos.

Para el análisis bayesiano se siguió la metodología propuesta por SORENSEN y col. (1994) y extendida a modelos bivariantes usando una generalización multivariante de la distribución χ^2 (distribución Whishart) por VARONA y col. (1994). Tanto para los efectos fijos como para los componentes de varianza se emplearon distribuciones *a priori* planas.

En el muestreo de Gibbs se realizaron 506.000 iteraciones, descartándose las 6.000 primeras y un intervalo de muestreo de 1/50 salvándose, por tanto, 10.000

muestras de cada parámetro de interés. Para el análisis post-Gibbs se estimaron los perfiles de las distribuciones marginales con estimadores tipo *kernel* (SILVERMAN, 1986). Los análisis se efectuaron sobre una submuestra de 1.000 puntos (uno de cada 10) de la muestra de Gibbs.

Los análisis se realizaron con los datos estandarizados y sin estandarizar para evaluar el impacto de la transformación en la predicción de los valores mejorantes y sus implicaciones en la posible selección. Éstos, a su vez, se compararon con los resultados obtenidos con la metodología REML/BLUP para los que se utilizaron los programas de estimas de componentes de varianza VCE (GROENEVELD, 1994) y de evaluación genética PEST (GROENEVELD y col., 1990)

Resultados y discusión

Interacción Genotipo x Ambiente

Las varianzas de la interacción procedencia por sitio fueron muy significativas para ambos caracteres estandarizados, siendo la proporción de dicha varianza respecto a la varianza total del 1,5% y 1,4% para altura y diámetro, respectivamente. De acuerdo con el criterio propuesto por SHELBOURNE (1972) la interacción no puede descartarse en este estudio. Si bien para la altura el valor de $\sigma^2_{PXS}/\sigma^2_P$ fue 0,312, para el diámetro este valor fue 0,837, superior al umbral de 0,5. En los datos sin estandarizar, el efecto de la interacción fue todavía mayor (0,474 para altura y 1,017 para diámetro).

Las correlaciones genéticas entre los distintos sitios para ambos caracteres se presentan en los cuadros 4 y 5.

Las correlaciones entre los sitios El Durazno, San Lorenzo y El Morro (situados en la VIII Región de Chile) son mayores al valor umbral definido por JOHNSON y BURDÓN (1990) y WOOLASTON y col. (1990), mientras que entre estos sitios y Vista Alegre (situado en la X Región) son menores.

Según estos resultados procedimos a realizar el análisis de varianza descrito anteriormente excluyendo el sitio Vista Alegre del mismo y el efecto de la interacción perdió importancia (σ^2_{PXS} / σ^2_P = 0,093 y 0,334 para altura y diámetro respectivamente).

A efectos prácticos habría que utilizar un modelo multicarácter considerando los datos de este sitio como caracteres distintos a los del resto de los sitios, sin embargo debido a la poca información de la que disponemos se optó por descartar los datos de Vista Alegre en los análisis subsiguientes.

Estandarización de los datos

La influencia de la estandarización de los datos en la evaluación genética se muestra en el cuadro 6. Las estimas de los coeficientes de correlación entre las medias posteriores de los valores genéticos obtenidas con los datos sin tipificar y tipificados para las procedencias, familias y árboles fueron muy altas (1,000, 0,997 y 0,997 para altura y 0,984, 0,995 y 0,996 para diámetro, respectivamente). Se observaron cambios muy pequeños en el ranking de las procedencias, familias y en el conjunto de los árboles. IBAÑEZ y col. (1996) demostraron que las predicciones de los valores mejorantes de los datos individuales en bloques con mayor / menor varianzas se espera que disminuyan / incrementen cuando se realiza la estandarización de las varianzas fenotípicas.

CUADRO 4
CORRELACIONES GENÉTICAS ADITIVAS (ERRORES TÍPICOS) ENTRE ALTURA EN DIFERENTES SITIOS

	El Durazno	San Lorenzo	El Morro
San Lorenzo	0,958 (0,056)		
El Morro	0,800 (0,087)	0,872 (0,059)	
Vista Alegre	0,672 (0,100)	0,778 (0,068)	0,691 (0,077)

CUADRO 5
CORRELACIONES GENÉTICAS ADITIVAS (ERRORES TÍPICOS) ENTRE DIÁMETRO EN DIFERENTES SITIOS

	El Durazno	San Lorenzo	El Morro
San Lorenzo	0,795 (0,089)		
El Morro	0,846 (0,066)	0,926 (0,049)	
Vista Alegre	0,766 (0,085)	0,756 (0,074)	0,708 (0,062)

