



**FACULTAD DE CIENCIAS AGRARIAS
UNIVERSIDAD NACIONAL DE ROSARIO**

**ESTIMACIÓN DE PARÁMETROS GENÉTICOS EN LA POBLACIÓN DE
MEJORA DE YERBA MATE (*Ilex paraguariensis* St. Hil.) DEL INTA**

Ing Agr VANESA CAROLINA SCHOFFEN

TESIS PARA OPTAR AL TÍTULO DE MAGISTER EN GENÉTICA VEGETAL

**DIRECTORA: Dra MARÍA ELENA GAUCHAT
CODIRECTOR: Mgter ECTOR CÉSAR BELABER
CODIRECTORA: Dra CELINA BELTRÁN**

2021

DECLARACIÓN JURADA

Estimación de Parámetros Genéticos en la población de mejora de Yerba Mate (*Ilex paraguariensis* St. Hil.) del INTA

Vanesa Carolina Schoffen

Ingeniera Agrónoma – Universidad Nacional del Nordeste

Esta Tesis es presentada como parte de los requisitos para optar al grado académico de Magister en Genética Vegetal, de la Universidad Nacional de Rosario y no ha sido previamente presentada para la obtención de otro título en ésta u otra Universidad. La misma contiene los resultados obtenidos en investigaciones llevadas a cabo en INTA, durante el período comprendido entre los años 2017, 2018 y 2019, bajo la dirección de la Dra María Elena Gauchat, Mgter Ector César Belaber y Dra Celina Beltrán.

Vanesa Carolina Schoffen

María Elena Gauchat

Ector César Belaber

Celina Beltrán

AGRADECIMIENTOS

Estas palabras son posiblemente las más difíciles, quizás tímidas, de ser plasmadas. Llegado a este punto, uno debe mirar atrás para recordar y agradecer a todas aquellas personas que han ayudado a llevar este trabajo a su punto y seguido, nunca final.

Muy especialmente quiero agradecer a mis directores de tesis. Gracias María Elena, por brindarme tu apoyo, ideas y conocimiento para el desarrollo de esta tesis. Por aconsejarme y guiarme en mi vida profesional. Gracias Ector, por toda tu dedicación, paciencia y permanente ayuda. Con vos aprendí infinidad de cosas sobre modelos genéticos y genética cuantitativa. A ambos, gracias por la confianza y el empuje, mi cariño y gratitud para ustedes.

A las personas del Campo Anexo Cuartel Río Victoria de INTA: Claudio, Fabio, Mauricio, Juan, Cristian y Don Baziluk que hicieron posible la parte operativa y fundamental de esta tesis, cosechar durante 3 años planta por planta de yerba mate.

A Mario Kryvenki, mi codirector de beca, por su permanente colaboración y apoyo para la construcción de esta tesis.

Mi agradecimiento y reconocimiento al INTA por haberme permitido realizar esta tesis y poder formarme. A todos aquellos compañeros que de una manera u otra colaboraron en el desarrollo de esta tesis, especialmente a Cristian Schoffen y Cristian Rotundo.

Un agradecimiento al INYM y a la cooperadora de la EEA Cerro Azul por los fondos aportados para el desarrollo de esta tesis.

A los docentes de la Maestría en Genética Vegetal por los conocimientos y experiencias transmitidas durante mi formación académica.

A mis compañeros de Maestría por los gratos momentos compartidos, en especial a Emilia y Martín, su alegría y compañerismo hicieron que los momentos tensos de estudios y trabajos sean fáciles de llevar.

A mis amigos, los de siempre y los de ahora, por su acompañamiento y cariño, en especial a mi amiga Mily que dibujo los esquemas de cosecha presentados en esta tesis.

Finalmente a toda mi familia, muy especialmente a mi mamá Mabel y mi hermana Pao, por todo su amor y comprensión, simplemente con ustedes cerca, todo es más fácil.

ÍNDICE

DECLARACIÓN JURADA.....	II
AGRADECIMIENTOS.....	III
ÍNDICE	IV
ABREVIATURAS Y SÍMBOLOS	VI
RESUMEN.....	VII
ABSTRACT	VIII
1. INTRODUCCIÓN.....	0
1.1. Distribución geográfica y descripción de la especie	0
1.2. Importancia socio-económica del cultivo.....	2
1.3. Mejoramiento genético de la especie.....	3
1.4. Modelos estadísticos para la evaluación genética	4
OBJETIVOS	7
2. MATERIALES Y MÉTODOS.....	8
2.1. Materiales Genéticos	8
2.2. Caracterización de los ensayos	8
2.3. Caracteres Evaluados	10
2.4. Análisis Estadístico.....	12
2.4.1. Análisis univariado.....	13
2.4.2. Análisis Bivariado	17
2.5. Estimación de los valores de mejora y selección	19
3. RESULTADOS	21
3.1. Estimación de medias fenotípicas.....	21
3.2. Estimación de correlaciones fenotípicas	23
3.3. Comparación entre modelos genéticos estándar y espacial	24
3.4. Estimaciones de componentes de varianza y parámetros genéticos	33
3.5. Estimación de correlaciones genéticas.....	35
3.6. Estimación de ganancias genéticas y selección	37
4. DISCUSIÓN.....	40
4.1. Medias y correlaciones fenotípicas	40
4.2. Comparación de los modelos estándar y espacial	42
4.3. Relevancia de la varianza aditiva y parámetros genéticos	45
4.4. Correlaciones genéticas	48
4.5. Ganancias genéticas y selección.....	51
5. CONCLUSIONES.....	53
6. BIBLIOGRAFÍA.....	55

7. ANEXOS.....	66
----------------	----

ABREVIATURAS Y SÍMBOLOS

AI	Información promedio
AC	Altura de Copa
ANOVA	Análisis de Varianza
AR1	Estructura autoregresiva de primer orden
BLUE	Estimación lineal insesgada de mínima varianza
BLUP	Predicción lineal insesgada de mínima varianza
BV	Valor de mejora genético aditivo
DC	Diámetro de Copa
EEA	Estación Experimental Agropecuaria
EMBRAPA	Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária
EPAGRI	Empresa de Pesquisa Agropecuária e Extensão Rural
	de Santa Catarina
INASE	Instituto Nacional de Semillas
INTA	Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria
INYM	Instituto Nacional de Yerba Mate
LogL	Logaritmo de la Verosimilitud
LRT	Prueba de Razón de Verosimilitud
MM	Modelos mixtos
PMF	Peso de Masa Foliar
REML	Método de máxima verosimilitud restringida
UFMT	Universidad Federal de Mato Grosso
VC	Volumen de copa
\widehat{CV}_a	Coefficiente de variación genético aditivo
\hat{h}^2	Heredabilidad en sentido estricto
\hat{r}_a	Correlación genética aditiva
$\hat{\sigma}_a^2$	Varianza genética aditiva
ρ_{fil}	Coefficiente de autocorrelación espacial para filas
ρ_{col}	Coefficiente de autocorrelación espacial para columnas

RESUMEN

ESTIMACIÓN DE PARÁMETROS GENÉTICOS EN LA POBLACIÓN DE MEJORA DE YERBA MATE (*Ilex paraguariensis* St. Hil.) DEL INTA

El propósito más importante de los programas de mejoramiento consiste en desarrollar materiales genéticamente mejorados, esto implica contar con una estrategia, teniendo como base principal el conocimiento de los parámetros genéticos de la población a mejorar. El objetivo de la presente tesis fue caracterizar la población de mejora de progenies de polinización abierta de yerba mate del INTA, mediante el estudio del comportamiento genético del carácter peso de masa foliar (*PMF*) evaluado durante los años 2017, 2018 y 2019 en 10 ensayos, y los caracteres altura de copa (*AC*), diámetro de copa (*DC*) y volumen de copa (*VC*) evaluados en 3 ensayos el año 2019. Tres modelos mixtos de árbol individual fueron utilizados en las estimaciones de los principales parámetros genéticos de los caracteres evaluados. El modelo autoregresivo de primer orden para filas y columnas obtuvo un mejor ajuste en el 87,2% de los ensayos evaluados. La varianza genética aditiva fue disímil entre los ensayos, con heredabilidades individuales entre bajas y moderadas para el *PMF* (entre 0,01 y 0,43) y entre bajas y altas para los caracteres de copa (entre 0,08 y 0,74). El coeficiente de variación genético aditivo para el *PMF* arrojó valores superiores a 12,4%, las correlaciones genéticas aditivas entre los tres años de evaluación del *PMF* fueron mayores a 0,70 y las correlaciones genéticas aditivas entre el *PMF* y el *VC* fueron mayores a 0,87. Los resultados obtenidos indican que la variación debida a los efectos aditivos de los genes es adecuada para mejorar la producción de hojas de yerba mate dentro del programa del INTA. Las correlaciones genéticas aditivas fueron altas para los tres años de evaluación del *PMF*, indicando estabilidad en el *ranking* de los genotipos evaluados. La inclusión de los caracteres de copa permite la selección indirecta de individuos con alto valor genético del *PMF*. Se han identificado individuos genéticamente superiores en *PMF* que podrán ser utilizados como parentales de las nuevas poblaciones de mejora, así como en la conformación de huertos semilleros clonales para la provisión al sector productivo de material de propagación mejorado.

Palabras Clave: *Ilex paraguariensis*, mejoramiento genético, parámetros genéticos.

ABSTRACT

GENETIC PARAMETER ESTIMATIONS IN INTA'S YERBA MATE (*Ilex paraguariensis* St. Hil.) BREEDING POPULATION

The purpose of this thesis was to characterize the INTA yerba mate breeding population by studying the genetic behavior of leaf mass weight (*PMF*) evaluated during 2017, 2018 and 2019 in 10 trials, and crown height (*AC*), diameter (*DC*) and volume (*VC*) evaluated in 3 trials during 2019. First-order autoregressive model fitted better for genetic parameter estimations of evaluated characters in 87.2% of cases. Additive genetic variance was dissimilar among trials. Consequently, individual heritabilities ranged from 0.01 to 0.43 for *PMF*, and between 0.08-0.74 for crown traits. The additive genetic coefficient of variation for *PMF* was greater than 12.4%. The additive genetic correlations between three evaluated years of *PMF* were greater than 0.70, indicating ranking stability for evaluated genotypes. Additive genetic correlations between *PMF* and *VC* were greater than 0.87, allowing individual indirect selection of *PMF* by *VC*. The results indicate that variation due to additive genetic effects is adequate to improve yerba mate *PMF*. Genetically superior individuals have been identified for *PMF* that can be used as parents of new breeding populations, and clonal seed orchards to provide improved propagation material intended for production sector.

Key words: *Ilex paraguariensis*, genetic improvement, genetic parameters

1. INTRODUCCIÓN

1.1. Distribución geográfica y descripción de la especie

Ilex paraguariensis A. St. Hil., es una especie arbórea perteneciente a la familia Aquifoliaceae, conocida como yerba mate, es típica de las regiones subtropicales y templadas de América del Sur. Sus hojas son utilizadas para preparar una infusión conocida como mate, bebida ampliamente consumida en Sudamérica, con profunda raigambre y tradición histórica, social y cultural (Heck y de Mejía, 2007; Stein *et al.*, 2014).

La especie posee su área de distribución natural en el sur de Brasil, noreste de Argentina, este de Paraguay y Uruguay (Grondona, 1954; Coelho *et al.*, 2002; Giberti, 2011). Distribuyéndose en un área de 540.000 km², situada entre los 21° y 30° latitud sur y los 48°30' y 56°10' longitud oeste, abarcando altitudes entre 500 y 1.000 msnm (Malheiros y Rotta, 1985). Es cultivada en el sur de Brasil (Estados de Mato Grosso do Sul, Paraná, Santa Catarina y Rio Grande do Sul), este de Paraguay (Departamentos de Alto Paraná, Amambay, Caaguazú, Canindeyú, Central, Guairá, Itapúa, Misiones y San Pedro) y en el noreste de Argentina (provincias de Corrientes y Misiones) (Malheiros y Rotta, 1985; Giberti, 2001; Giberti, 2011; Cascales *et al.*, 2014).

Los requerimientos edafo-climáticos particulares de la yerba mate hacen que su área de cultivo coincida con la zona principal de su dispersión natural (Hernández Bermejo y León, 1992). Como planta subtropical, requiere temperaturas medias que oscilen entre los 20-23°C, alta humedad del suelo y del medio ambiente. Sus requerimientos de lluvias son de aproximadamente 1.500-1.800 mm.año⁻¹ (Malheiros y Rotta, 1985). Prospera en suelos permeables de color rojo oscuro arenoso-arcilloso, ricos en ácido fosfórico, potasio y óxidos de hierro-aluminio, donde las aguas no se estanquen, prefiriendo los suelos profundos y bien drenados (Prat Kricun, 1991; Burtnik, 2003; Dalurzo, 2017).

La yerba mate es un árbol perennifolio que, en su estado silvestre, puede alcanzar de 10 a 30 m de altura y un tronco de 50 y 80 cm de diámetro a 1,3 metros de altura. Bajo cultivo es conducido como un arbusto con tronco corto que ramifica a escasa altura del suelo, cuyo porte se mantiene entre los 3 y 5 m de altura con el objetivo de facilitar la cosecha manual (Carvalho, 2003). El tallo principal posee una corteza lisa de color grisáceo o ceniciento, con ramas alternas y divergentes. Las hojas son simples, alternas y coriáceas, de 60-110 mm de longitud y 25-45 mm de ancho, limbo de color

castaño-verde, obovado a veces también oblanceolado o elíptico, cortamente pecioladas, con margen aserrado, crenado o dentado (Giberti, 1994; Gallac *et al.*, 2016).

Es una especie diclino dioica, diploide ($2n = 2x = 40$) (Grondona, 1954; Greinzenstein *et al.*, 2000), donde el sistema de reproducción sexual es obligatoriamente alógamo. Presenta flores unisexuales estaminadas (masculinas) que poseen androceo funcional y un gineceo abortivo no funcional llamado pistilodio, mientras que, las flores pistiladas (femeninas) poseen un gineceo funcional y estambres estériles denominados estaminodios, cuyas anteras no se desarrollan por completo (Giberti, 1979; 1994). La floración ocurre en primavera entre septiembre y noviembre. La polinización es entomófila y los visitantes más frecuentes son del orden coleóptera, díptera, himenóptera y en menor medida lepidóptera (Pires *et al.*, 2014); sin embargo, no puede descartarse alguna transferencia de polen a través del viento (Ferreira *et al.*, 1983; Loizeau *et al.*, 2005).

Los frutos son drupas con cáliz y estigma persistentes, globosos o elípticos de 5 a 7 mm de diámetro, al principio de color verdoso, luego variegado rojizo volviéndose violáceo oscuro a la madurez, conviviendo diferentes estados de madurez de los frutos en una misma inflorescencia. Cada fruto contiene 4 pirenos, que son las unidades de dispersión de la especie, cada uno formado por porciones de endocarpio leñoso y una semilla (Giberti, 2001; Pires *et al.*, 2014). Las semillas poseen un embrión rudimentario y embriogénesis tardía (Heuser *et al.*, 1993), es decir que presenta diferentes grados de maduración del embrión al momento que los frutos están maduros, lo que determina un largo período de germinación desde el momento de la siembra, ya que los embriones continúan evolucionando dentro de la semilla y por ello la germinación puede transcurrir entre los 60 a 360 días (Niklas, 1987).

La yerba mate se consume principalmente como infusión de un producto elaborado, que surge del proceso industrial de hojas y ramas de *I. paraguariensis*. Los principales compuestos químicos que se encuentran en las infusiones acuosas del mate son, las metilxantinas (cafeína, teobromina y teofilina), los compuestos fenólicos (ácido clorogénico y ácido cafeico), los flavonoides (como la quercetina y la rutina), además de saponinas, aminoácidos, vitaminas (C, B1 y B2) y minerales (Heck y de Mejía, 2007; Filip *et al.*, 2011; Anesini *et al.*, 2012).

Los compuestos más conocidos de esta especie son las metilxantinas, sustancias responsables de la acción estimulante, ya que disminuyen el estado de fatiga y aumentan la cognición (Choi *et al.*, 2005; Azevedo, 2008). Los compuestos fenólicos,

en cambio, contribuyen al olor y al color de la yerba mate. El ácido clorogénico actúa como hepatoprotector e interviene en la actividad antioxidante de los extractos y aceites esenciales (Anesini *et al.*, 2012; Bastos *et al.*, 2006) y en la inhibición de importantes procesos del estrés oxidativo (Bixby *et al.*, 2005). Además, al ácido clorogénico se le ha atribuido, la prevención de algunas formas de cáncer (Gonzalez de Mejía *et al.*, 2005), actividad cardioprotectora (Schinella *et al.*, 2005) y cierta actividad antimicrobiana (Prado Martin *et al.*, 2013). Las saponinas son responsables del sabor amargo de la yerba mate, la solubilidad de la bebida y la formación de espuma (Taketa *et al.*, 2004). También tienen acción antiinflamatoria, diurética e hipocolesterolémica (Schenkel *et al.*, 2001). Contribuyen al tratamiento de enfermedades hepáticas, reumatismo y obesidad (Gnoatto *et al.*, 2005). A su vez, las infusiones de esta especie contienen potasio, un mineral esencial y necesario para el correcto funcionamiento del corazón y magnesio, que ayuda al cuerpo a incorporar proteínas, además de otros minerales como calcio, cobre, hierro, manganeso y zinc (Maiocchi *et al.*, 2016).

1.2. Importancia socio-económica del cultivo

Argentina es el primer productor mundial de yerba mate generando un 62% de la producción total, seguida por Brasil (34%) y Paraguay (4%). El 86% de la producción nacional se destina al mercado interno y el 14% restante va al mercado externo. Siendo, Siria el importador predominante (76%), seguida por Chile (14%), Líbano (4%), Estados Unidos (3%), España (2%), entre otros (1%). El 95% de las exportaciones corresponden a yerba mate elaborada, 4% a extractos, esencias y concentrados y 1% a yerba mate canchada (Ministerio de Hacienda, 2018). El hecho de que Siria sea el principal destino de las exportaciones se debe a la corriente inmigratoria que llegó a nuestro país a mediados del siglo XIX. Al regresar a su tierra de origen, muchos de los sirios se llevaron la tradición de beber mate difundiendo su utilización en aquel país. Según registros del Instituto Nacional de la Yerba Mate (INYM, 2016), la yerba mate está presente en el 98% de los hogares argentinos, donde se consumen 5,9 kg per cápita por año de yerba mate elaborada resultando la infusión más consumida, seguida por el té y el café.

En Argentina, el sector yerbatero ha sido uno de los pilares en el desarrollo de la provincia de Misiones y del noreste de Corrientes. La actividad yerbatera cuenta con 18.615 productores abarcando una superficie de 174.820 hectáreas, las cuales producen anualmente más de 810 millones de kilogramos de hoja verde, que en promedio se traducen en 267 millones de kg de yerba mate elaborada (INYM, 2020). El

cultivo de esta especie constituye una actividad de importancia en el desarrollo socio-económico de dichas provincias, siendo realizado por pequeños, medianos y grandes productores. La provincia de Corrientes cuenta con aproximadamente 644 productores, cuya unidad promedio de cultivo alcanza 33 hectáreas, contribuyendo con el 13% del total de la superficie plantada en el país. Mientras que, la provincia de Misiones cuenta con unos 17.971 productores yerbateros que en promedio cultivan 8 hectáreas, contribuyendo con aproximadamente el 87% del cultivo de yerba mate del país (INYM, 2016). Por otro lado, el promedio de cantidad de empleos en la cadena yerbatera fue de 19.811 durante el período 2006-2017, donde la mayor cantidad de puestos de trabajo (66%) fueron temporarios y vinculados a la cosecha de hoja verde. Luego se ubica el empleo en secaderos (23%), en molinos (7%) y los que trabajan de manera permanente en la etapa primaria (4%) (Ministerio de Hacienda, 2018).