CUADRO 6
PRINCIPALES ESTADÍSTICOS DEL CAMBIO EN RANKING GENÉTICO CUANDO LOS VALORES MEJORANTES PREDICHOS SON ESTIMADOS CON DATOS SIN ESTANDARIZAR Y ESTANDARIZADOS
(Q^1, Q^2 ,Q^3 = PERCENTILES 25, 50 Y 75, R = CORRELACIÓN DE SPEARMAN)

	Media	Moda	Q^1	Q^2	Q^3	Min. Max.	r
Altura							
Procedencias	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,0	1,000
Familias	0,00	1,00	-2,25	0,00	2,00	-10,10	0,997
Árboles	0,00	-9,00	-120,00	4,00	122,00	-1162,1161	0,997
100 mejores	34,07	N.U.	-3,00	32,50	74,00	-85,204	0,340
Diámetro							
Procedencias	0,00	0,00	-0,50	0,00	0,50	-1,1	0,984
Familias	0,00	1,00	-2,00	0,00	2,25	-16,17	0,995
Árboles	0,00	-24,00	-140,00	6,00	154,00	-1354,1046	0,996
100 mejores	25,02	N.U.	-12,00	9,50	63,75	-66,171	0,553

N.U.: No única.

El efecto más importante de la estandarización de los datos se observó al analizar el mérito genético de los mejores árboles y, por tanto, de los candidatos a la selección (correlaciones de 0,340 y 0,553 para altura y diámetro respectivamente). La comparación de las dos listas de los valores mejorantes de los 100 mejores árboles predichos por ambos métodos, muestra que sólo el 63% (Altura) y el 71% (Diámetro) de éstos están presentes en ambos catálogos. Para un programa de mejora, los cambios en el ranking genético son de particular relevancia si coinciden con diferencias en la superioridad genética de los individuos seleccionados.

Parámetros Genéticos

En la figura 1 se muestran las distribuciones marginales posteriores de los parámetros de interés (heredabilidades y correlaciones) obtenidas con los datos estandarizados. También se incluye un resumen de los principales estadísticos de dichas distribuciones, así como las estimas puntuales obtenidas con REML y ajustadas a una tasa de polinización del 40%.

Una de las principales limitaciones de las estimas REML de (co)varianzas es que su distribución no es conocida. Sin embargo con los métodos bayesianos el conocimiento de las distribuciones posteriores de los parámetros permite la construcción de intervalos de confianza. Los intervalos del 95% de mayor densidad posterior son los intervalos de confianza más usuales y fueron calculados para todos los parámetros analizados. Para casi todos ellos las distribuciones fueron asimétricas.

Como cabría esperar al emplear distribuciones *a priori* planas, las estimas REML fueron muy parecidas a las modas posterio-

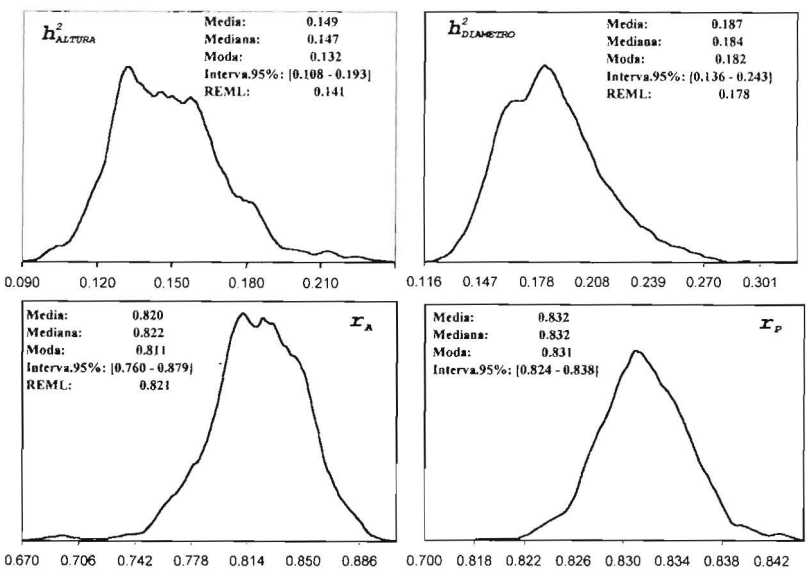


Figura 1. Distribuciones marginales posteriores de las heredabilidades de la altura (h^2_{ALTURA}) y diámetro ($h^2_{DIAMETRO}$) y de la correlaciones genéticas (r_A) y fenotípicas (r_P).

res obtenidas usando técnicas Bayesianas. Además fueron semejantes a las encontradas en la bibliografía (IPINZA y col., 1997).