1.3. Mejoramiento genético de la especie

La historia del mejoramiento de la yerba mate se compone de experiencias aisladas y sin continuidad (Scherer, 2001; Prat Kricun, 2013). En Argentina, el mejoramiento genético de esta especie se inició en la década del '70 a través de las investigaciones del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA). Posteriormente, se han iniciado programas de mejoramiento desde el sector privado, donde el único con datos documentados pertenece a la empresa yerbatera Pindo S.A (Scherer *et al.*, 2001) quienes incorporaron estudios de características asociadas a la calidad de los productos de la yerba mate, planteando el marco conceptual de morfotipo-ideotipo en el proceso de selección. Por su parte, a partir de la década del '90, Brasil consolidó tres programas de mejoramiento genético de yerba, uno de ellos dirigido por la Empresa de Pesquisa Agropecuária e Extensão Rural de Santa Catarina (EPAGRI) (Floss, 1997), otro por la Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA) (Resende *et al.*, 1995; Sturion y Resende, 1997) y el otro por la Universidad Federal de Mato Grosso (UFMT) (Costa *et al.*, 2005). De manera general, estos cuatro programas públicos de mejoramiento genético de la yerba mate se han focalizado sobre aspectos silviculturales tales como adaptación, producción de biomasa verde, resistencia a plagas y enfermedades, defoliación y tipo de ramificación o arquitectura (Resende *et al.*, 2000; Prat Kricun, 2013). Estos programas han basado su estrategia en la evaluación de procedencias y progenies de medios hermanos en diferentes ambientes, constituyendo así las poblaciones de mejoramiento genético para obtener cultivares a través de clones y semillas genéticamente superiores. En Brasil, trabajos como los de Cardozo Jr. *et al.*

(2010), Cansian *et al.* (2008) y Nakamura *et al.* (2009) enfatizan la valorización de la calidad del producto, evaluando caracteres como contenido de teobromina, cafeína, ácidos clorogénicos.

El programa de mejoramiento genético del INTA llevó a cabo trabajos de selección fenotípica en diferentes áreas de la región yerbatera del país (Belingheri y Prat Kricun, 1995; 1997). El proceso de mejora se inició a través del método de selección masal de individuos superiores en las plantaciones comerciales de la zona productora. La selección fenotípica fue realizada en función a caracteres agronómicos como rendimiento de material verde cosechable por planta, arquitectura de planta, caída de hoja y tolerancia a plagas y enfermedades. Con el material seleccionado, constituido por más de 300 genotipos, se establecieron a campo ensayos de progenies y clones. Las evaluaciones de estos ensayos permitieron que el INTA identifique e inscriba diferentes materiales en el Instituto Nacional de Semillas (INASE). Entre las inscripciones se pueden destacar 12 clones, tres progenies de cruzamiento dirigido y 3 huertos semilleros. Además, la Estación Experimental Agropecuaria (EEA) Cerro Azul del INTA cuenta con el único banco de germoplasma del género *Ilex* de Sudamérica, conformado por 257 accesiones de 11 especies, con ejemplares recolectados en Argentina, Brasil y Paraguay.

1.4. Modelos estadísticos para la evaluación genética

Desarrollar materiales genéticamente mejorados implica contar con una estrategia, teniendo como base principal el conocimiento de los parámetros genéticos de la población a mejorar (White, 1996). En tal sentido, la evaluación de ensayos de progenies permite estimar los parámetros genéticos de las características a mejorar, como así también predecir los valores de mejora de los progenitores y sus progenies. Los componentes de varianza-covarianza genéticos y ambientales que conllevan a la estimación de parámetros tales como la heredabilidad, correlaciones genéticas entre caracteres medidos sobre el mismo individuo y entre ensayos para un mismo carácter, son la base para formular estrategias de mejoramiento genético, y estimar las ganancias genéticas por la selección. Es importante estimar en forma precisa la magnitud y la proporción relativa de los componentes de variación genética de manera de entender el tipo de acción génica que controla el carácter de interés (Owino *et al.*, 1977). La varianza genética aditiva es la más importante para el mejorador, ya que proporciona una medida de cuanta variación puede ser utilizada a través de la recombinación y es causada por

los efectos acumulativos de los genes en todos los loci que determinan una característica. La heredabilidad es uno de los parámetros genéticos más importantes ya que juega un rol predictivo, que expresa la confiabilidad del valor fenotípico respecto del valor reproductivo (Falconer, 1974). Por otro lado, los valores fenotípicos de diferentes caracteres en el mismo individuo a menudo se encuentran correlacionados (Lynch y Walsh, 1998). De este modo, las diferentes correlaciones fenotípicas y genéticas son también parámetros muy importantes a la hora de establecer la estrategia de mejoramiento. Es fundamental su conocimiento, ya que son especialmente útiles cuando se quiere mejorar caracteres difíciles y costosos de medir pero que presentan altas correlaciones genéticas con otros más sencillos de evaluar y por ende de menor costo de medición.

Las estimaciones de los parámetros genéticos se realizan mediante modelos genéticos, en tal sentido, los modelos estadísticos para la evaluación genética fueron introducidos por Henderson (1963, 1973, 1984) y desde entonces fueron aplicados en todo el mundo en la evaluación de animales. En evaluaciones genéticas forestales, los modelos lineales mixtos (MM) comenzaron a ser comunes a mediados de los años 90 y en la actualidad se han convertido en una herramienta de aplicación estándar (Borralho, 1995; White, 1996; Cappa y Cantet, 2006). Históricamente, los mejoradores genéticos forestales han estimado componentes de varianza basados en formas cuadráticas, como las que resultan del análisis de varianza (ANOVA). Sin embargo, dado que las bases de datos suelen ser de gran tamaño y desbalanceadas, estos métodos cuadráticos sencillos basados en ANOVA rara vez producen resultados satisfactorios (Gianola *et al.*, 1990).

Actualmente, el método de máxima verosimilitud restringida (REML, Patterson y Thompson, 1971) es el enfoque más utilizado en la estimación de componentes de varianza en el mejoramiento de especies perennes (Borralho, 1995; Resende *et al.*, 1996; White *et al.*, 2007). Los MM, utilizan toda la información de parentesco y fenotípica contenida en los datos y permiten comparar los valores de mejora de árboles de diferentes poblaciones, generaciones y sitios (Borralho, 1995; White y Hodge, 1989). Con estos modelos se obtienen simultáneamente, funciones estimables de los efectos fijos BLUE (por sus siglas en Ingles "*Best linear unbiased estimator*") y funciones lineales insesgadas de mínima varianza de los efectos aleatorios conocidas como BLUP (por sus siglas en Ingles, "*Best linear unbiased predictor*"). La metodología de MM involucra dos etapas, primero se estiman los parámetros de dispersión y luego se predicen los valores genéticos. Una alternativa para controlar la heterogeneidad ambiental dentro de

ensayos genéticos, es la aplicación de MM con una estructura de covarianza residual autoregresiva de primer orden (AR1) para filas y columnas (Gilmour *et al.*, 1997). Esta metodología de análisis reporta una reducción consistente en la varianza residual, un aumento en la estimación de la heredabilidad y en la exactitud de la predicción de los valores de mejora (Costa e Silva *et al.*, 2001; Dutkowski *et al.*, 2002; 2006).

La metodología de MM (REML-BLUP), ha conducido a la maximización de las ganancias genéticas a través de la selección (Resende, 2000), siendo aplicada con éxito en el mejoramiento de yerba mate en los programas de mejora brasileros (Simeão *et al.*, 2002). Por el contrario, en Argentina el mejoramiento genético de yerba mate aún no ha adoptado la técnica de MM, continúa estimando las varianzas través de ANOVA, por ejemplo Scherer (2001), y además, realiza selecciones mediante los valores promedios de las parcelas (Prat Kricun, 2013) imposibilitando entre otras cosas la identificación y selección individual de genotipos basados en su valor de mejora genético.

Con el objetivo de contribuir al armado de una estrategia para el mejoramiento genético del Peso de Masa Foliar (*PMF*) en yerba mate, el presente trabajo de tesis utiliza modelos lineales mixtos de árbol individual para la estimación de parámetros genéticos tales como, varianza genética aditiva, heredabilidad, correlación genética aditiva y coeficiente de variación genético aditivo, como así también para predecir los valores de mejora de cada planta incluida en 10 ensayos de progenies de yerba mate establecidos por el INTA entre los años 1990 y 1996 en el centro de la provincia de Misiones, Argentina.

OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

Caracterizar la población de mejora de yerba mate del programa del INTA, constituida por diez ensayos de progenies, mediante el estudio del comportamiento genético del peso de masa foliar.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Estimar y comparar los componentes de varianza genéticos y ambientales para el carácter peso de masa foliar y caracteres de copa, utilizando un modelo mixto de árbol individual con una estructura de covarianza del error simple y otro con una estructura de primer orden autoregresiva para filas y columnas.
2. Estimar parámetros genéticos tales como heredabilidades, correlaciones genéticas aditivas entre años y entre caracteres dentro de ensayo, además del coeficiente de variación genético aditivo.
3. Analizar y comparar *rankings* genéticos individuales para los tres años de evaluación del peso de masa foliar, obtenidos del modelo mixto de árbol individual con mejor ajuste.
4. Establecer un *ranking* genético individual de la población de mejora disponible, para el carácter peso de masa foliar.
5. Identificar materiales que puedan ser utilizados por el programa de mejoramiento del INTA para producir semillas genéticamente superiores.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1. Materiales Genéticos

Actualmente, el programa de mejoramiento de yerba mate del INTA contiene 13 ensayos de progenies, 10 de ellos son de polinización abierta y los demás contienen familias de polinización controlada y clones. El material genético evaluado en el presente estudio corresponde a 241 familias implantadas en 10 ensayos de polinización abierta. De las cuales 239 selecciones provienen de plantaciones localizadas en el noreste argentino (Misiones y Corrientes). En Misiones, los materiales seleccionados proceden de las localidades de Cerro Azul, Candelaria, Cuartel Río Victoria, Campo Viera, Gobernador López, Montecarlo, Oberá, Puerto Esperanza, Puerto Mineral, San José y Santa Ana. Mientras que, en Corrientes las selecciones provienen de la localidad de Gobernador Virasoro. Además, la población evaluada contiene 2 selecciones del sur de Brasil (Estado de Paraná, municipio Guarapuava y Rio Grande do Sul, municipio Capão do Leão) (Tabla 1). Los 10 ensayos analizados no están conectados genéticamente, siendo la progenie de polinización abierta CA1/74 el único tratamiento común a todos los ensayos. Este material fue seleccionado en función a su rendimiento, posee una mediana susceptibilidad a las principales plagas del cultivo y se encuentra ampliamente distribuido entre los productores (Prat Kricun, 2013).

Tabla 1. Código de los ensayos y número de familias por procedencias.

Ensayos	ARGENTINA											BRASIL		
	CA	CD	CRV	CV	GL	MC	OB	PE	PM	SJ	SA	VI	GP	CL
YM36	8							17						
YM37	2		5			1		7				10		
YM42	1							22				13		
YM46	1		15	1				5				3		
YM47	7		6		11								1	
YM48	3						1		2			18		1
YM49	5											9		
YM59	2	13								10				
YM62	1	11								13				
YM63	2								1		1	21		

Nota: CA: Cerro Azul, CD: Candelaria, CRV: Cuartel Río Victoria, CV: Campo Viera, GL: Gobernador López, MC: Montecarlo, OB: Oberá, PE: Puerto Esperanza, PM: Puerto Mineral, SJ: San José, SA: Santa Ana, VI: Gobernador Virasoro-Corrientes, GP: Guarapuava, CL: Capão do Leão.

2.2. Caracterización de los ensayos

Los 10 ensayos evaluados fueron instalados entre los años 1990 y 1996 en el Campo Anexo Cuartel Río Victoria perteneciente a la Estación Experimental Agropecuaria Cerro Azul del INTA, localizado en San Vicente, Misiones (Figura 1). Todos los ensayos fueron instalados en suelos rojos profundos, de textura arcillosa, bien drenados, provenientes de tala rasa de pino.



Figura 1. Localización de los ensayos de yerba mate en el Campo Anexo Cuartel Río Victoria, San Vicente, Misiones.

Los ensayos fueron implantados bajo un diseño de bloques completos al azar con 3 repeticiones y parcelas de 10 plantas en línea. En 8 ensayos el distanciamiento entre plantas fue de 3 m × 1,5 m (2.220 pl.ha⁻¹), mientras que en los restantes (2 ensayos) el distanciamiento fue de 2,5 m × 1,5 m (4.000 pl.ha⁻¹). La descripción de cada ensayo se detalla en la Tabla 2.

Tabla 2. Código de los ensayos, número de familias, sobrevivencia porcentual, fecha y distanciamiento de plantación de los 10 ensayos evaluados.

Ensayos	Familias	Sobrevivencia (%)	Plantación	Distanciamiento (m)
YM36	25	94,4	11/07/1990	3 × 1,5
YM37	25	95,5	01/08/1990	3 × 1,5
YM42	36	95,3	07/08/1992	3 × 1,5
YM46	25	96,4	07/06/1993	3 × 1,5
YM47	25	94,8	15/06/1993	3 × 1,5

YM48	25	97,2	21/06/1993	3 × 1,5
YM49	14	98,6	28/06/1993	3 × 1,5
YM59	25	81,4	03/08/1995	3 × 1,5
YM62	25	62,6	20/08/1996	2,5 × 1,5
YM63	25	60,6	20/08/1996	2,5 × 1,5

Nota: la sobrevivencia se calculó al momento de las evaluaciones fenotípicas realizadas en el presente estudio.

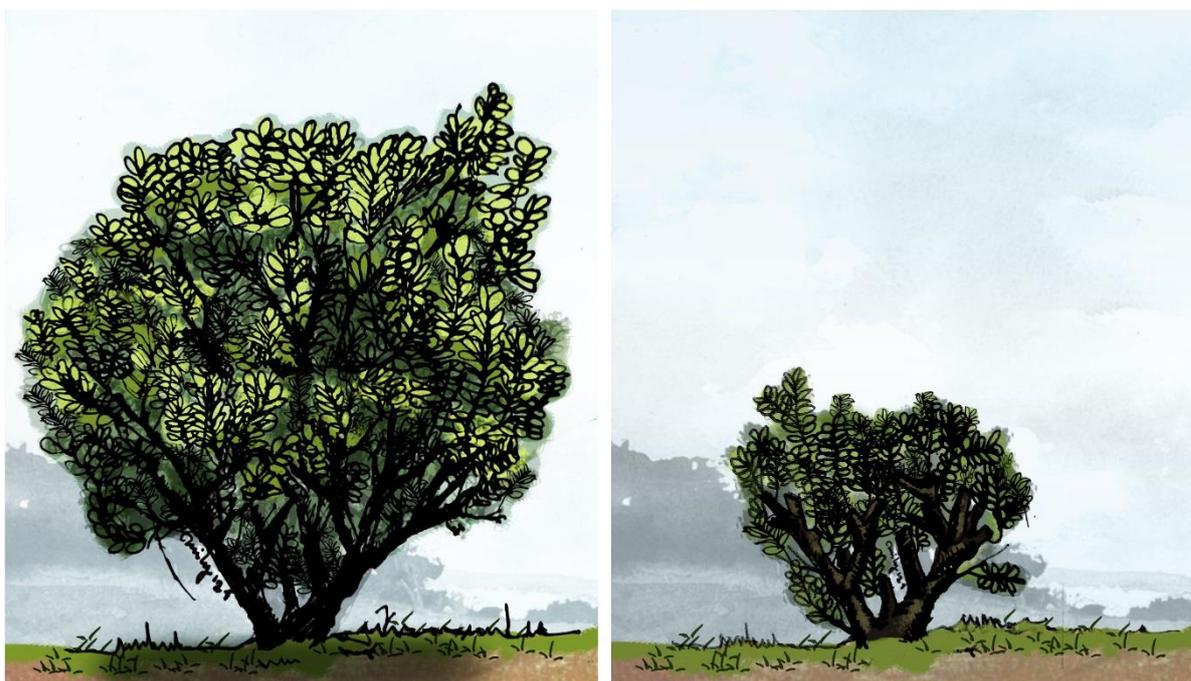
Durante el período de evaluación fenotípica de los ensayos se registraron variaciones en las precipitaciones anuales promedio. El año 2017 fue un año con precipitaciones abundantes, registrándose un promedio de 2.707 mm, superior a la media histórica de la provincia de 1.998 mm anuales. Contrariamente, los años 2018 y 2019 fueron similares a la media histórica, con un promedio de 1.846 mm en 2018 y 1.896 mm en 2019. En cuanto a las temperaturas promedios fueron muy similares en los años de evaluación, con valores promedios entre 20,1°C y 21,3°C.

2.3. Caracteres Evaluados

El **peso de masa foliar (PMF)**, fue evaluado en cada planta de los 10 ensayos estudiados, mientras que, la **altura de copa (AC)** y **diámetro de copa (DC)** fueron evaluadas en los 3 ensayos con mayor sobrevivencia y con igual cantidad de familias (ensayos *YM37*, *YM46* y *YM48*). De la misma manera, se registró el sexo de las plantas de todos los ensayos evaluados en la floración de 2019. El carácter *PMF* fue registrado en kilogramos de hoja verde por planta (kg.pl^{-1}) durante tres años consecutivos (2017, 2018 y 2019), dando origen a las variables *PMF17*, *PMF18* y *PMF19*. Este es el número mínimo de cosechas necesarias para seleccionar con un alto nivel de eficiencia, alrededor del 80% (Sturion y Resende, 2011). Para ello, se utilizó el sistema de cosecha de rama madura (Burtnik, 2003), el cual consiste en el corte de ramas dominantes de crecimiento vertical de más de 2,5 cm de diámetro, denominadas ramas banderas. Las mismas, presentan una coloración de corteza grisácea y se considera que poseen una mayor madurez fisiológica. Estas ramas son las de mayor aporte de material de cosecha y cuyo grado de lignificación y dureza implican el uso de herramientas de corte adecuadas (tijeras y serruchos). Sobre las ramas de crecimiento vertical de menor diámetro y corteza verdosa, conocidas como banderillas, se realizó un corte del tercio superior, de esta manera se aprovechó la mayor proporción de hojas y ramas finas que son permitidas en industria para el acopio. Las ramas finas son las que originarán las ramas banderas en la campaña siguiente. Además, se realizó una extracción manual de

las ramas juveniles dominadas en el interior de la copa de la planta (procedimiento llamado “viruteo”), con lo que se terminó cosechando aproximadamente un 70 a 75% de la copa en cada individuo (Figura 2). Posteriormente, el material cosechado se colocó sobre lonas de polipropileno de 2 m × 2 m (ponchadas) y se procedió al quebrado, que consistió en acondicionar el material en porciones más pequeñas. Luego, las ponchadas se ataron en sus cuatro extremos, para así establecer y registrar el peso de ramas-hojas que se cosecharon de cada planta.

Figura 2. Esquema de una planta antes de ser cosechada (izquierda) y luego de la cosecha (derecha).



La selección de árboles de yerba mate, según la producción de masa foliar, es extremadamente laboriosa (Sturion y Resende, 2010; Santin *et al.*, 2015; Wendling *et al.*, 2016). Consecuentemente, evaluar caracteres que insuman menos tiempo de medición a campo y que presenten altas correlaciones genéticas con el *PMF*, puede ser una alternativa para el mejoramiento de la especie y en consecuencia reducir los gastos generados por la actividad. En tal sentido, dado que no existen modelos regionales de predicción del peso de masa foliar en función de las dimensiones de la planta, en el año 2019, antes de la temporada de cosecha, se midieron la altura de copa (AC), el diámetro de copa (DC) y se calculó el volumen de la copa (VC) de todas las plantas pertenecientes a 3 ensayos de los 10 estudiados (*YM37*, *YM46* y *YM48*). Como se mencionó al principio de esta sección, los tres ensayos seleccionados para realizar estas evaluaciones fueron aquellos que contaban con un menor porcentaje de fallas e

igual cantidad de familias. La altura de copa (AC , m) se midió con vara graduada y se obtuvo registrando la altura total de planta y altura de ramificación del tronco, para así obtener por diferencia el largo o altura de copa verde. El diámetro de la copa (DC , m) se midió con cinta métrica y fue estimado mediante el promedio de dos mediciones, la primera realizada en el sentido de la línea de plantación y la segunda perpendicular a ésta (Figura 3). El volumen de la copa (VC , m^3) fue obtenido mediante la fórmula:

$$VC (m^3) = \frac{\pi DC^2 AC}{12}$$

dónde DC y AC corresponden, respectivamente, al diámetro y altura de copa (Sturion *et al.*, 1999; Rosse y Fernandes, 2002).

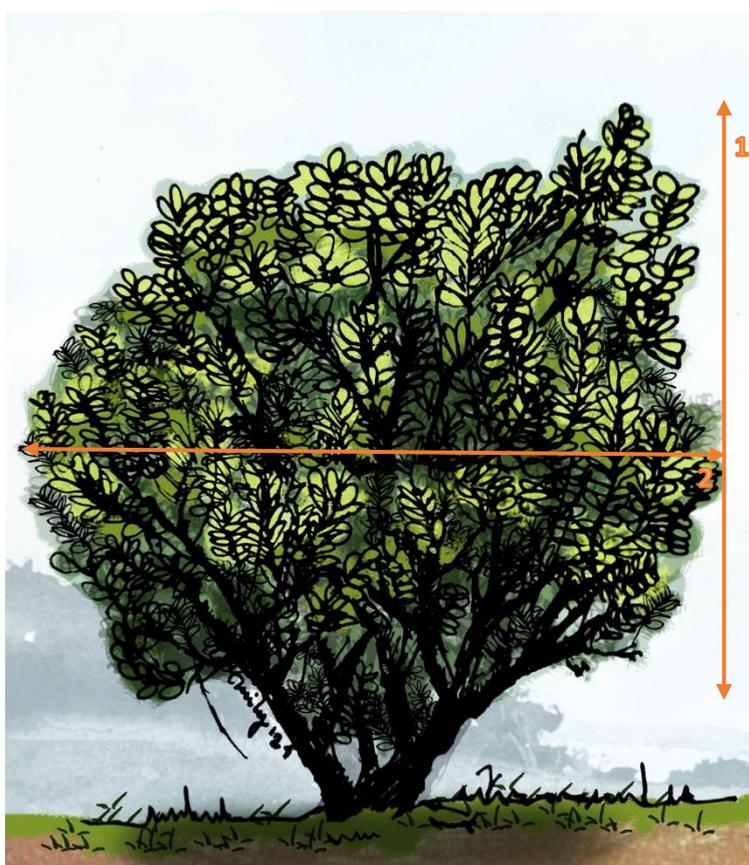


Figura 3. Esquema de medición altura (1) y diámetro (2) de copa.

2.4. Análisis Estadístico

Previo al análisis estadístico, se realizó una preparación y edición de las bases de datos y archivos de parentesco. En cuanto al carácter *PMF*, a cada registro del peso de ramas-hojas que se cosechó por planta se le descontó el peso de la ponchada (lonas

de polipropileno descritas en la sección de caracteres evaluados). Posteriormente, se chequearon inconsistencias en las bases de datos (por ejemplo, detectar valores atípicos, errores en el armado de las mismas, etc.). Debido a que el análisis espacial necesita contar con la ubicación espacial de cada individuo, para cada ensayo se creó un eje de coordenadas que permitió ubicar a cada planta en una fila y columna específica. Luego, se realizaron análisis tendientes a comprobar los supuestos de normalidad de los caracteres bajo análisis. Estos análisis fueron realizados usando el test de Shapiro-Wilk y estadística descriptiva con el software R versión 3.4.4 (R Core Team, 2019). También, se observaron los valores de curtosis, asimetría, y de semejanza entre la media, mediana y moda.

Una vez finalizada la etapa de control de datos, se calcularon las medias y desvíos estándares de cada uno de los caracteres en los diferentes ensayos y para todos los años de evaluación. Además, para cada ensayo se estimaron las correlaciones fenotípicas entre caracteres y entre las diferentes mediciones (años) del mismo carácter. Las correlaciones de Pearson, junto a su significancia estadística fueron obtenidas utilizando el paquete base *cor.test* del software R versión 3.4.4 (R Core Team, 2019). Finalmente, en un análisis preliminar, se detectó que la variante sexo no era estadísticamente significativa ($p > 0,05$), por lo tanto, no fue incluido en los análisis genéticos.

El análisis genético estadístico se realizó en dos etapas. Primero, cada carácter fue analizado individualmente dentro de cada ensayo para estimar los parámetros genéticos de *PMF*, *AC*, *DC* y *VC*, es decir, un análisis univariado. En segundo lugar, las covarianzas entre el *PMF* medido en el mismo individuo en diferentes años y entre pares de caracteres medidos en el mismo individuo a la misma edad fueron estimadas mediante un análisis bivariado.

2.4.1. Análisis univariado

El modelo mixto más utilizado en mejoramiento de árboles es el modelo de árbol individual para un solo carácter. Es denominado “modelo de árbol”, dado que se obtiene un valor de mejora por cada individuo. “Un solo carácter” (es decir, univariado) significa que cada árbol posee sólo la observación de una característica o bien que los distintos caracteres se analizan de a uno en forma separada e independiente. La expresión matricial del modelo mixto de árbol individual (modelo estándar) para los diferentes caracteres dentro de cada uno de los ensayos, presenta la siguiente forma:

$$\mathbf{y} = \mathbf{X}\boldsymbol{\beta} + \mathbf{Z}_a\mathbf{a} + \mathbf{Z}_p\mathbf{p} + \mathbf{e} \quad [1]$$

donde \mathbf{y} es el vector de observaciones individuales, $\boldsymbol{\beta}$ es el vector de efectos fijos asociados a \mathbf{y} por la matriz de incidencia \mathbf{X} la cual contiene los efectos fijos de réplica y procedencias. El vector aleatorio \mathbf{a} contiene los efectos genéticos aditivos (valores de mejora) de los árboles individuales y está relacionado a \mathbf{y} mediante la matriz de incidencia \mathbf{Z}_a . La esperanza de \mathbf{a} es $\mathbf{0}$, y la matriz de covarianza genética $\mathbf{G} = \mathbf{A} \hat{\sigma}_a^2$ donde \mathbf{A} es la matriz que contiene las relaciones aditivas (Henderson, 1984) entre los árboles, en este caso, madres sin datos fenotípicos, más las progenies con datos en el vector \mathbf{y} , siendo $\hat{\sigma}_a^2$ la varianza genética aditiva. El vector aleatorio \mathbf{p} contiene los efectos de parcela relacionados a \mathbf{y} mediante la matriz de incidencia \mathbf{Z}_p . La esperanza de \mathbf{p} es $\mathbf{0}$ con matriz de covarianza $\mathbf{I}\hat{\sigma}_p^2$, donde $\hat{\sigma}_p^2$ es la varianza de la parcela e \mathbf{I} es la matriz identidad. Finalmente, para el modelo estándar, el vector \mathbf{e} incluye los efectos aleatorios residuales con $\mathbf{e} \sim N(0, \mathbf{I}\hat{\sigma}_e^2)$, donde $\hat{\sigma}_e^2$ es la varianza residual.

En el caso del modelo mixto de árbol individual espacial, la única diferencia con el modelo mixto de árbol individual estándar [1], se da en la matriz de covarianzas de los residuales \mathbf{R} . En este caso, el vector de residuales se divide en dos estructuras de correlación ($\xi + \eta$), donde ξ se refiere a los residuales correlacionados espacialmente y η a los residuales aleatorios independientes. La estructura de covarianza de los residuales correlacionados espacialmente (ξ), fue especificada utilizando un proceso autorregresivo de primer orden para filas (fil) y columnas (col). Por lo tanto, la estructura final de la matriz de residuales \mathbf{R} para el modelo espacial es: $\mathbf{R} = \hat{\sigma}_\xi^2 [\text{AR1}(\rho_{\text{col}}) \otimes \text{AR1}(\rho_{\text{fil}})] + \mathbf{I}_\eta \hat{\sigma}_\eta^2$, donde $\hat{\sigma}_\xi^2$ es la varianza residual espacial, $\hat{\sigma}_\eta^2$ es la varianza residual independiente (o ruido blanco), y $\text{AR1}(\rho)$ representa la estructura autorregresiva de primer orden, siendo (ρ) los coeficientes de correlación espacial para filas (ρ_{fil}) y columnas (ρ_{col}). Para coordenadas espaciales ordenadas de tamaño n , la estructura autorregresiva tiene la siguiente forma (Dutkowski *et al.*, 2002):

$$\text{AR1}(\rho) = \begin{bmatrix} 1 & \rho & \rho^2 & \dots & \rho^n \\ \rho & 1 & \rho & \dots & \vdots \\ \rho^2 & \rho & 1 & \dots & \vdots \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ \rho^n & \dots & \dots & \dots & 1 \end{bmatrix}$$

El signo y la magnitud de ρ_{fil} y ρ_{col} pueden ser utilizados como una herramienta de diagnóstico para evaluar la presencia de heterogeneidad ambiental y de efectos de competencia a nivel de los residuales.

Los parámetros de dispersión de los efectos aleatorios en el modelo mixto [1] y su variante espacial fueron estimados por el método de máxima verosimilitud restringida (REML; Patterson y Thompson, 1971), usando el algoritmo del promedio entre la información esperada y la observada ("Average information", AI, Gilmour *et al.*, 1995) con software R versión 3.4.4 (R Core Team, 2019), paquete estadístico *breedR* (Muñoz y Sanchez, 2017).

La significancia estadística de las varianzas fue evaluada mediante la prueba de razón de verosimilitud (LRT; Stram y Lee, 1994), la cual compara el doble de la diferencia de los logaritmos de la verosimilitud (LogL) con un valor tabulado de la distribución Chi cuadrado. En este caso se utilizó una distribución Chi cuadrado a una cola y con un grado de libertad.

Se realizó un test a una cola en aquellos casos en los que el valor verdadero del parámetro puede estar en los límites del espacio paramétrico, es decir, para los parámetros cuyo valor límite es cero (Stram y Lee, 1994) de lo contrario se utilizó una prueba a dos colas. El mismo test fue usado para comparar el modelo estándar con el modelo espacial, pero en ese caso con 3 grados de libertad, correspondientes a la diferencia en la cantidad de parámetros estimados por el modelo estándar respecto al espacial (es decir, la varianza residual correlacionada espacialmente y los coeficientes de correlación para filas y columnas).

Un aspecto importante en el mejoramiento genético es examinar el posible cambio en el *ranking* de los candidatos, que en este caso pudiera ocurrir por la utilización de dos modelos diferentes (estándar y espacial). En tal sentido, se calcularon las correlaciones de Spearman entre los *rankings* genéticos de los modelos estándar y espacial para un mismo ensayo para todos los caracteres en estudio.

La heredabilidad determina el grado de parecido entre parientes y expresa la confiabilidad del valor fenotípico como indicativo del valor reproductivo, es decir, el grado de correspondencia entre los valores fenotípicos y los valores reproductivos. Siendo el valor reproductivo, la suma de los efectos promedios de todos los pares de alelos de todos genes relevantes que la madre/padre pueden pasar a su progenie. La heredabilidad no es una propiedad del carácter únicamente, también lo es de la población y de las circunstancias ambientales a las que están sujetas los individuos

(Falconer, 1974). Las condiciones necesarias para mejorar una determinada característica es que sea variable y heredable. Cuanto mayor sea la variabilidad genética y la heredabilidad del carácter, mayor será la ganancia lograda a través de la selección.

La heredabilidad individual dentro de ensayo (\hat{h}^2) fue estimada de acuerdo a la siguiente expresión:

$$\hat{h}^2 = \frac{\hat{\sigma}_a^2}{\hat{\sigma}_a^2 + \hat{\sigma}_e^2}$$

donde $\hat{\sigma}_a^2$ es la estimación de la varianza genética aditiva y $\hat{\sigma}_e^2$ es la estimación varianza de la residual.

En el caso del modelo espacial, para el cálculo de las heredabilidades, se utilizó la estimación de la varianza residual independiente $\hat{\sigma}_\eta^2$ en lugar de $\hat{\sigma}_e^2$. Los errores estándares aproximados de las heredabilidades fueron obtenidos por el “método delta”. Esta aproximación asintótica se basa en la expansión de Taylor (Lynch y Walsh, 1998) y fuerza los límites de confianza a que sean simétricos.

La heredabilidad no es un parámetro adecuado para fines comparativos entre caracteres cuantitativos, ya que solo relaciona la varianza genética y la fenotípica, y ésta a su vez contiene a la primera y a otros componentes de varianza que pueden correlacionarse con la varianza aditiva (Hansen *et al.*, 2011). La capacidad de las poblaciones para responder a la selección depende, entre otras, del nivel de variación genética aditiva que subyace en la expresión del carácter. En consecuencia, una práctica común en los estudios de genética cuantitativa es obtener medidas estandarizadas que permitan comparaciones entre caracteres y cuantificar la magnitud de la variación genética aditiva (Rovaris *et al.*, 2011). En tal sentido, Houle (1992) propuso un estadístico adimensional, denominado coeficiente de variación genético aditivo, apropiado para tales propósitos. Dicho coeficiente, relaciona la raíz cuadrada de la varianza genética aditiva con la media fenotípica del carácter en cuestión, permitiendo comparar diferentes características o la misma característica a diferentes edades evitando efectos de escala. Sin embargo, a diferencia de la heredabilidad, este coeficiente no tiene una interpretación biológica simple (Lynch y Walsh, 1998). El coeficiente de variación genético aditivo (\widehat{CV}_a) fue calculado como el porcentaje entre la desviación genética aditiva estándar ($\hat{\sigma}_a$), y la media fenotípica de la población (\bar{x}):

$$\widehat{CV}_a = \frac{\hat{\sigma}_a}{\bar{x}} \times 100$$

2.4.2. Análisis Bivariado

La magnitud de las correlaciones genéticas entre caracteres puede ser estimada utilizando modelos lineales mixtos multivariados (Henderson *et al.*, 1963). Una de las principales ventajas de estos modelos es que hay un incremento adicional en la exactitud de la estimación, como resultado de una mejor conexión entre los datos por un aumento en la cantidad de información al considerar las asociaciones genéticas y la covarianza residual entre caracteres (Pollak *et al.*, 1984; Schaeffer, 1984; Thompson y Meyer, 1986). En tal sentido, se realizaron análisis bivariados, es decir, para pares de caracteres dentro de ensayos y entre el mismo carácter medido sobre el mismo individuo en diferentes años.

Las covarianzas genéticas entre pares de caracteres evaluados en el mismo ensayo a la misma edad: Peso Masa Foliar (*PMF*), Altura de Copa (*AC*), Diámetro de Copa (*DC*), Volumen de Copa (*VC*), y entre el mismo carácter evaluado en años diferentes 2017-2018, 2017-2019 y 2018-2019 fueron estimadas utilizando el siguiente modelo mixto de árbol individual bivariado [2]:

$$\begin{bmatrix} \mathbf{y}_1 \\ \mathbf{y}_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{X}_1 & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{X}_2 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \boldsymbol{\beta}_1 \\ \boldsymbol{\beta}_2 \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} \mathbf{Z}_{a_1} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{Z}_{a_2} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \mathbf{a}_1 \\ \mathbf{a}_2 \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} \mathbf{Z}_{p_1} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{Z}_{p_2} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \mathbf{p}_1 \\ \mathbf{p}_2 \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} \mathbf{e}_1 \\ \mathbf{e}_2 \end{bmatrix} \quad [2]$$

donde \mathbf{y}_1 como \mathbf{y}_2 son, respectivamente, los vectores de las observaciones individuales de cada árbol, para los caracteres o años 1 y 2. Las matrices $\mathbf{X}_1 \oplus \mathbf{X}_2$, $\mathbf{Z}_{a_1} \oplus \mathbf{Z}_{a_2}$ y $\mathbf{Z}_{p_1} \oplus \mathbf{Z}_{p_2}$ relacionan las observaciones con los efectos fijos en $[\boldsymbol{\beta}'_1 | \boldsymbol{\beta}'_2]$, efectos aleatorios de los valores de mejora de los individuos en $[\mathbf{a}'_1 | \mathbf{a}'_2]$, y con los efectos aleatorios de parcela $[\mathbf{p}'_1 | \mathbf{p}'_2]$, respectivamente. El vector $[\mathbf{e}'_1 | \mathbf{e}'_2]$ es el vector de residuales. Los símbolos \oplus y ' indican la suma directa de matrices y la operación transpuesta, respectivamente. La esperanza y la matriz de covarianza para los efectos individuales son iguales a:

$$E \begin{bmatrix} \mathbf{a}_1 \\ \mathbf{a}_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{0} \\ \mathbf{0} \end{bmatrix}, \quad \text{Var} \begin{bmatrix} \mathbf{a}_1 \\ \mathbf{a}_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \hat{\sigma}_{a_{1,1}}^2 \mathbf{A} & \hat{\sigma}_{a_{1,2}} \mathbf{A} \\ \hat{\sigma}_{a_{2,1}} \mathbf{A} & \hat{\sigma}_{a_{2,2}}^2 \mathbf{A} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \hat{\sigma}_{a_{1,1}}^2 & \hat{\sigma}_{a_{1,2}} \\ \hat{\sigma}_{a_{2,1}} & \hat{\sigma}_{a_{2,2}}^2 \end{bmatrix} \otimes \mathbf{A} = \mathbf{G}_0 \otimes \mathbf{A} \quad [2.1]$$

donde, $\hat{\sigma}_{a_{1,1}}^2$ y $\hat{\sigma}_{a_{2,2}}^2$ son las varianzas aditivas para los caracteres o años 1 y 2, respectivamente, $\hat{\sigma}_{a_{1,2}}$ es la covarianza genética aditiva entre caracteres o años 1 y 2, mientras que \mathbf{A} es la matriz de relaciones genéticas aditivas. El símbolo \otimes indica el producto Kronecker de matrices. La esperanza y la matriz de covarianza para los efectos de parcela son iguales a:

$$E \begin{bmatrix} \mathbf{p}_1 \\ \mathbf{p}_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \end{bmatrix}, \text{Var} \begin{bmatrix} \mathbf{p}_1 \\ \mathbf{p}_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \hat{\sigma}_{p_{1,1}}^2 \mathbf{I} & 0 \\ 0 & \hat{\sigma}_{p_{2,2}}^2 \mathbf{I} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \hat{\sigma}_{p_{1,1}}^2 & 0 \\ 0 & \hat{\sigma}_{p_{2,2}}^2 \end{bmatrix} \otimes \mathbf{I} = \mathbf{P} \otimes \mathbf{I} \quad [2.2]$$

donde, $\hat{\sigma}_{p_{1,1}}^2$ y $\hat{\sigma}_{p_{2,2}}^2$ son las varianzas de los efectos de parcela para los caracteres o años 1 y 2, mientras \mathbf{I} es la matriz identidad.