Efectos de las procedencias y valores mejorantes de las familias

En el análisis bayesiano las procedencias fueron incluidas en el pedigrí como padres fantasmas en vez de incluirlas como efectos fijos en el modelo de evaluación. Los valores de la media y desviaciones estándar de las correspondientes distribuciones marginales de los efectos de las procedencias australianas se presentan en el cuadro 7.

Los efectos de las procedencias en ambos caracteres se calcularon como la diferencia en valores genéticos en relación a la procedencia Toorongo Plateau (11) de Australia, considerada la población base al ser la más representada por el mayor número de familias (39).

No se observaron grandes diferencias entre las estimas puntuales de los efectos de las procedencias obtenidas por REML/-BLUP y aquellas obtenidas por el método Bayesiano.

Las medias posteriores de los valores mejorantes de las familias Australianas oscilaron entre los valores extremos: -2,974 a 1,424 m (altura) y -3,532 a 2,374 cm (diámetro). Las desviaciones estándar posteriores de estas familias variaron de 0,254 a 0,448 m (altura) y de 0,381 a 0,672 cm (diámetro). Estos valores indican la diferente información disponible de las familias de cada procedencia, de manera que los efectos de las procedencia 3 (Tallaganda SF) y 7 (Anembo Tallaganda), con sólo 5 familias y 200 datos de árboles y 5 familias y 325 datos de árboles respectivamente,

CUADRO 7
MEDIA Y DESVIACIÓN ESTÁNDAR DE LAS DISTRIBUCIONES POSTERIORES DE LOS EFECTOS DE LAS PROCEDENCIAS AUSTRALIANAS Y ESTIMAS BLUP PARA ALTURA Y DIÁMETRO

	Altura			Diámetro		
	Media (s.d.)		BLUP	Media (s.d.)		BLUP
Procedencia						
1.Major Point Ebor	-1,712	(0,188)	-1,665	-1,593	(0,302)	-1,542
2.Barrigton Tops	-0,826	(0,199)	-0,803	-0,038	(0,312)	-0,010
3.Tallaganda SF	-1,233	(0,261)	-1,210	-0,976	(0,401)	-0,957
4.Tallaganda SF	-1,647	(0,226)	-1,586	-1,194	(0,364)	-1,110
5.Tallaganda SF	-1,422	(0,179)	-1,376	-1,412	(0,296)	-1,361
6.Tallaganda SF	-1,297	(0,207)	-1,270	-1,082	(0,327)	-1,049
7.Anembo Tallaganda	-1,311	(0,255)	-1,277	-1,008	(0,410)	-0,959
8.Tallaganda	-1,262	(0,176)	-1,214	-0,907	(0,279)	-0,910
9.Brown Mt. Nimmitabel	-1,594	(0,185)	-1,546	-1,285	(0,292)	-1,230
10.Glenborg SF	-1,386	(0,201)	-1,319	-1,056	(0,314)	-0,951
11.Toorongo Plateau	0,000	–	0,000	0,000	–	0,000
12.Toorongo Plateau	-0,300	(0,165)	-0,276	-0,410	(0,253)	-0,385
13.Rubicon	0,602	(0,148)	0,653	0,980	(0,225)	1,049

CUADRO 8
PRINCIPALES ESTADÍSTICOS DEL CAMBIO EN RANKING GENÉTICO CUANDO LOS VALORES MEJORANTES PREDICHOS SON ESTIMADOS CON BLUP O TÉCNICAS BAYESIANAS
(Q^1, Q^2 ,Q^3 = PERCENTILES 25, 50 Y 75, r= CORRELACIÓN DE SPEARMAN)

	Media	Moda	Q^1	Q^2	Q^3	Min. , Max.	*r*
Altura							
Procedencias	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,0	1,000
Familias	0,00	0,00	-2,25	0,00	1,00	-9,17	0,995
Árboles	0,00	0,00	-84,00	9,00	103,00	-919,2973	0,998
100 mejores	2,48	0,00	-7,00	1,50	10,00	-31,55	0,878
Diámetro							
Procedencias	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	-2,1	0,984
Familias	0,00	-1,00	-3,00	-1,00	2,00	-11,16	0,996
Árboles	0,00	1,73	-95,00	11,00	112,00	-3676,1369	0,998
100 mejores	2,09	0,00	-5,75	0,00	7,00	-26,80	0,934

son las estimadas con mayor error, mientras que la procedencia 13 (Rubicon) con 20 familias y 1.047 registros es la estimada con mayor precisión (excluida la procedencia 11. Toorongo Plateau con 39 familias y 2.493 registros considerada, por este motivo, como referencia).

Evaluación BLUP vs. Muestreo de Gibbs

En la comparación entre los ranking de las procedencias y valores mejorantes de las familias y árboles obtenidos por BLUP y muestreo de Gibbs, las diferencias fueron insignificantes (cuadro 8).

En consecuencia, el impacto de la técnica de evaluación genética es muy poco importante tanto para las familias (para la mitad de las familias el cambio en posición es menor a 3) como para el caso del ranking de los 100 mejores árboles (solo 8 para la altura y 5 para el diámetro serían seleccionados por técnicas bayesianas y no estarían presentes si se seleccionara por el mérito genético estimado vía BLUP). La respuesta a la selección, por tanto, no estaría muy condicionada por el método de estimación siendo, las diferencias de la media de los valores mejorantes de los 100 árboles seleccionados estimados vía Gibbs y REML/BLUP triviales.

Los resultados obtenidos confirman la aplicabilidad de las técnicas de modelos mixtos al análisis de datos forestales y evidencian, en nuestra opinión, la riqueza de información que proporcionan las técnicas bayesianas y las ventajas que su futura aplicación en programas de mejora de Eucalyptus podrían conllevar.

Bibliografía

BORRALHO N.M.G., 1995. Prooc. of the CRC-IUFRO Conference on Eucalypt Plantations: Improving

Fibre yield and Quality, 19-24 Feb. 1995. Australia.

GREEN E.J. y STRAWDERMAN W.E., 1996. For. Sci. 42. 456-464.

GROENEVELD E., 1990. Programa PEST.Prooc. 4th World Congress of Genetic Applied to Livestock Production, Edinburgh, vol. XII. 488-491.

GROENEVELD E., 1998. Programa VCE versión 4.2 para SunOS.

IBAÑÉZ M., CARABAÑO M.J., FOULLEY J.L. y ALENDA R., 1996. Livest. Prod. Sci. 45, 137-147.

IPINZA R., GUTIÉRREZ B. y MOLINA M., 1997. IUFRO Conference Modelling Growth of Fast_Grown Tree Specie. 3-5 Sep. 1997. Valdivia-Chile.

JOHNSON G.R., y BURDON R.D., 1990. Silvae Genetica 39, 55-62.

PÉREZ-ENCISO M., y FERNANDO R.L., 1992. Theor. Appl. Genet. 84, 173-179.

QUAAS R.L., 1988. Journal of Dairy Science 71. 1.338-1.345.

SAS, 1990., SAS/ETS versión 6. Sas Institute Inc. Cary, NC. USA.

SHELBOURNE C.J.A., 1972. Prooc. IUFRO Genetics-SABRAO Joint Symposia. Japan, Tokyo. 59-65.

SILVERMAN B.W., 1986. Density estimation for statistics and data analysis. Chapman and Hall.

SORENSEN D., WANG C.S., JENSEN J. y GIANOLA D., 1994. Genet. Sel. Evol. 26, 333-360.

SORIA F., BASURCO F., TOVAL G., SILIÓ L., RODRÍGUEZ M.C., y TORO T., 1998. Canadian Journal of Forest Research (en prensa).

VARONA L., MORENO C., GARCIA-CORTÉS L.A. y ALTARRIBA J., 1994. Rev. Portug. Zootec. 1, 185-195.

WEIGEL K.A. y GIANOLA D., 1993. J. Dairy Sci. 76, 1.445-1.465.

WHITE T.L. y HOGGE G. 1989. Predicting breeding values with applications in forest tree improvement. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. The Netherlands.

WOOLASTON R.R., KANOWSKY P.J. y NIKLES D.G. 1990. Silvae Genetica 39, 21-28.