Finalmente, el valor esperado y la matriz de covarianza de los residuales son iguales a:

$$E \begin{bmatrix} \mathbf{e}_1 \\ \mathbf{e}_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \end{bmatrix}, \text{Var} \begin{bmatrix} \mathbf{e}_1 \\ \mathbf{e}_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \hat{\sigma}_{e_{1,1}}^2 \mathbf{I} & \hat{\sigma}_{e_{1,2}} \mathbf{I} \\ \hat{\sigma}_{e_{2,1}} \mathbf{I} & \hat{\sigma}_{e_{2,2}}^2 \mathbf{I} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \hat{\sigma}_{e_{1,1}}^2 & \hat{\sigma}_{e_{1,2}} \\ \hat{\sigma}_{e_{2,1}} & \hat{\sigma}_{e_{2,2}}^2 \end{bmatrix} \otimes \mathbf{I} = \mathbf{R}_0 \otimes \mathbf{I} \quad [2.3]$$

donde, las varianzas residuales para los caracteres o años 1 y 2 son $\hat{\sigma}_{e_{1,1}}^2$ y $\hat{\sigma}_{e_{2,2}}^2$, respectivamente, y $\hat{\sigma}_{e_{1,2}}$ es la covarianza residual entre los dos caracteres o años medidos en un mismo ensayo.

Los análisis espaciales bivariados se realizaron siguiendo un enfoque de dos etapas (Ye y Jayawickrama, 2008; de la Mata y Zas, 2010; Cappa *et al.*, 2012; Belaber *et al.*, 2019). En la primera etapa, se obtuvieron datos ajustados espacialmente (*de-trended data*, por sus siglas en Inglés) para cada carácter dentro de cada ensayo, restando de los datos fenotípicos el residual correlacionado espacialmente, que ha sido estimado con el modelo espacial univariado descrito en la sección 2.4.1 En la segunda etapa, los *de-trended data* se analizaron utilizando el modelo estándar [2] y suponiendo una estructura de covarianza residual [2.3].

Las covarianzas genéticas aditivas y sus respectivos errores estándares fueron estimadas mediante el software R versión 3.4.4 (R Core Team, 2019), paquete *breedR* (Muñoz y Sanchez, 2017). De esta manera, las correlaciones genéticas aditivas (\hat{r}_a) entre caracteres dentro de ensayo, y entre el mismo carácter medido en diferentes años se estimaron con la siguiente ecuación:

$$\hat{r}_a = \frac{\hat{\sigma}_{a_{1,2}}}{\sqrt{\hat{\sigma}_{a_1}^2 \times \hat{\sigma}_{a_2}^2}} \quad [2.4]$$

donde $\hat{\sigma}_{a_{1,2}}$ corresponde a la covariancia genética aditiva estimada, y $\hat{\sigma}_{a_1}^2$ y $\hat{\sigma}_{a_2}^2$ a las estimaciones de las varianzas aditivas de los caracteres 1 y 2, respectivamente.

Las significancias estadísticas respecto de cero de las correlaciones genéticas fueron evaluadas mediante la prueba de razón de verosimilitud (LRT; Stram y Lee, 1994), como fue explicado anteriormente en la sección 2.4.1, compara el doble de la diferencia de los logaritmos de la verosimilitud (LogL) con un valor tabulado de la distribución Chi cuadrado. En este caso se utilizó una distribución Chi cuadrado a dos colas y con un grado de libertad, dado este último por la diferencia entre el número de parámetros del modelo general y del modelo restringido (Costa e Silva *et al.*, 2005 y Gilmour *et al.*, 2009, Belaber *et al.*, 2021).

2.5. Estimación de los valores de mejora y selección

La estimación de los valores de mejora para el carácter *PMF*, de mayor importancia para el programa de mejoramiento, se obtuvieron mediante el mejor estimador lineal insesgado (BLUE, por sus siglas en inglés) del efecto de procedencia y el mejor predictor lineal insesgado (BLUP, por sus siglas en inglés), según el modelo mixto de árbol individual espacial [1]. De esta manera, el valor genético aditivo total de cada individuo corresponde a la suma del valor genético de su procedencia (BLUE) más su valor de mejora (BLUP). Obteniéndose, un *ranking* por ensayo para el carácter *PMF* basado en el valor genético aditivo total de cada individuo.

Debido a la imposibilidad de generar un *ranking* único por la falta de conexión genética entre los ensayos y considerando diferentes aspectos de las estrategias de mejoramiento (a largo y corto plazo), se aplicaron las siguientes intensidades de selección 10%, 5% y 1% de los individuos superiores de acuerdo al *ranking* conformado para cada ensayo. Cada uno de los porcentajes descritos equivale a un número diferente de individuos seleccionados por ensayo, teniendo en cuenta el porcentaje de sobrevivencia calculado al momento de las evaluaciones fenotípicas (Tabla 2). Como fue descrito anteriormente en la sección 2.2, los ensayos utilizados en este estudio fueron implantados entre los años 1990 y 1996, teniendo diferentes edades al momento de evaluación, y dos de ellos poseen diferentes densidades de plantación. Por lo tanto, las ganancias genéticas obtenidas de la selección en cada ensayo, se calcularon considerando como línea base a la media de la progenie testigo en cada ensayo.

Las ganancias genéticas del Peso de Masa Foliar se obtuvieron promediando directamente las estimaciones de los valores de mejora (White y Hodge, 1989) con la siguiente expresión:

$$GGPMF_i = \frac{\bar{x}_{sel}}{\bar{x}_{Lb}} \times 100$$

dónde $GGPMF_i$ es la ganancia genética en Peso de Masa Foliar expresada en porcentaje respecto a la progenie testigo CA1/74, \bar{x}_{sel} es el promedio de los valores de mejora de los árboles seleccionados, y \bar{x}_{Lb} es la línea base de selección (valor fenotípico promedio del testigo en el ensayo).

3. RESULTADOS

3.1. Estimación de medias fenotípicas

En general, el carácter *PMF* medido en diferentes años presentó distribuciones normales. Se observaron diferencias significativas ($p < 0,01$) entre las medias fenotípicas de los distintos ensayos para el carácter *PMF*. En la Figura 4 y Tabla I del Anexo se presentan las medias fenotípicas para el carácter *PMF* por ensayo medido durante tres años consecutivos. En el año 2017, el promedio general para el carácter *PMF* a través de los 10 ensayos fue de 6,7 kg.pl⁻¹. En dicho año, el ensayo que presentó el mayor promedio de peso de masa foliar por individuo fue el *YM49* (8,05 kg.pl⁻¹) mientras que, el que presentó el menor promedio fue el *YM42* (5,92 kg.pl⁻¹), con una diferencia del 26,5% entre ambos ensayos. En 2018, el promedio general para el carácter *PMF* a través de los 10 ensayos fue de 7,05 kg.pl⁻¹, presentando el mayor peso promedio de masa foliar el ensayo *YM62* (9,85 kg.pl⁻¹) y el menor el ensayo *YM42* (4,99 kg.pl⁻¹), con una diferencia del 49,3% entre ambos. Para el año 2019, el promedio general del carácter *PMF* a través de los 10 ensayos evaluados alcanzó 7,04 kg.pl⁻¹, presentándose el mayor valor medio de peso de masa foliar en el ensayo *YM49* (8,02 kg.pl⁻¹) mientras que el menor valor se observó en el ensayo *YM59* (6,18 kg.pl⁻¹), siendo en promedio, 22,9% inferior el *PMF* en el ensayo *YM59* respecto al ensayo *YM49*.

Los ensayos que presentaron mayores valores promedios de peso de masa foliar a través de los tres años de evaluación fueron el *YM49* (7,86 kg.pl⁻¹) y el *YM63* (7,76 kg.pl⁻¹). Mientras que, los ensayos con menor producción a través de los 3 años de cosecha fueron el *YM42* con un promedio de 5,96 kg.pl⁻¹ y el *YM48* cuya promedio fue de 6,29 kg.pl⁻¹. Siendo, 24,2% la diferencia porcentual entre el ensayo más productivo (*YM49*) y el menos productivo (*YM42*). Los ensayos que presentaron mayores diferencias entre los años de cosecha fueron el *YM62*, cuya mayor diferencia se dio entre *PMF17* y *PMF18* (36,1%), y el ensayo *YM63* donde la mayor diferencia fue también entre *PMF17* y *PMF18* (27,1%). Mientras que, los demás ensayos presentaron menores diferencias a través de los años de cosecha. Siendo, los ensayos más estables el *YM36* cuya mayor diferencia a través de los tres años fue de 2,8% manifestada entre el *PMF18* y *PMF19*, y el ensayo *YM49* cuya mayor diferencia fue de 6,8% entre el carácter *PMF17* y *PMF18*.

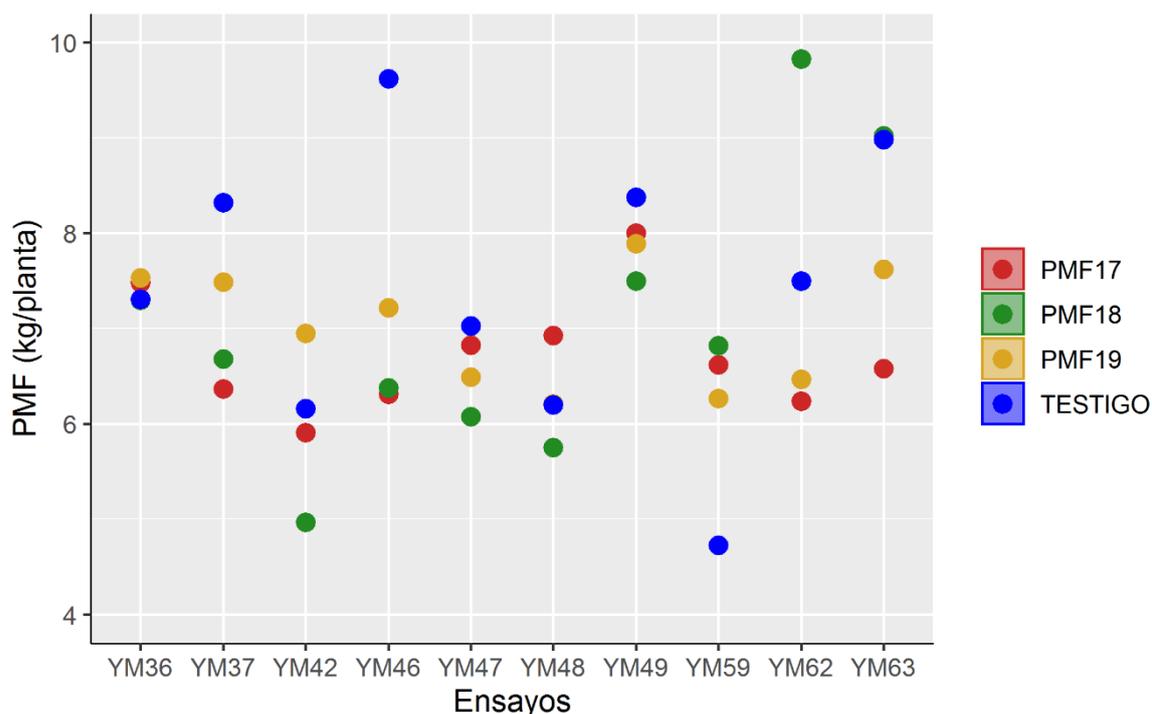


Figura 4. Medias fenotípicas por ensayo, para el carácter Peso de Masa Foliar evaluado en 2017 (*PMF17*), 2018 (*PMF18*), 2019 (*PMF19*) y para el testigo *CA1/74*.

Los caracteres altura de copa (*AC*), diámetro de copa (*DC*) y volumen de copa (*VC*) medidos en los ensayos *YM37*, *YM46* y *YM48* durante el año 2019, presentaron distribuciones normales. Se observaron diferencias estadísticas significativas ($p < 0,01$) entre las medias fenotípicas de los distintos ensayos para los caracteres de copa, excepto para el carácter *AC* donde las diferencias no fueron significativas ($p > 0,10$). El carácter *AC* presentó un promedio general de 2,88 m, el carácter *DC* un promedio de 2,62 m y el carácter *VC* un promedio de 0,64 m³ (Figura 5, Tabla I del Anexo). Siendo el ensayo *YM48* el que presentó los mayores valores de *AC* (2,91 m), *DC* (2,78 m) y *VC* (0,68 m³).

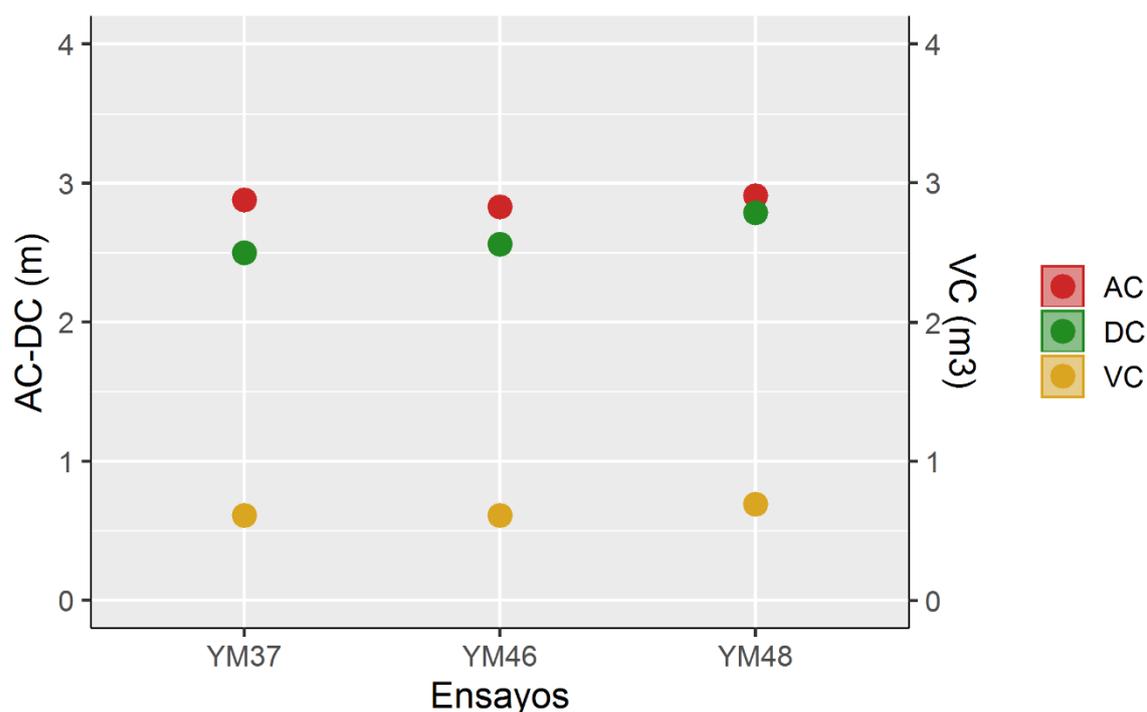


Figura 5. Medias fenotípicas por ensayo, para los caracteres de copa: Altura de copa (AC), Diámetro de Copa (DC) y Volumen de Copa (VC) evaluados en 2019.

3.2. Estimación de correlaciones fenotípicas

La Tabla 3, muestra las correlaciones fenotípicas estimadas, entre los diferentes años de evaluación del carácter *PMF* en cada uno de los 10 ensayos, entre los caracteres de copa medidos en el año 2019 en los ensayos *YM37*, *YM46* y *YM48*, y entre el carácter *PMF19* y los caracteres de copa. Las correlaciones fenotípicas entre los caracteres *PMF17*, *PMF18* y *PMF19* fueron significativas respecto de cero, positivas, y en general mayores a 0,70. Excepto para la correlación entre los caracteres *PMF17-PMF18* en los ensayos *YM42*, *YM62* y *YM63*, y entre los caracteres *PMF17-PMF19* en los ensayos *YM42*, *YM59* y *YM62*, y entre los caracteres *PMF18-PMF19* en el ensayo *YM59* y *YM62*, donde las correlaciones fueron inferiores a 0,69.

Por otro lado, las correlaciones fenotípicas entre los caracteres de copa (*AC*, *DC* y *VC*) fueron positivas, significativas y entre moderadas y altas (Tabla 3). Siendo la correlación entre el carácter *VC* y los caracteres *AC* y *DC* ($\geq 0,82$) mayor a la correlación entre los caracteres *AC* y *DC* ($\leq 0,49$). Finalmente, las correlaciones fenotípicas promedios entre el carácter *PMF19* y los caracteres de copa fueron de 0,47 entre *PMF19* y *AC*, de 0,52 entre *PMF19* y *DC*, y de 0,59 entre *PMF19* y *VC*.

Tabla 3. Correlaciones fenotípicas entre el carácter Peso de Masa Foliar medido en 2017 (*PMF17*), 2018 (*PMF18*), 2019 (*PMF19*) y entre los caracteres de copa evaluados en 2019, Altura (*AC*), Diámetro (*DC*) y Volumen (*VC*).

Ensayos	Carácter	PMF18	PMF19	DC	VC
YM36	PMF17	0,83**	0,79**		
	PMF18		0,80**		
YM37	PMF17	0,79**	0,80**		
	PMF18		0,82**		
	AC		0,48**	0,45**	0,82**
	DC		0,44**		0,86**
	VC		0,55**		
YM42	PMF17	0,62**	0,50**		
	PMF18		0,70**		
YM46	PMF17	0,73**	0,77**		
	PMF18		0,77**		
	AC		0,48**	0,49**	0,83**
	DC		0,59**		0,87**
	VC		0,64**		
YM47	PMF17	0,74**	0,74**		
	PMF18		0,74**		
YM48	PMF17	0,74**	0,71**		
	PMF18		0,72**		
	AC		0,45**	0,41**	0,84**
	DC		0,53**		0,82**
	VC		0,59**		
YM49	PMF17	0,81**	0,78**		
	PMF18		0,76**		
YM59	PMF17	0,74**	0,47**		
	PMF18		0,48**		
YM62	PMF17	0,69**	0,66**		
	PMF18		0,64**		
YM63	PMF17	0,63**	0,73**		
	PMF18		0,77**		

NOTA Los efectos de significancia fueron testados respecto de 0 y están denotados como:

^{NS} estadísticamente no significativo ($p > 0,05$),

* estadísticamente significativo ($0,01 < p < 0,05$),

** estadísticamente significativo ($p < 0,01$).

3.3. Comparación entre modelos genéticos estándar y espacial

En total, fueron analizados 39 conjuntos de datos, generados por los 3 años de mediciones del carácter *PMF* en cada uno de los 10 ensayos, más las evaluaciones de los tres caracteres de copa realizadas en 2019 en 3 ensayos. Se logró la convergencia de todos los modelos y de acuerdo con el criterio LRT, el modelo espacial produjo un

mejor ajuste que el estándar en el 87,2% del conjunto de datos analizados (Tablas 4, 5, 6 y 7). El logaritmo de la verosimilitud del modelo espacial fue siempre menor al obtenido para el modelo estándar (Delta positivo); sin embargo, no siempre esa diferencia fue estadísticamente significativa. Las excepciones se dieron en el ensayo *YM63* para los caracteres *PMF17*, *PMF18* y *PMF19* (Tablas 4, 5 y 6), en el ensayo *YM37* para el carácter *DC* y en el ensayo *YM46* para el carácter *AC* (Tabla 7).

Varianza Residual. El modelo espacial redujo la varianza residual en un 96,7% del conjunto de datos analizados (29 de 30) para el carácter *PMF* (Tablas 4, 5 y 6). El único ensayo donde la varianza residual presentó un leve incremento (<0,49%) al pasar del modelo estándar al espacial fue en el ensayo *YM62* para el carácter *PMF17* (Tabla 4). La reducción en la varianza residual varió entre 5,4% y 100%, con un promedio de 31,3%. La mayor disminución en la varianza residual al cambiar de modelo se presentó en el ensayo *YM49*, donde se redujo un 100% para los caracteres *PMF17*, *PMF18* y *PMF19* (Tablas 4, 5 y 6); también en el ensayo *YM46* para los caracteres *PMF18* y *PMF19* se produjo una disminución en la varianza del 83,2% y 65,6% respectivamente (Tablas 5 y 6); luego en el ensayo *YM48* para el carácter *PMF17* se produjo una reducción en la varianza residual del 53,9% (Tabla 4); por último en el ensayo *YM42* para los caracteres *PMF17* y *PMF19* la reducción en la varianza residual fue del 49,4% y 46,2% respectivamente (Tablas 4 y 6). Para los caracteres de copa el modelo espacial redujo la varianza residual en el 66,7% de los casos analizados, en los restantes (33,3%) no hubo cambios al pasar del modelo estándar al espacial. Esta reducción varió entre 9,1% y 60%, presentando un promedio de 26,4%. La mayor reducción en la varianza residual al cambiar de modelo se dio en el ensayo *YM48* para los caracteres *AC* y *VC* presentando reducciones del 60% y 50% respectivamente (Tabla 7). Por otro lado, no hubo cambios en la varianza residual al cambiar de modelo en el ensayo *YM37* para los caracteres *AC* y *VC*, y en el ensayo *YM46* para el carácter *VC*.

Varianza de parcela. Para el carácter *PMF*, en el 56,7% del conjunto de datos analizados (17 de 30) el modelo espacial redujo la varianza de los efectos de parcela respecto del modelo estándar (Tablas 4, 5 y 6). Para el carácter *PMF17*, el modelo espacial logró disminuir las varianzas de parcela en un 60% de los casos (entre 1,6% y 91,1%). Sin embargo, la varianza de parcela se incrementó (entre 3,6% y 23,5%) en los ensayos *YM42*, *YM46*, *YM47* y *YM48* (Tabla 4). De manera similar, para el carácter *PMF18* la varianza de parcela se redujo en el 60% de los casos (entre 16,2% y 97,3%), produciéndose un incremento menor al 36,5% en los ensayos *YM37*, *YM46*, *YM47* y *YM48*, al pasar del modelo estándar al espacial (Tabla 5). Para el *PMF19* el modelo

espacial logró disminuir la varianza de parcela en el 50% de los casos estudiados (entre 15,3% y 92,6%). Sin embargo, dicha varianza se incrementó entre 41,9% y 400% en los ensayos *YM42*, *YM46*, *YM47*, *YM49* y *YM62* (Tabla 6). Para los caracteres de copa (ensayos *YM37*, *YM46* y *YM48*), el modelo espacial redujo la varianza de parcela entre 50% y 100% en el 88,9% de los casos (Tabla 7), salvo para el carácter *VC* en el ensayo *YM37* donde la varianza de parcela fue cercana a cero en ambos modelos.

Varianza Genética aditiva. En general, hubo diferencias entre las varianzas genéticas estimadas con el modelo estándar y el espacial. Las Tablas 4, 5, 6 y 7 muestran que al pasar del modelo estándar al espacial, en el 46,2 % del conjunto de datos analizados (18 de 39) las varianzas genéticas aditivas aumentaron, en el 41% de los casos las varianzas disminuyeron, y en el 12,8% no hubo cambios en las varianzas. Por otro lado, en el 64,1% de los casos las varianzas genéticas aditivas sufrieron cambios mayores al 10% y en el 35,9% las varianzas genéticas presentaron cambios menores al 10%. Adicionalmente, en el 66,7% del conjunto de datos analizados se redujo el error de estimación de la varianza genética con el modelo espacial respecto del modelo estándar, en el 5,1% de los casos el error estándar se incrementó (*YM36* Tabla 4 y *YM37* Tabla 5) y en los restantes casos no hubo variaciones. Los aumentos mayores al 10% en las varianzas aditivas al pasar del modelo estándar al espacial se produjeron en los ensayos *YM37* (28,6%) y *YM47* (45,5%) para el carácter *PMF17*; para el carácter *PMF18* las varianzas se incrementaron en los ensayos *YM37* (59,3%), *YM42* (14,6%), *YM47* (14,3%), *YM48* (63,2%) y *YM59* (54,4%), y para el carácter *PMF19* las varianzas se incrementaron en los ensayos *YM36* (39,3%), *YM37* (24%) y *YM46* (19,3%). Por otro lado, las reducciones mayores al 10% en las varianzas aditivas al pasar del modelo estándar al espacial se dieron para el carácter *PMF17* en los ensayos *YM36* (10,1%), *YM49* (18,2%), *YM62* (70,1%) y *YM63* (11,9%), para el carácter *PMF18* las reducciones se dieron en los ensayos *YM36* (74,5%), *YM62* (25,8%) y *YM63* (16,6%) y para el carácter *PMF19* las reducciones se dieron en los ensayos *YM49* (12%), *YM62* (31,8%) y *YM63* (18%). Para los caracteres de copa los aumentos mayores al 10% en las varianzas genéticas aditivas al pasar del modelo estándar al espacial se produjeron para el carácter *AC* en los ensayos *YM46* (25%) y *YM48* (80%), para el carácter *DC* en el ensayo *YM46* (100%) y para el carácter *VC* en el ensayo *YM48* (100%). En cambio, la varianza genética aditiva se redujo para el carácter *AC* en el ensayo *YM46* (33,3%) (Tabla 7).

Heredabilidad. El modelo espacial estimó heredabilidades mayores al modelo estándar en el 69,2% del conjunto de datos analizados (27 de 39), estimó heredabilidades

menores en el 23,1% de los casos (9 de 39) y en el 7,7% de los casos analizados (3 de 39) no hubo cambios al pasar de un modelo a otro. Los cambios en las heredabilidades fueron mayores al 10% en el 79,5% de los casos analizados (31 de 39). A su vez, en un 41% del conjunto de datos analizados (16 de 39) el error de estimación de la heredabilidad se redujo, en un 38,5% de los casos el error de estimación se incrementó y en los restantes casos no hubo cambios al pasar del modelo estándar al modelo espacial (Tablas 4, 5, 6 y 7). Para el carácter *PMF* el modelo espacial estimó heredabilidades mayores que las del modelo estándar en el 66,7% de los casos analizados (20 de 30). Los incrementos en las heredabilidades al pasar del modelo estándar al espacial fueron mayores al 10% en el 60% de los casos y se produjeron en los ensayos *YM36* (11,1%), *YM37* (50%), *YM42* (133,3%), *YM46* (72%), *YM47* (100%) y *YM48* (83,3%) para el carácter *PMF17* (Tabla 4). Luego para el carácter *PMF18* la heredabilidad se incrementó en los ensayos *YM37* (80%), *YM42* (30%), *YM46* (33,3%), *YM47* (50%), *YM48* (70,6%) y *YM59* (88,9%) (Tabla 5). Para el carácter *PMF19*, la heredabilidad se incrementó en los ensayos *YM36* (55,6%), *YM37* (50%), *YM42* (54,5%), *YM46* (22,2%), *YM47* (18,8%) y *YM48* (14,3%) (Tabla 6). Por otro lado, en el 23,3% de los casos de estudio del carácter *PMF* (7 de 30), las heredabilidades disminuyeron con el modelo espacial. Estas disminuciones fueron mayores al 10% en el 13,3% de los casos estudiados y se produjeron en los ensayos *YM49* (13,6%) y *YM62* (65%) para el carácter *PMF17*, en los ensayos *YM36* (50%) y *YM62* (15%) para el carácter *PMF18*. En cuanto a los caracteres de copa (Tabla 7), la heredabilidad se incrementó al pasar del modelo estándar al espacial en el 77,8% de los casos analizados (7 de 9), donde todos los incrementos fueron mayores al 10%. Los incrementos en las heredabilidades se produjeron para el carácter *AC* en los ensayos *YM46* (41,2%) y *YM48* (89,7%); para el carácter *DC* en los ensayos *YM37* (14,3%), *YM46* (166,7%) y *YM48* (11,8%); y para el carácter *VC* en los ensayos *YM46* (69,2%) y *YM48* (63,6%). Por otro lado, la heredabilidad disminuyó al pasar del modelo estándar al espacial en el 22,2% de los casos, donde todas las disminuciones fueron mayores al 20% y se produjeron en el ensayo *YM37* (27,3% y 20%) para los caracteres *AC* y *VC* respectivamente.

Coefficiente de variación genético aditivo. En el 46,2% del conjunto de datos analizados (18 de 39), el coeficiente de variación genético aditivo aumentó al pasar del modelo estándar al espacial, disminuyó en el 41% de los casos y se mantuvo igual en el 12,8% de los casos analizados (Tablas 4, 5, 6 y 7). Los aumentos en el coeficiente de variación genético aditivo al pasar de un modelo a otro para el carácter *PMF* tomaron valores entre 0,9% y 27,7%. Los aumentos mayores al 10% se dieron para el carácter

PMF17 en los ensayos *YM37* (13,4%) y *YM47* (20,5%), para el carácter *PMF18* en los ensayos *YM37* (26,2%), *YM48* (27,7%) y *YM59* (24,2%), y para el carácter *PMF19* en los ensayos *YM36* (18%) y *YM37* (11,4%). En cambio, las reducciones en el coeficiente genético aditivo del carácter *PMF* al pasar del modelo estándar al espacial estuvieron entre 0,3% y 49,5%. Presentando reducciones mayores al 10% para el carácter *PMF17* en el ensayo *YM62* (45,3%), para *PMF18* en los ensayos *YM36* (49,5%) y *YM62* (13,9%), y para el carácter *PMF19* en el ensayo *YM62* (17,4%). Para los caracteres de copa, los aumentos en el coeficiente de variación al pasar del modelo estándar al espacial estuvieron entre el 11,8% y el 41,5% (Tabla 7), y se produjeron en los ensayos *YM46* (11,8% y 41,4% para los caracteres *AC* y *DC*, respectivamente), y en el ensayo *YM48* (34,3% y 41,5% para el carácter *AC* y *VC*, respectivamente). Contrariamente, el único ensayo que presentó reducciones en el coeficiente al pasar de un modelo a otro fue el *YM37* (18,4%) para el carácter *AC*.

Tabla 4. Número de observaciones (n), diferencias entre los LogL del modelo el estándar y espacial (Delta), estimación de la varianza residual ($\hat{\sigma}_e^2$), varianza de parcela ($\hat{\sigma}_p^2$), varianza aditiva ($\hat{\sigma}_a^2$), coeficiente de variación genético aditivo (\widehat{CV}_a), heredabilidad individual (\hat{h}^2) con sus respectivos errores estándares obtenidos para cada ensayo a partir de los modelos estándar y espacial para el carácter PMF durante el año 2017 (PMF17).

PMF17			Modelo estándar					Modelo espacial				
Ensayos	n	Delta	$\hat{\sigma}_e^2$	$\hat{\sigma}_p^2$	$\hat{\sigma}_a^2$	\widehat{CV}_a	\hat{h}^2	$\hat{\sigma}_e^2$	$\hat{\sigma}_p^2$	$\hat{\sigma}_a^2$	\widehat{CV}_a	\hat{h}^2
YM36	708	10**	18,30 (1,61)	1,53 (0,54)	1,98 (1,44)*	18,86	0,09 (0,07)	16,67 (1,61)	0,83 (0,44)	1,78 (1,47)**	17,88	0,10 (0,08)
YM37	716	16**	14,01 (1,26)	0,67 (0,45)	0,63 (1,29) ^{NS}	12,32	0,04 (0,09)	12,52 (1,16)	0,51 (0,32)	0,81 (1,05) ^{NS}	13,97	0,06 (0,08)
YM42	1029	5**	9,80 (0,82)	0,92 (0,34)	0,35 (0,89) ^{NS}	9,99	0,03 (0,09)	4,96 (1,52)	1,08 (0,34)	0,35 (0,87) ^{NS}	9,99	0,07 (0,16)
YM46	723	4*	10,57 (1,66)	0,34 (0,37)	3,61 (1,97)**	29,55	0,25 (0,13)	9,77 (1,67)	0,42 (0,37)	3,59 (1,97)*	29,47	0,43 (0,23)
YM47	711	7**	12,01 (1,07)	0,80 (0,44)	0,11 (1,08) ^{NS}	4,82	0,01 (0,09)	10,3 (1,11)	0,91 (0,43)	0,16 (1,08) ^{NS}	5,81	0,02 (0,01)
YM48	729	5**	9,86 (1,32)	0,84 (0,43)	2,21 (1,61) ^{NS}	21,42	0,18 (0,13)	4,55 (2,06)	0,87 (0,41)	2,29 (1,56) ^{NS}	21,81	0,33 (0,22)
YM49	414	13**	9,85 (1,55)	0,06 (0,05)	2,92 (1,84)**	21,23	0,22 (0,13)	0,00 (0,08)	0,04 (0,03)	2,39 (1,28)**	19,20	0,19 (0,10) ^a
YM59	610	12**	7,14 (2,57)	3,50 (1,02)	3,05 (3,32) ^{NS}	26,66	0,30 (0,30)	5,85 (2,10)	1,89 (0,89)	2,79 (2,66) ^{NS}	25,50	0,32 (0,28)
YM62	469	10**	10,14 (1,96)	1,12 (0,68)	2,54 (2,32) ^{NS}	25,34	0,20 (0,17)	10,19 (1,41)	0,10 (0,42)	0,76 (1,36) ^{NS}	13,86	0,07 (0,12)
YM63	454	3 ^{NS}	8,90 (1,53)	1,25 (0,63)	1,18 (1,80) ^{NS}	16,46	0,12 (0,17)	7,57 (1,55)	1,23 (0,61)	1,04 (1,72) ^{NS}	15,45	0,12 (0,19)

NOTA: ^a Fue calculada con el error correlacionado espacialmente (9,93) ya que el independiente fue cero.

Los efectos de significancia están denotados como:

^{NS} estadísticamente no significativo ($p > 0,05$),

* estadísticamente significativo ($0,01 < p < 0,05$),

** estadísticamente significativo ($p < 0,01$).

Tabla 5. Número de observaciones (n), diferencias entre los LogL del modelo estándar y espacial (Delta), estimación de la varianza residual ($\hat{\sigma}_e^2$), varianza de parcela ($\hat{\sigma}_p^2$), varianza aditiva ($\hat{\sigma}_a^2$), coeficiente de variación genético aditivo (\widehat{CV}_a), heredabilidad individual (\hat{h}^2) con sus respectivos errores estándares obtenidos para cada ensayo a partir de los modelos estándar y espacial para el carácter *PMF* durante el año 2018 (*PMF18*).

<i>PMF18</i>			Modelo estándar					Modelo espacial				
Ensayos	n	Delta	$\hat{\sigma}_e^2$	$\hat{\sigma}_p^2$	$\hat{\sigma}_a^2$	\widehat{CV}_a	\hat{h}^2	$\hat{\sigma}_e^2$	$\hat{\sigma}_p^2$	$\hat{\sigma}_a^2$	\widehat{CV}_a	\hat{h}^2
YM36	708	8**	16,35 (1,22)	0,59 (0,30)	0,47 (0,88) ^{NS}	9,38	0,02 (0,05)	15,47 (1,59)	0,45 (0,29)	0,12 (0,39) ^{NS}	4,74	0,01 (0,05)
YM37	716	15**	13,49 (1,63)	0,63 (0,47)	2,43 (1,84) ^{NS}	23,20	0,15 (0,11)	10,73 (1,82)	0,86 (0,42)	3,87 (2,09)**	29,27	0,27 (0,14)
YM42	1029	10**	7,16 (0,69)	0,68 (0,25)	0,82 (0,78) ^{NS}	18,15	0,10 (0,10)	6,63 (0,58)	0,57 (0,24)	0,94 (0,57)**	19,43	0,13 (0,07)
YM46	723	8**	9,27 (1,80)	1,16 (0,50)	3,45 (2,23)*	28,62	0,27 (0,16)	1,56 (2,44)	1,31 (0,48)	3,63 (2,22)*	29,36	0,36 (0,15)
YM47	711	7**	9,83 (0,88)	0,61 (0,34)	0,21 (0,89) ^{NS}	7,54	0,02 (0,09)	8,33 (0,91)	0,73 (0,34)	0,24 (0,89) ^{NS}	8,06	0,03 (0,01)
YM48	729	10**	7,2 (1,00)	0,86 (0,36)	1,52 (1,25) ^{NS}	21,52	0,17 (0,14)	5,95 (0,95)	0,90 (0,31)	2,48 (1,12)**	27,49	0,29 (0,12)
YM49	414	13**	8,99 (0,96)	0,16 (0,10)	1,22 (0,92)*	14,73	0,11 (0,08)	0,00 (0,05)	0,13 (0,23)	1,14 (0,77)*	14,24	0,11 (0,08) ^a
YM59	610	19**	10,14 (2,4)	3,23 (1,00)	2,28 (3,03) ^{NS}	22,34	0,18 (0,23)	6,92 (1,72)	0,32 (0,79)	3,52 (2,05)*	27,75	0,34 (0,18)
YM62	469	10**	17,86 (3,32)	1,72 (1,15)	4,46 (3,91) ^{NS}	21,44	0,20 (0,17)	15,65 (2,73)	0,10 (0,73)	3,31 (2,9) ^{NS}	18,47	0,17 (0,15)
YM63	454	3 ^{NS}	15,36 (3,58)	3,71 (1,46)	3,50 (4,44) ^{NS}	20,67	0,19 (0,23)	13,1 (2,87)	0,10 (0,60)	2,92 (3,46) ^{NS}	18,88	0,18 (0,29)

NOTA: ^a Fue calculada con el error correlacionado espacialmente (8,82) ya que el independiente fue cero.

Los efectos de significancia están denotados como:

^{NS} estadísticamente no significativo ($p > 0,05$),

* estadísticamente significativo ($0,01 < p < 0,05$),

** estadísticamente significativo ($p < 0,01$).

Tabla 6. Número de observaciones (n), diferencias entre los LogL del modelo estándar y espacial (Delta), estimación de la varianza residual ($\hat{\sigma}_e^2$), varianza de parcela ($\hat{\sigma}_p^2$), varianza aditiva ($\hat{\sigma}_a^2$), coeficiente de variación genético aditivo (\widehat{CV}_a), heredabilidad individual (\hat{h}^2) con sus respectivos errores estándares obtenidos para cada ensayo a partir de los modelos estándar y espacial para el carácter PMF durante el año 2019 (PMF19).

PMF19			Modelo estándar					Modelo espacial				
Ensayos	n	Delta	$\hat{\sigma}_e^2$	$\hat{\sigma}_p^2$	$\hat{\sigma}_a^2$	\widehat{CV}_a	\hat{h}^2	$\hat{\sigma}_e^2$	$\hat{\sigma}_p^2$	$\hat{\sigma}_a^2$	\widehat{CV}_a	\hat{h}^2
YM36	708	4*	16,58 (1,63)	0,72 (0,55)	1,73 (1,70) ^{NS}	17,49	0,09 (0,09)	15,46 (1,61)	0,61 (0,42)	2,41 (1,56)*	20,64	0,14 (0,09)
YM37	716	9**	18,48 (1,72)	0,51 (0,53)	1,67 (1,76) ^{NS}	17,07	0,08 (0,09)	15,65 (1,71)	0,10 (0,46)	2,07 (1,70) ^{NS}	19,01	0,12 (0,09)
YM42	1029	4*	12,01 (1,30)	0,31 (0,31)	3,31 (1,48)**	26,14	0,22 (0,09)	6,46 (2,18)	0,44 (0,31)	3,27 (1,46)**	25,98	0,34 (0,15)
YM46	723	7**	16,53 (1,49)	0,17 (0,42)	1,61 (1,48) ^{NS}	17,31	0,09 (0,08)	5,68 (2,86)	0,34 (0,39)	1,92 (1,46)*	18,90	0,11 (0,08)
YM47	711	8**	12,32 (1,31)	0,08 (0,32)	2,26 (1,40)*	23,13	0,16 (0,09)	10,13 (1,35)	0,23 (0,32)	2,30 (1,39)*	23,33	0,19 (0,11)
YM48	729	10**	8,98 (1,26)	0,74 (0,38)	2,33 (1,53)*	24,58	0,21 (0,13)	8,18 (1,15)	0,50 (0,28)	2,52 (1,33)**	25,56	0,24 (0,10)
YM49	414	13**	11,14 (1,56)	0,23 (0,43)	2,33 (1,84) ^{NS}	19,03	0,17 (0,13)	0,00 (0,01)	0,52 (0,39)	2,05 (1,44)*	17,85	0,16 (0,11) ^a
YM59	610	18**	8,39 (2,31)	3,30 (0,95)	2,45 (2,97) ^{NS}	25,33	0,23 (0,26)	6,92 (1,70)	1,08 (0,65)	2,35 (2,09) ^{NS}	24,81	0,25 (0,21)
YM62	469	17**	10,55 (1,52)	0,02 (0,42)	2,17 (1,65)*	22,84	0,17 (0,12)	7,20 (1,33)	0,10 (0,27)	1,48 (1,27) ^{NS}	18,86	0,17 (0,14)
YM63	454	3 ^{NS}	11,60 (3,07)	1,63 (0,90)	5,61 (3,76)*	31,04	0,33 (0,20)	10,14 (2,80)	0,12 (0,13)	4,60 (3,41) ^{NS}	28,11	0,31 (0,21)

NOTA: ^a Fue calculada con el error correlacionado espacialmente (10,90) ya que el independiente fue cero.

Los efectos de significancia están denotados como:

^{NS} estadísticamente no significativo ($p > 0,05$),

* estadísticamente significativo ($0,01 < p < 0,05$),

** estadísticamente significativo ($p < 0,01$).

Tabla 7. Número de observaciones (n), diferencias entre los LogL del modelo estándar y espacial (Delta), estimación de la varianza residual ($\hat{\sigma}_e^2$), varianza de parcela ($\hat{\sigma}_p^2$), varianza aditiva ($\hat{\sigma}_a^2$), coeficiente de variación genético aditivo (\widehat{CV}_a), heredabilidad individual (\hat{h}^2) con su respectivo error estándar obtenidos para cada ensayo a partir de los modelos estándar y espacial para los caracteres de copa durante el año 2019.

Ensayos	n	Carácter	Delta	Modelo estándar					Modelo espacial				
				$\hat{\sigma}_e^2$	$\hat{\sigma}_p^2$	$\hat{\sigma}_a^2$	\widehat{CV}_a	\hat{h}^2	$\hat{\sigma}_e^2$	$\hat{\sigma}_p^2$	$\hat{\sigma}_a^2$	\widehat{CV}_a	\hat{h}^2
YM37	716	AC	9,7**	0,22 (0,04)	0,02 (0,01)	0,06 (0,04)*	8,50	0,22 (0,14)	0,22 (0,03)	0,01 (0,00)	0,04 (0,03)*	6,94	0,16 (0,10)
		DC	3,3 ^{NS}	0,22 (0,03)	0,02 (0,01)	0,04 (0,03) ^{NS}	7,97	0,14 (0,13)	0,20 (0,03)	0,00 (0,01)	0,04 (0,03) ^{NS}	7,97	0,16 (0,13)
		VC	6,93**	0,03 (0,01)	0,00 (0,00)	0,01 (0,01) ^{NS}	16,39	0,20 (0,13)	0,03 (0,01)	0,00 (0,00)	0,01 (0,01)*	16,39	0,16 (0,13)
YM46	723	AC	2,7 ^{NS}	0,18 (0,03)	0,02 (0,00)	0,04 (0,03) ^{NS}	7,04	0,17 (0,14)	0,16 (0,02)	0,01 (0,00)	0,05 (0,03)**	7,87	0,24 (0,14)
		DC	4,2*	0,21 (0,02)	0,01 (0,01)	0,01 (0,01) ^{NS}	3,89	0,03 (0,08)	0,19 (0,01)	0,00 (0,00)	0,02 (0,01)*	5,50	0,08 (0,09)
		VC	6,4**	0,02 (0,01)	0,01 (0,01)	0,01 (0,01) ^{NS}	16,13	0,13 (0,13)	0,02 (0,01)	0,00 (0,00)	0,01 (0,01)**	16,13	0,22 (0,14)
YM48	729	AC	19,8**	0,15 (0,05)	0,06 (0,02)	0,10 (0,07) ^{NS}	10,86	0,39 (0,25)	0,06 (0,05)	0,01 (0,01)	0,18 (0,07)**	14,58	0,74 (0,23)
		DC	5,4*	0,16 (0,03)	0,02 (0,01)	0,08 (0,04)*	10,17	0,34 (0,17)	0,13 (0,03)	0,00 (0,01)	0,08 (0,04)**	10,17	0,38 (0,18)
		VC	13**	0,02 (0,01)	0,02 (0,01)	0,01 (0,01)*	14,70	0,44 (0,24)	0,01 (0,01)	0,00 (0,01)	0,02 (0,01)**	20,80	0,72 (0,26)

NOTA: ^a Las abreviaciones utilizadas para los diferentes caracteres están descritas en la Tabla 3.

Los efectos de significancia están denotados como:

^{NS} estadísticamente no significativo ($p > 0,05$),

* estadísticamente significativo ($0,01 < p < 0,05$),

** estadísticamente significativo ($p < 0,01$).

Finalmente, los cambios en las varianzas genéticas aditivas observadas al utilizar ambos modelos, fueron acompañados por pequeños cambios de *ranking* en un 72% de las 39 combinaciones ensayos-caracteres evaluados (correlaciones de Spearman entre los valores de mejora mayores a 0,95) tanto para los caracteres *PMF* como para los caracteres de copa. En los demás casos (28%) las correlaciones fueron menores, siendo la correlación más baja (0,87) en el ensayo *YM59* para el carácter *PMF18* (Tabla 8).

Tabla 8. Correlación de Spearman entre los valores de mejora individuales obtenidos con los modelos univariados estándar y espacial para los caracteres *PMF17*, *PMF18*, *PMF19*, *AC*, *DC* y *VC*.

Ensayos	Caracteres ^a					
	<i>PMF17</i>	<i>PMF18</i>	<i>PMF19</i>	<i>AC</i>	<i>DC</i>	<i>VC</i>
<i>YM36</i>	0,93	0,94	0,96			
<i>YM37</i>	0,89	0,94	0,97	0,95	0,98	0,97
<i>YM42</i>	0,99	0,95	0,99			
<i>YM46</i>	0,99	0,98	0,98	0,96	0,97	0,97
<i>YM47</i>	0,99	0,99	0,99			
<i>YM48</i>	0,99	0,97	0,97	0,93	0,98	0,96
<i>YM49</i>	0,97	0,98	0,97			
<i>YM59</i>	0,94	0,87	0,91			
<i>YM62</i>	0,90	0,92	0,93			
<i>YM63</i>	0,99	0,97	0,98			

NOTA: ^a Las abreviaciones utilizadas para los diferentes caracteres están descritas en la Tabla 3.

Como consecuencia del mejor ajuste general de acuerdo con el criterio LRT y una importante reducción en los residuos en la mayoría de los conjuntos de datos analizados, a continuación, en este trabajo de tesis se presentan con mayor detalle los resultados de las estimaciones de los parámetros genéticos utilizando el modelo espacial.

3.4. Estimaciones de componentes de varianza y parámetros genéticos

La estimación de la varianza genética aditiva presentó errores estándares inferiores a las estimaciones del parámetro en un 74,4% del conjunto de datos utilizados (29 de 39), siendo significativamente diferente de cero en un 59% del conjunto de datos utilizados (23 de 39) (Tablas 4, 5, 6 y 7). En los casos donde los errores estándares fueron iguales o más altos que las estimaciones, la mayoría de las varianzas genéticas aditivas fueron no significativas. Por ejemplo, para los ensayos *YM62* y *YM63*, las

varianzas genéticas aditivas no fueron estadísticamente significativas ($p>0,05$) para el carácter *PMF17*, *PMF18* y *PMF19*. Para el ensayo *YM37* y *YM59* las varianzas genéticas aditivas no fueron estadísticamente significativas para el carácter *PMF17* y *PMF19*. En el caso de los caracteres de copa, el carácter *DC* en el ensayo *YM37* fue el único cuya varianza genética aditiva no fue estadísticamente significativa con el modelo espacial (Tabla 7). Para el carácter *PMF*, la varianza genética aditiva tomó valores entre 0,12 y 4,60 para los diferentes años de evaluación. Para *PMF17* el ensayo que presentó un menor valor de varianza genética aditiva (0,16) fue el *YM47* y el mayor valor de varianza genética aditiva (3,59) lo presentó el *YM46*. Para *PMF18* el menor valor de varianza (0,12) fue en el ensayo *YM36* y el mayor valor de varianza (3,87) fue en el *YM37*. Por último, para el *PMF19* el menor valor de varianza (1,48) se presentó en el ensayo *YM62* y el mayor valor de varianza (4,60) en *YM63*. El ensayo que presentó valores de varianzas genéticas aditivas más estables a través de los años fue el *YM48*, y el ensayo que presentó valores más variables fue el *YM63*. En cambio, para los caracteres de copa, la varianza aditiva tomó valores entre 0,01 y 0,18; presentando los mayores valores de varianza aditiva el carácter *AC* en los tres ensayos evaluados.

Las heredabilidades individuales para el carácter *PMF* fueron entre bajas y moderadas (Tabla 4, 5 y 6), tomando valores entre 0,01 y 0,43; con un valor promedio de 0,19. Para los caracteres de copa las heredabilidades individuales fueron entre bajas y altas (entre 0,08 y 0,74) (Tabla 8), tomando valores promedios de 0,38 para el carácter *AC*; 0,21 para el carácter *DC* y 0,37 para el carácter *VC*. Los caracteres *PMF17* y *PMF18* presentaron las mayores heredabilidades individuales en el ensayo *YM46* ($\hat{h}^2=0,43$ y $\hat{h}^2=0,36$), y el carácter *PMF19* en el ensayo *YM42* ($\hat{h}^2=0,34$). En cuanto a los caracteres de copa, las mayores heredabilidades se presentaron en el ensayo *YM48* para la *AC* ($\hat{h}^2=0,74$), *DC* ($\hat{h}^2=0,38$) y *VC* ($\hat{h}^2=0,72$). Respecto de las menores heredabilidades, variaron según ensayos y carácter considerado. Por ejemplo, las menores heredabilidades se dieron para el carácter *PMF17* en el ensayo *YM47* ($\hat{h}^2=0,02$), para el carácter *PMF18* en el ensayo *YM36* ($\hat{h}^2=0,01$) y para el carácter *PMF19* en el ensayo *YM46* ($\hat{h}^2=0,11$). En cuanto a los caracteres de copa, la menor heredabilidad se dio para el carácter *DC* en el ensayo *YM46* ($\hat{h}^2 = 0,08$).

El coeficiente de variación genético aditivo (\widehat{CV}_a) alcanzó valores entre 4,74% y 29,47% para el carácter *PMF* evaluado en diferentes años (Tablas 4, 5 y 6) y entre 5,50% y 20,80% para los caracteres de copa (Tabla 7). Los valores promedios del \widehat{CV}_a a través de los ensayos fue 17,29% para el carácter *PMF17*, 19,77% para el carácter *PMF18* y 22,31% para el carácter *PMF19*. Dicho coeficiente varió entre ensayos y

edades para el mismo carácter. En cuanto al carácter *PMF* los mayores valores promedios de $\widehat{C\bar{V}}_a$ en los tres años de evaluación se dieron en los ensayos *YM48* con un promedio de $\widehat{C\bar{V}}_a = 24,95\%$; el ensayo *YM46* con un promedio de $\widehat{C\bar{V}}_a = 25,91\%$ y el ensayo *YM59* con un promedio de $\widehat{C\bar{V}}_a = 26\%$. Mientras que los ensayos con resultados más variables a través de los años para este coeficiente fueron los ensayos *YM36*, *YM37*, *YM42* y el *YM47*. Respecto de los caracteres de copa, el coeficiente de variación genético aditivo tomó valores promedios de 9,8% para *AC*; 7,9% para *DC* y 17,8% para *VC*. Los mayores valores del $\widehat{C\bar{V}}_a$ se dieron para el carácter *VC* en los tres ensayos estudiados (*YM37*, *YM46* e *YM48*), para el carácter *AC* el menor valor se dio en el ensayo *YM37* ($\widehat{C\bar{V}}_a = 6,9\%$) y para el carácter *DC* en el ensayo *YM46* ($\widehat{C\bar{V}}_a = 5,5\%$).

3.5. Estimación de correlaciones genéticas

Las correlaciones genéticas aditivas (\hat{r}_a) entre el carácter *PMF* evaluado en diferentes años dentro de un mismo ensayo fueron positivas, entre moderadas a altas y en general significativamente diferentes de cero (Tabla 9). Los casos donde las correlaciones genéticas fueron no significativas de cero se dieron entre los pares de caracteres *PMF17-PMF19* en el ensayo *YM37* ($\hat{r}_a = 0,64$) y para los caracteres *PMF17-PMF18* en los ensayos *YM42* ($\hat{r}_a = 0,50$) y *YM62* ($\hat{r}_a = 0,32$), donde los errores de estimación fueron superiores al parámetro. El ensayo que presentó la correlación genética promedio más baja para el carácter *PMF* fue el *YM62* (promedio, $\hat{r}_a = 0,60$) afectada principalmente por la baja correlación entre *PMF17-PMF18* ($\hat{r}_a = 0,32$). Por otro lado, la correlación genética promedio más alta se dio en el ensayo *YM49* (promedio, $\hat{r}_a = 0,93$). Además, siete de los diez ensayos en estudio (*YM36*, *YM37*, *YM42*, *YM48*, *YM49*, *YM59* y *YM63*) presentaron correlaciones promedio de *PMF* mayores a $\hat{r}_a \geq 0,70$. Por otro lado, en ocho ensayos (*YM36*, *YM42*, *YM47*, *YM48*, *YM49*, *YM59*, *YM62* y *YM63*) las correlaciones genéticas del *PMF19* con los caracteres *PMF17* y *PMF18* fueron siempre mayores a las correlaciones *PMF17-PMF18*.

Tabla 9. Estimación de las correlaciones genéticas aditivas (error estándar aproximado) para el carácter Peso de Masa Foliar evaluado en 2017 (*PMF17*), 2018 (*PMF18*) y 2019 (*PMF19*) y entre los caracteres de copa, Altura (*AC*), Diámetro (*DC*) y Volumen (*VC*).

Ensayos	Carácter ^a	PMF18	PMF19	DC	VC
<i>YM36</i>	<i>PMF17</i>	0,69 (0,13)**	0,93 (0,06)**		

	PMF18		0,93 (0,37)*		
YM37	PMF17	0,83 (0,08)**	0,64 (1,19) ^{NS}		
	PMF18		0,79 (0,62)**		
	AC		0,96 (0,15)**	0,67 (0,43) ^{NS}	0,93 (0,26)**
	DC		0,88 (0,64)**		0,89 (0,13)**
	VC		0,93 (0,25)**		
YM42	PMF17	0,50 (2,58) ^{NS}	0,93 (1,14)*		
	PMF18		0,82 (0,45)**		
YM46	PMF17	0,74 (0,86)**	0,67 (0,65)**		
	PMF18		0,57 (0,94)*		
	AC		0,96 (1,29) ^{NS}	0,77 (0,81)**	0,90 (0,38)**
	DC		0,18(1,56) ^{NS}		0,76 (0,80)**
	VC		0,66 (0,61)**		
YM47	PMF17	0,28 (0,16)*	0,82 (0,10)*		
	PMF18		0,90 (0,20)*		
YM48	PMF17	0,90 (0,26)**	0,89 (0,26)**		
	PMF18		0,92 (0,11)**		
	AC		0,87 (0,70)**	0,70 (0,23)**	0,91 (0,15)**
	DC		0,90 (0,56)**		0,92 (0,19)**
	VC		0,89 (0,28)**		
YM49	PMF17	0,93 (0,47)*	0,96 (0,27)**		
	PMF18		0,91 (1,03)*		
YM59	PMF17	0,78 (0,28)**	0,97 (0,06)**		
	PMF18		0,96 (0,26)**		
YM62	PMF17	0,32 (2,16) ^{NS}	0,64 (0,33)*		
	PMF18		0,84 (0,75)*		
YM63	PMF17	0,91 (0,08)**	0,91 (0,61)*		
	PMF18		0,89 (0,31)**		

NOTA: ^a Las abreviaciones utilizadas para caracteres están descritas en la Tabla 3.

Los efectos de significancia fueron testados respecto de 0 y están denotados como:

^{NS} estadísticamente no significativo ($p > 0,05$),

* estadísticamente significativo ($0,01 < p < 0,05$),

** estadísticamente significativo ($p < 0,01$).

Por otro lado, las correlaciones entre los caracteres de copa (*AC*, *DC* y *VC*) fueron positivas, significativamente diferentes a cero y altas ($\hat{r}_a \geq 0,70$), salvo para la correlación entre *AC* y *DC* en el ensayo *YM37* donde la correlación genética aditiva fue no significativa ($\hat{r}_a = 0,67$). La correlación promedio entre los caracteres *AC* y *DC* fue 0,71, entre *AC* y *VC* de 0,91 y entre los caracteres *DC* y *VC* fue 0,86. Finalmente, las correlaciones genéticas aditivas entre los caracteres de copa y el carácter *PMF19* fueron positivas, y en general significativas y altas ($\hat{r}_a \geq 0,87$), a excepción de las correlaciones entre *PMF19* y los caracteres *AC* y *DC* en el ensayo *YM46*, que no fueron significativas de cero, presentando altos errores de estimación (Tabla 9).

3.6. Estimación de ganancias genéticas y selección

Se conformó un *ranking* individual por ensayo en base al último año de evaluación del Peso de Masa Foliar (*PMF19*), ya que las correlaciones genéticas estimadas entre este y los demás años de evaluación fueron en general superiores a las correlaciones entre *PMF17-PMF18* (Tabla 9). La estimación de las ganancias genéticas para el Peso de Masa Foliar (*GGPMF*) con respecto a la progenie testigo *CA1/74* en cada uno de los ensayos a diferentes intensidades de selección se presentan en la Tabla 10. A su vez, en la Figura 6, se presenta la contribución del número de familias por ensayo de acuerdo a las diferentes intensidades de selección.

Tabla 10. Ganancia genética porcentual en Peso de Masa Foliar en el año 2019 ($GGPMF_i$) con respecto a la progenie testigo *CA1/74*, estimada para cada ensayo con intensidades de selección (IS) del 10%, 5% y 1% superior del *ranking* genético.

Ensayos	\bar{x}_{Lb} (kg.pl ⁻¹)	N° Individuos por IS			$GGPMF_i$ (%) por IS		
		10%	5%	1%	10%	5%	1%
YM36	7,34 (3,27)	70	35	7	17,5	21,4	27,3
YM37	9,32 (5,94)	71	36	7	12,1	14,3	18,3
YM42	6,59 (4,25)	102	51	10	30,5	38,2	53,8
YM46	10,04 (5,47)	72	36	7	11,5	13,6	18,3
YM47	6,64 (3,68)	71	35	7	20,3	24,4	31,5
YM48	6,21 (2,93)	72	36	7	27,2	32,1	40,7
YM49	8,88 (3,43)	41	21	4	14,3	16,7	23,0
YM59	4,18 (2,55)	61	30	6	35,0	42,0	52,9
YM62	6,07 (3,86)	46	23	5	16,2	19,3	26,7
YM63	8,20 (4,42)	45	22	4	28,6	35,7	49,9

NOTA: \bar{x}_{Lb} promedio fenotípico y desvío estándar del testigo para el *PMF19*

Al aplicar una intensidad de selección del 10% de los individuos superiores del *ranking* en cada ensayo, se seleccionaron un total de 651 individuos; generando una ganancia promedio estimada para el carácter *PMF19* de 21,3%. En cambio, con una intensidad de selección del 5% se seleccionaron 325 individuos alcanzando una ganancia genética promedio estimada de 25,8%. Finalmente, cuando la intensidad de selección fue del 1% el número de plantas seleccionadas se redujo a 64, incrementando la ganancia genética promedio esperada a 34,2%.

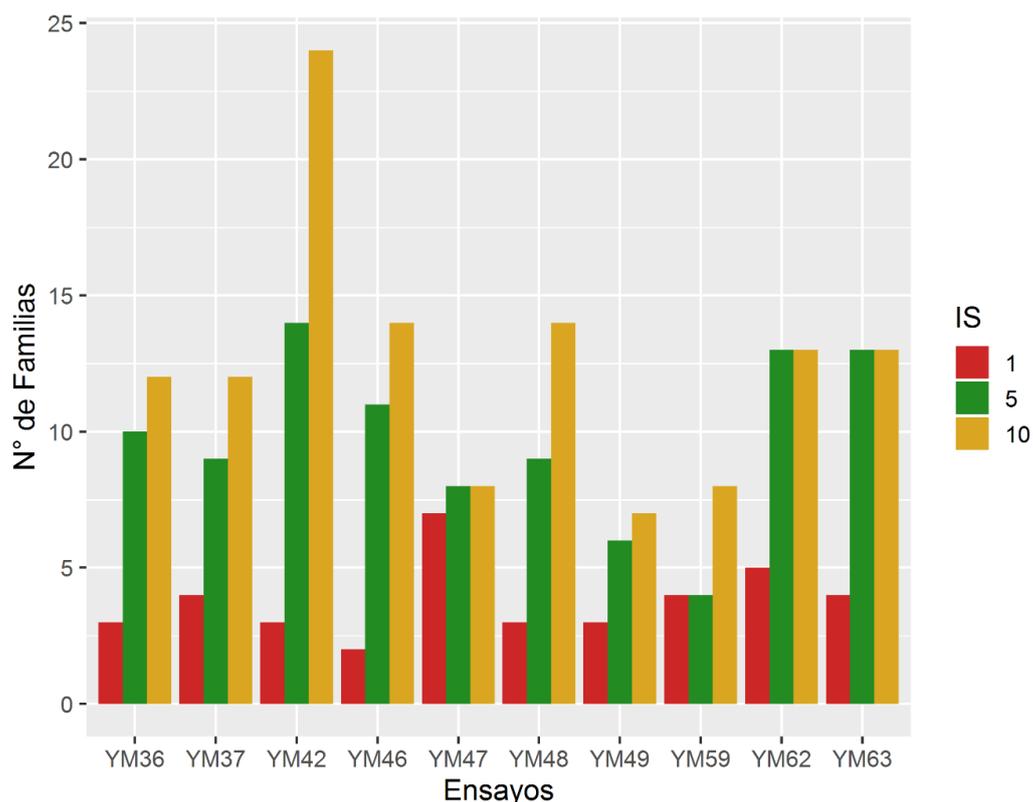


Figura 6. Número de familias seleccionadas por ensayo para las intensidades de selección (IS) del 10%, 5% y 1%.

Al seleccionar el 10% superior del *ranking* dentro de cada ensayo, las ganancias genéticas estimadas fueron mayores en el ensayo *YM59* (35,0%), el cual contribuyó con 61 individuos seleccionados pertenecientes a 8 familias. Por otro lado, el ensayo que presentó menores ganancias genéticas fue el *YM46* (11,5%), el cual aportó 72 individuos seleccionados, pertenecientes a 14 familias (Tabla 10 y Figura 6). Al fijar una intensidad de selección del 5%, naturalmente las ganancias genéticas estimadas aumentaron. Los ensayos que presentaron mayores y menores valores de ganancias genéticas fueron los mismos que al seleccionar a una intensidad del 10% (Tabla 10). Al seleccionar al 5% el ensayo que presentó mayores ganancias fue el *YM59* (42,0%), el cual contribuyó con 30 individuos pertenecientes a 4 familias. Por otro lado, el ensayo que evidenció los valores más bajos de ganancias fue el *YM46* (13,6%), el cual aportó 36 individuos que provienen de 11 familias (Tabla 10 y Figura 6). Al seleccionar el 1% superior del *ranking* el ensayo que presentó mayores ganancias genéticas fue el *YM42* (52,9%), en cambio, el ensayo *YM46* evidenció los valores más bajos de ganancias (18,3%). En cuanto al número de individuos, el ensayo *YM42* contribuyó con 10 individuos correspondientes a 4 familias, y el ensayo *YM46* contribuyó con 7 individuos pertenecientes a 2 familias (Tabla 10 y Figura 6).

Cuando se fijó una intensidad de selección del 10% los ensayos que contribuyeron con mayor número de familias (Figura 6) fueron el *YM42* (24 familias), *YM46* (14 familias) y *YM47* (14 familias). En cambio, cuando se fijó una intensidad de selección del 5% los ensayos que más familias aportaron fueron el *YM42* (14 familias), *YM62* (13 familias) y *YM63* (13 familias). Por otro lado, cuando se seleccionó a una intensidad del 1% los ensayos que más familias aportaron fueron el *YM47* (7 familias) y el *YM62* (5 familias).

4. DISCUSIÓN

4.1. Medias y correlaciones fenotípicas

En general, al comparar el peso de masa foliar (kg.pl^{-1}) promedio a través de los años de evaluación, se observaron diferencias menores a través de los ensayos evaluados (Figura 4, Tabla I del anexo). El ensayo que presentó un mayor *PMF* en promedio fue el *YM49*, con una producción entre 1,28% y 24,1% superior a los demás. Esto podría deberse a la diferencia entre materiales genéticos evaluados, ya que ninguno de estos materiales se encuentra en los demás ensayos estudiados, además fue el ensayo que presentó mayor porcentaje de sobrevivencia. Sin embargo, este ensayo contiene el menor número de familias (Tabla 2), y el 78,5% de ellas presentan un *PMF* promedio, a través de los años, superior a $7,00 \text{ kg.pl}^{-1}$. Por otro lado, el ensayo que presentó menores valores promedio de *PMF* a través de los años de evaluación fue el *YM42*, con una producción entre 5,7% y 31,9% inferior a los demás, el mismo está compuesto por las procedencias Cerro Azul, Puerto Esperanza y Virasoro (Tabla 1), donde comparte esta última procedencia con el ensayo *YM49*, pero los materiales genéticos presentes en ambos ensayos fueron diferentes. A su vez, contiene mayor número de familias respecto a los demás ensayos (Tabla 2) pero solamente el 8,33% de las familias producen, en promedio a través de los años, más de $7,00 \text{ kg.pl}^{-1}$. Por otra parte, los ensayos que presentaron una producción promedio individual menos estable a través de los años fueron el *YM62* y el *YM63* durante el período de evaluación comprendido entre 2017 y 2018 (Figura 2). Estos ensayos presentaron un pico de producción en el año 2018, que en parte, podría deberse a que ambos ensayos fueron afectados durante el período de cosecha 2017 por una defoliación severa, cuyo agente causal es un hongo del género *Cylindrocladium spp* (Dummel *et al.*, 2017). Este hongo aparece en condiciones de alta humedad, poca ventilación y densidades de plantas muy altas (Ojeda *et al.*, 2016), condiciones bajo las cuales se encontraron estos ensayos, ya que 2017 fue un año de abundantes precipitaciones en el período de cosecha (2.707 mm anuales, descrito en sección 2.2), y han sido implantados a densidades mucho más altas (Tabla 2) que los demás. Esto ocasionó que el hongo haya tenido condiciones ideales para evolucionar y causar daños más severos en comparación a los demás ensayos. Por otro lado, al estudiar el comportamiento de los caracteres de copa (diámetro, altura y volumen), no se observaron diferencias importantes para los promedios fenotípicos entre ensayos. Siendo, el ensayo *YM48* el que presentó los mayores promedios individuales para los tres caracteres (Figura 4). Dicho ensayo, contiene genotipos de las procedencias Cerro Azul, Oberá, Puerto Mineral, Capão do

Leão y principalmente Virasoro (72%) (Tabla 1). Esta última procedencia también se encuentra en el YM37 representando un 40% de las familias y en el YM46 representando el 12% de las familias, aunque las progenies probadas en cada ensayo no son las mismas. Por lo que las diferencias observadas para los caracteres de copa podrían deberse a la diferencia en las progenies evaluadas.

En general, al observar los valores absolutos del peso de masa foliar por planta de yerba mate obtenidos en este estudio (Figura 4) y considerando, que no se cuenta con un patrón de comparación directo ya que no hay estudios a nivel de árbol individual, podríamos hacer alguna analogía con la media fenotípica de la provincia de Misiones. Según INYM (2020), la media fenotípica de la provincia en el período 2016-2020 fue de 4504 kg.ha⁻¹. Por lo tanto, se podría suponer, que adoptando una densidad de 2222 pl.ha⁻¹, una de las densidades más usadas en plantaciones comerciales (Burtnik, 2003) y también utilizadas en los ensayos de este estudio (Tabla 2) se obtendría un rendimiento promedio anual por planta de 2,03 kg.pl⁻¹, valor muy inferior a los obtenidos en este estudio. Esta baja productividad en plantaciones comerciales de yerba mate, podría deberse a un elevado número de plantas con un bajo rendimiento individual. En plantaciones comerciales, menos del 35% de las plantas en cultivo aportan más del 50% de la producción (Belingheri y Prat Kricun, 1995), en consecuencia, el mejoramiento genético del *PMF* es de suma importancia para el incremento de la productividad de las mismas.

Con respecto a las correlaciones fenotípicas, al ser estimadas directamente a partir de los valores medidos a campo, son el resultado de causas genéticas y ambientales. El análisis de las correlaciones fenotípicas en este estudio evidenció altas correlaciones entre el carácter *PMF* a través de los años de evaluación (Tabla 3). Estos resultados eran esperables, ya que el mismo carácter fue medido por tres años consecutivos a edades donde no deberían existir cambios muy grandes en la producción, ya que el inicio productivo del cultivo de yerba mate se produce con las primeras podas de formación, entre el tercer y cuarto año luego de su implantación, alcanzando su máximo de rendimiento entre el séptimo y octavo año, posteriormente las variaciones son debidas a causas climáticas o culturales (Kurtz *et al.*, 2014). Por otra parte, se obtuvieron correlaciones fenotípicas entre moderadas y altas entre los caracteres de copa (Tabla 3), las correlaciones fueron más altas con el volumen de copa, es decir, *AC-VC* y *DC-VC*, lo cual es razonable ya que el *VC* se conforma con la altura y el diámetro. Mientras que, entre los caracteres *AC* y *DC* las correlaciones fueron moderadas. No se han encontrado en la literatura trabajos a edades similares a las

reportadas en esta tesis. Sin embargo, trabajos como el de Rosse y Fernandes (2002) al evaluar plantas de yerba mate a los 3 años de edad, reportaron correlaciones fenotípicas mayores a las encontradas en este estudio. Por ejemplo, entre los caracteres *AC* y *DC* reportaron una correlación fenotípica de 0,94, entre los caracteres *AC* y *VC* de 0,92 y para los caracteres *DC* y *VC* de 0,96. Por último, en el presente estudio, se encontraron correlaciones fenotípicas moderadas entre los caracteres de copa y el peso de masa foliar, siendo las más altas (media=0,59) entre *PMF19* y *VC* (Tabla 3). Mayores valores de correlaciones fenotípicas entre la producción de hojas y las dimensiones de la copa fueron reportadas por Rosse y Fernandes (2002), quienes obtuvieron una correlación de 0,91 entre *AC* y *PMF*, una correlación de 0,94 entre los caracteres *DC* y *PMF* y de 0,96 entre los caracteres *VC* y *PMF*. También Resende *et al.* (2000) estimaron correlaciones fenotípicas entre la *AC* al año de edad y el *PMF* a los 3 años de edad, reportando valores entre 0,55 y 0,89; superiores a las encontradas en el presente trabajo de tesis. Los mayores valores de correlaciones reportadas por los autores podrían deberse a diferencias de edad, ya que realizaron evaluaciones con 1 y 3 años de edad; al tiempo que los ensayos evaluados en el presente estudio presentan entre 23 y 29 años de edad. Además, a partir de los 3 años de edad recién se comienzan a realizar las primeras podas de formación de la planta, razón por la cual los cortes a estas edades podrían ser más homogéneos, ya que aún no poseen una estructura de planta formada. Por otro lado, se debe considerar que los valores reportados, son correlaciones fenotípicas entre caracteres, en este sentido tienen poco valor práctico, son riesgosas y pueden conllevar a errores, pues incluyen la asociación entre caracteres tanto de naturaleza genética como ambiental. Por lo tanto, en este estudio, es importante conocer el componente genético de las mismas.

4.2. Comparación de los modelos estándar y espacial

Los modelos estadísticos que contemplan la correlación espacial entre los residuales se han utilizado en muchos programas de mejoramiento forestales (Gilmour *et al.*, 1997; Costa e Silva *et al.*, 2001; Dutkowski *et al.*, 2002; Ye y Jayawickrama 2008; Bian *et al.*, 2017; Chen *et al.*, 2018; Belaber *et al.*, 2019), ya que permiten discriminar variaciones debidas al ambiente que no pueden ser capturadas por los efectos de diseño *a priori* (ej. bloque) incluidos en un modelo estándar. Buscan mejorar la eficiencia de los análisis de datos reconociendo que la variación residual no es totalmente independiente y utilizan un modelo de varianza del error que se adapta a los patrones reales de variación del ensayo, para evitar sesgos en las estimaciones de parámetros genéticos

y predicciones de los valores de mejora. En la presente tesis, el modelo espacial con una estructura del error autoregresiva (AR1) presentó un mejor ajuste que el modelo estándar en la mayoría de los ensayos-caracteres analizados. El único trabajo encontrado en yerba mate comparando modelos fue Resende (2002), quien al estudiar el *PMF* durante dos cosechas a edades tempranas en progenies de polinización abierta afirma que el modelo espacial presentó un mejor ajuste que el estándar. Otras investigaciones publicadas por diversos autores para especies forestales, por ejemplo, Magnussen (1990); Gilmour *et al.* (1997); Costa e Silva *et al.* (2001); Dutkowski *et al.* (2002); Ye y Jayawickrama (2008) y Bian *et al.* (2017), al comparar varios modelos, concluyeron que el modelo que contempla la correlación espacial de los residuales (AR1) siempre obtuvo un mejor ajuste. En este estudio, gran parte de la eficiencia observada con el modelo espacial se debió a la disminución de la varianza residual y la varianza de parcela, respecto del modelo estándar. El término del error correlacionado espacialmente generalmente absorbió la mayor parte de la variación de parcela, y parte de la variación residual. Además, el modelo espacial redujo los errores estándares de la varianza aditiva y de la heredabilidad, y en el 30,7% del conjunto de datos las varianzas genéticas aditivas se volvieron significativas en comparación al modelo estándar (Tablas 4, 5, 6 y 7). La reducción en la varianza residual usando análisis espaciales fue reportada para rasgos de crecimiento en especies forestales, por ejemplo, Bian *et al.* (2017) señalaron que al estudiar el diámetro y altura de árboles, el modelo espacial redujo la varianza residual en 13 y 19%. Resultados similares fueron hallados por Dutkowski *et al.* (2002), Ye y Jayawickrama (2008), Cappa *et al.* (2015) y Belaber *et al.* (2019). De la misma manera, Dutkowski *et al.* (2006) reportaron reducciones en la varianza residual para una amplia variedad de características de crecimiento, calidad de tallo y rama, caracteres hojas y sanitarios. En este estudio, el modelo espacial redujo la varianza residual en un 100% en el ensayo *YM49* para los tres años, resultados similares fueron reportados por Dutkowski *et al.* (2002) para la altura en *Pinus radiata* a edades tempranas donde la varianza del error se volvió cero con el modelo espacial AR1 atribuyéndolo a autocorrelaciones bajas o sin varianza del error independiente. En el caso de este estudio las reducciones se debieron a las bajas autocorrelaciones encontradas. Por otro lado, con respecto a la varianza de parcela, trabajos como el de Dong *et al.* (2020) observaron que la estructura autoregresiva ajustada a los residuales absorbió la mayor proporción de varianza de parcela (> 80%), lo que confirmó los hallazgos previos de Costa e Silva *et al.* (2001) y Dutkowski *et al.* (2002) quienes también refirieron que el modelo AR1 absorbió la mayor proporción de varianza de parcela.

En este estudio, al pasar del modelo estándar al espacial, la varianza genética aditiva tuvo un efecto inconsistente en cuatro de los ensayos estudiados (*YM36*, *YM42*, *YM46* y *YM59*) es decir, que en algunos años la varianza aumentó y en otros disminuyó. Por otro lado, fue consistente el incremento de la varianza genética aditiva con el modelo espacial respecto del modelo estándar en tres ensayos (*YM37*, *YM47* y *YM48*) y fue consistente la reducción de la varianza genética aditiva con el modelo espacial en tres ensayos (*YM49*, *YM62* y *YM63*) (Tablas 4, 5, 6 y 7). Esta falta de consistencia del comportamiento de la varianza aditiva al pasar de un modelo a otro, es coincidente con estudios experimentales en un gran número de ensayos y variables que han demostrado que es posible un aumento o una disminución de la varianza aditiva utilizando análisis espaciales (Costa e Silva *et al.*, 2001; Dutkowski *et al.*, 2002, 2006; Ye y Jayawickrama, 2008; Cappa *et al.*, 2015; Bian *et al.*, 2017; Chen *et al.*, 2018; Belaber *et al.*, 2019; Dong *et al.*, 2020). Por ejemplo, Dong *et al.* (2020) al estudiar la altura y el diámetro en *Larix kaempferi* reportaron que la varianza genética aditiva disminuyó para ambos caracteres, en un 23,1% y 27,3% con el análisis espacial. Resultados similares fueron reportados por Dutkowski *et al.* (2002) y Chen *et al.* (2018) en los mismos caracteres. Por su parte, Resende (2002) reportó incrementos en las estimaciones de la varianza aditiva y en la heredabilidad con el modelo espacial al estudiar el peso de masa foliar en yerba mate. De la misma manera, se han obtenido estimaciones más altas de varianza aditiva utilizando análisis espaciales en especies forestales para caracteres de crecimiento. Por ejemplo, Ye y Jayawickrama (2008) reportaron aumentos entre 12% y 20% para el 97% del conjunto de datos analizados y aumentos del 100 al 160% para el conjunto restante, resultados similares fueron publicados por Bian *et al.* (2017). Dutkowski *et al.* (2002) indicaron que la inconsistencia del comportamiento de la varianza aditiva se debió a los altos errores independientes encontrados. La misma inconsistencia fue reportada por Chen *et al.* (2018) quienes además observaron que la disminución en la varianza genética aditiva puede ser causado por la confusión del efecto genético con la variación espacial, entre otros factores de diseño experimental. En el presente estudio, las inconsistencias en la varianza genética aditiva al pasar del modelo estándar al espacial podrían deberse a los altos errores independientes encontrados (Tablas 4, 5, 6 y 7).

Por último, al mejorador le interesa saber si la implementación del modelo estándar y el espacial producen cambios importantes en los *rankings* genéticos de los individuos, o si existe una alta correlación entre ambos *rankings*. En el presente estudio, las correlaciones de Spearman entre los valores de mejora obtenidos con ambos modelos para los caracteres *PMF*, *AC*, *DC* y *VC* (Tabla 8) fueron en general altas ($r \geq 0,95$) indicando *rankings* similares entre estos modelos. Sin embargo, en el 28% de

los casos analizados ($r < 0,95$) el modelo espacial produjo mayores cambios en el *ranking* genético. Esto significa que el valor de mejora individual estimado con ambos modelos fue diferente, por lo tanto, las selecciones individuales que se realicen también lo serán. Zas (2008) menciona que si no se tiene en cuenta la heterogeneidad espacial, esta puede afectar notablemente la estimación de los efectos genéticos, modificando el *ranking*. Esta alteración del *ranking* puede tener importantes consecuencias en los procesos de selección y mejora, ya que puede conducir a descartar genotipos con altos valores genéticos y seleccionar otros con valores de mejora inferiores, resultando en una pérdida potencial de ganancia genética. Dutkowski *et al.* (2006) mencionan que las ganancias genéticas obtenidas por el uso del modelo espacial, en ciertas circunstancias, podrían ser más grandes que aquellas obtenidas con el modelo estándar. Además, Costa e Silva *et al.* (2001) reportaron que en algunos ensayos, el análisis espacial mejoró la precisión de la predicción de los valores genéticos, lo cual fue acompañado por importantes cambios en el *ranking* genético.

Finalmente, en este estudio los resultados indicaron que el uso del modelo espacial es apropiado para todos los conjuntos de datos analizados dado su mejor ajuste general (LRT). También, se pudo comprobar una disminución en la varianza residual y de parcela, disminución en los errores estándares de la varianza genética aditiva y heredabilidades, incrementos en la heredabilidad, aumentos en la significancia de la varianza aditiva y cambios en los *rankings* obtenidos con ambos modelos para algunos conjuntos de datos detectados por las correlaciones de Spearman. Por ello, el uso del modelo espacial en el presente trabajo de tesis, fue un factor de importancia para la selección de genotipos de yerba mate.

4.3. Relevancia de la varianza aditiva y parámetros genéticos

El delineamiento de estrategias eficientes de mejoramiento depende, fundamentalmente, del conocimiento del control genético de los caracteres a ser mejorados. En tal sentido, los resultados obtenidos en la población evaluada de progenies de polinización abierta de yerba mate muestran que, en general hay valores muy disímiles de varianza genética aditiva para el carácter *PMF*. Para los caracteres de copa, los valores de varianza genética aditiva fueron bajos y en general bastantes similares para los ensayos evaluados. Para todos los caracteres en estudio la varianza aditiva fue siempre menor a la varianza residual y en general mayor a la de parcela. El componente aditivo, transferido a las siguientes generaciones vía sexual, es el más importante, ya que es la principal causa del parecido entre padres e hijos. Es la única

fuerza de variación genética que se puede utilizar para la mejora futura de las plantas mediante la selección recurrente (Cotterill *et al.*, 1987). Los valores de varianza genética aditiva encontrados en este estudio para el carácter *PMF* son consistentes con los reportes Sturion y Resende (2005, 2010) y superiores a los presentados por Simeão *et al.* (2002) para progenies de polinización abierta en yerba mate en el Sur de Brasil. Por ejemplo, Sturion y Resende (2010), encontraron valores promedios de varianza aditiva de 2,68 cuando analizaron 140 progenies de polinización abierta en yerba mate a los 6 años de edad. Por otro lado, Simeão *et al.* (2002) al evaluar 164 progenies de ocho procedencias diferentes para el carácter *PMF* a los tres años de edad reportaron valores de varianzas genéticas aditivas entre 0,01 y 0,07.

La heredabilidad de un carácter cuantitativo en una población es el parámetro genético de mayor importancia, ya que determina la estrategia a ser usada en el mejoramiento de ese carácter. Su función más importante en el estudio genético del carácter es su papel predictivo del valor genético (Falconer, 1987; Vencovsky y Barriga, 1992). En este sentido, los ensayos *YM48* y *YM59* presentaron, en general, los mayores valores de heredabilidad para el carácter *PMF* a través de los años y el ensayo *YM48* presentó los mayores valores de heredabilidades para los caracteres de copa, esto se relaciona con mayores varianzas aditivas y menores varianzas residuales en comparación a los demás ensayos (Tablas 4, 5, 6 y 7). Las menores heredabilidades se manifestaron en diferentes ensayos de acuerdo al carácter, producto de menores varianzas aditivas y varianzas residuales intermedias respecto a otros ensayos.

Las bajas a moderadas heredabilidades individuales del carácter *PMF* obtenidas en el presente estudio, fueron comparables a las reportadas por otros autores en progenies de yerba mate de polinización abierta. Por ejemplo, Sturion y Resende (1999) reportaron valores de heredabilidades en sentido estricto de 0,19 al evaluar progenies de medios hermanos a los 5,8 años de edad. Igualmente, Sturion *et al.* (2003) al evaluar el *PMF* a los 5 años de edad reportando un valor de heredabilidad en sentido estricto de 0,19. Por otro lado, Floss *et al.* (2003) al evaluar el *PMF* a los 6 años de edad para dos procedencias obtuvieron heredabilidades de 0,03 y 0,23. A su vez, Resende *et al.* (2000) al evaluar el *PMF* en 36 progenies de polinización abierta en yerba mate a las edades de 6, 7 y 9 años, reportaron heredabilidades de 0,19; 0 y 0,11, respectivamente. Por otro lado, Rosse y Fernandes (2002) al evaluar 64 progenies de yerba mate obtuvieron heredabilidades en sentido estricto de 0,28 para el *PMF* evaluado a los 4 años de edad. En otro estudio, Simeão *et al.* (2002) al evaluar *PMF* en 3 sitios, a los 3 años de edad, obtuvieron un valor de heredabilidad promedio superiores (0,38) al

encontrado en la presente tesis. También, Floss *et al.* (2003b) evaluaron el *PMF* en progenies en dos sitios del sur de Brasil a los 4 y 5,6 años de edad, obteniendo valores de heredabilidad de 0,30 y 0,33 para los 4 años de edad, y valores de heredabilidad de 0,17 y 0,25 para la edad de 5,6 años. Sturion y Resende (2010) reportaron para el *PMF* evaluado a los 6 años de edad un valor de heredabilidad de 0,22, valor similar a los encontrados en el presente estudio. Sturion *et al.* (2017) estimaron una heredabilidad individual de 0,17 para el *PMF* a los 18,5 años de edad, valor y edades similares a las del presente estudio. Sin embargo, Wendling *et al.* (2018) obtuvieron valores de heredabilidades significativamente superiores a los reportados en el presente estudio, cuando evaluaron el carácter *PMF* a los 2,5; 4,5; 6,5 y 18,7 años de edad obteniendo así valores de heredabilidades en sentido estricto de 0,59; 0,79; 0,88 y 0,65, respectivamente. El bajo a moderado control genético encontrado en el presente trabajo para el carácter *PMF* podría disminuir la exactitud de la selección y como consecuencia las ganancias genéticas. En cuanto a los caracteres de copa, presentaron heredabilidades individuales entre bajas y altas en el presente estudio, las cuales fueron comparables a las obtenidas por otros autores a diferentes edades. Por ejemplo, Rosse y Fernandes (2002) reportaron valores de heredabilidades de 0,37; 0,41 y 0,21 a los 4 años de edad para los caracteres *AC*, *DC* y *VC*, respectivamente. Mientras que Sturion *et al.* (1999) reportaron valores menores a los encontrados en este estudio, estimando heredabilidades en sentido estricto a los 5,8 años de edad para los caracteres *AC*, *DC* y *VC* de 0,05; 0,02 y 0,07 respectivamente.

Con respecto al coeficiente de variación genético aditivo (\widehat{CV}_a), el cual expresa la relación porcentual entre la desviación aditiva y la media del carácter en cuestión, presentó mayores valores promedio para el carácter *PMF* en el ensayo *YM59*. Esto podría deberse a que los valores de varianzas genéticas aditivas fueron superiores a los demás ensayos y sus medias fenotípicas fueron similares. En general, los valores de \widehat{CV}_a obtenidos en este estudio para el *PMF* en los distintos ensayos fueron menores a los reportados en los trabajos publicados, los cuales muestran estimaciones muy dispares. Por ejemplo, Sturion *et al.* (2017) reportaron un valor de \widehat{CV}_a 37,2% a la edad de 18,5 años. Mientras que, Wendling *et al.* (2018) para la misma edad reportaron un valor mucho mayor (67,9%). Por otro lado, a la edad de 5,8 años Sturion *et al.* (1999) reportaron un valor de \widehat{CV}_a de 49,6%. Sin embargo, Rosse y Fernandes (2002) al evaluar el *PMF* a los 4 años de edad reportaron un valor mucho mayor (73,5%). Mientras que, Floss *et al.* (2003) al evaluar el *PMF* a los 6 años de edad reportaron valores mucho menores (22,5% y 11,6% para dos procedencias) y en concordancia con los resultados hallados en este estudio. También, Floss *et al.* (2003b) evaluaron el *PMF* en progenies

en dos sitios del sur de Brasil a los 4 y 5,6 años de edad, obteniendo valores de \widehat{CV}_a 41,8% y 46,7% para los 4 años de edad, y valores de \widehat{CV}_a de 24,1% y 42,1% para la edad de 5,6 años. Por otro lado. Simeão *et al.* (2002) al evaluar progenies en 3 sitios diferentes de Brasil a los 3 años de edad obtuvieron valores disímiles de \widehat{CV}_a para el *PMF* (33,8%, 75,1% y 52,2%).

En cuanto a los caracteres de copa, los valores de \widehat{CV}_a obtenidos para el carácter *AC* fueron similares a los obtenidos para *DC*, pero el *VC* presentó valores aproximadamente dos veces mayor. Esto se debería a que en caracteres como el *VC*, creados a partir de combinaciones multiplicativas o aditivas de otros, como la *AC* y el *DC* de la planta, el \widehat{CV}_a podría ser más grande que para los caracteres que les dieron origen. En cuanto a los valores de \widehat{CV}_a obtenidos en el presente estudio para los caracteres de copa, fueron menores a los valores reportados por otros autores. Por ejemplo, Rosse y Fernandes (2002) al evaluar progenies a los 4 años de edad reportaron valores de \widehat{CV}_a para la *AC* de 29,3%, 36,3% para el *DC* y 78,1% para el *VC*. Valores similares fueron reportados por Sturion *et al.* (1999) a la edad de 5,8 años donde para la *AC* obtuvieron valores de \widehat{CV}_a de 24,2%, para el *DC* de 28,9% y para el *VC* de 59,2%. Finalmente, el coeficiente de variación genético aditivo en este estudio, reveló la existencia de mayor variabilidad genética para el *PMF* y *VC*. Según Sebbenn (1998), coeficientes de variación genética aditiva mayores al 10% son considerados altos. Mientras mayor sea este valor, es más factible encontrar individuos que proporcionen mayores ganancias por selección. Por lo tanto, es factible obtener avances por selección sobre los caracteres aquí estudiados.

4.4. Correlaciones genéticas

Las correlaciones genotípicas son empleadas para orientar programas de mejoramiento por ser las únicas de naturaleza heredable (Falconer y Makay, 1996; Vencovsky y Barriga, 1992; Mariotti, 1986). Las correlaciones genéticas entre las sucesivas mediciones del mismo carácter sobre un individuo nos dan una medida de la fortaleza o confiabilidad de la relación entre estos registros repetidos. Los resultados encontrados en la presente tesis, revelaron moderadas a altas correlaciones genéticas aditivas (\hat{r}_a) entre el carácter *PMF* evaluado durante tres años consecutivos (Tabla 9), reflejando un comportamiento similar de las progenies en los diferentes años de cosecha. Correlaciones más bajas a las encontradas en el presente estudio fueron

reportadas por Sturion y Resende (2005), quienes determinaron una correlación genética aditiva de 0,40 al evaluar el peso de masa foliar en yerba mate durante tres cosechas consecutivas en ensayos a edades tempranas (2, 4 y 6 años de edad), atribuyendo las bajas correlaciones a la presencia de una alta interacción entre progenies-cosechas. Sin embargo, se debe diferenciar que las evaluaciones se realizaron sobre plantas pequeñas y en pleno crecimiento, a diferencia de las realizadas en el presente trabajo de tesis, donde las evaluaciones fueron hechas sobre material adulto (entre 23 y 29 años). Por otro lado, Wendling *et al.* (2018) estudiaron el comportamiento a diferentes edades de las correlaciones genéticas aditivas para el peso de masa foliar en progenies de polinización abierta de yerba mate. Dichos autores, observaron que las correlaciones genéticas aditivas se incrementaban con la edad de medición, $\hat{r}_a=0,09$ entre las edades 2,5 y 18,7; $\hat{r}_a=0,41$ entre las edades 4,5 y 18,7; y $\hat{r}_a=0,90$ entre las edades 6,5 y 18,7, concluyendo que es factible realizar una selección temprana a los 6,5 años de edad por las altas correlaciones encontradas. Por consiguiente, el conocimiento de las correlaciones genéticas edad-edad es de suma utilidad, ya que permitirían predecir el comportamiento del *PMF* a través de su evaluación a edades tempranas. Por lo tanto, en futuros ensayos dentro del programa de mejoramiento de yerba mate del INTA, se debe considerar la posibilidad de realizar evaluaciones y selecciones en edades tempranas. Estas selecciones contribuirían al acortamiento del intervalo generacional permitiendo obtener mayores ganancias por unidad de tiempo. Por otra parte, mediciones a edades más avanzadas permitirán determinar la precisión de estas correlaciones tempranas.

El conocimiento de las correlaciones genéticas entre caracteres reviste importancia porque indica como la selección por un carácter podría afectar el comportamiento promedio en otro. Por ejemplo, se podrían saber los efectos que se tendría sobre el peso de masa foliar si sólo se seleccionara por volumen de copa. Además, son especialmente útiles cuando se quiere mejorar caracteres difíciles y costosos de medir pero que presentan altas correlaciones genéticas aditivas con otros más sencillos de evaluar y, por ende, de menor costo de medición. En este estudio, los caracteres de copa presentaron correlaciones genéticas altas entre ellos en los diferentes ensayos evaluados (Tabla 9). Según White *et al.* (2007), una de las razones por la cual diferentes mediciones de tamaño en plantas están fuerte y positivamente correlacionadas, es debido a que estos caracteres están funcionalmente relacionados. Las altas correlaciones genéticas aditivas encontradas en este trabajo de tesis indican que la selección en cualquiera de los caracteres tendría una respuesta correlacionada positiva en los otros caracteres. Valores similares a los obtenidos en este estudio, fueron

reportados por Rosse y Fernandes (2002) en plantas de yerba mate a los 3 años de edad, obteniendo un valor de correlación genética de 0,97 para los caracteres *AC* y *DC*, y un valor de correlación de 0,99 para la relación entre la *AC* y el *DC* con el *VC*. Según Fernandes *et al.* (2000) el carácter *AC*, a cualquier edad, no tiene importancia directa su mejoramiento, sin embargo, cuando se trata de una respuesta correlacionada entre diferentes caracteres a diferentes edades, la *AC* puede ser de gran importancia, por ejemplo, si existe una correlación entre este carácter a edades tempranas con el peso de masa foliar en la etapa de plena producción.

Las correlaciones genéticas aditivas entre los caracteres de copa y *PMF19* obtenidas en el presente estudio fueron altas (Tabla 9) y similares a las reportadas por otros autores. En este sentido, Sturion *et al.* (1997, 1999) concluyeron que el *VC* puede ser utilizado favorablemente para la selección del peso de masa foliar a la edad de 5,8 años, debido a las altas correlaciones genéticas encontradas entre estos caracteres ($\hat{r}_a=0,97$). Además, destacaron que la altura y el diámetro son ineficientes debido a su menor correlación genética aditiva con el *PMF* y por reducir las ganancias genéticas a través de la selección indirecta. Por otro lado, al evaluar ensayos de 3 años, Rosse y Fernandes (2002) obtuvieron correlaciones genéticas superiores a 0,95 entre los caracteres de copa y el *PMF*, y una mayor correlación entre el *VC* y *PMF* (0,99). Sin embargo, dichos autores concluyeron que se deben considerar a la altura y al diámetro de copa para la evaluación del peso, ya que representan mejor la variación presente, siendo de fácil medición y sujetos a menores errores de medición. Según Resende (2002), en presencia de una correlación genética de alta magnitud, el cambio en un carácter a través de la selección, promueve cambios significativos en otros caracteres correlacionados. En el presente trabajo de tesis las altas correlaciones genéticas de los caracteres de copa, especialmente el *VC* con el *PMF* expresan que sería posible realizar una selección indirecta para el *PMF* a través de estos caracteres. Pero, se debería tener en cuenta que los caracteres de copa en estudio presentaron escasa variación aditiva a la edad evaluada, por lo tanto, podría resultar arriesgado basar la selección en estos caracteres para el peso de masa foliar en edades adultas. Por lo tanto, en futuros ensayos se debería evaluar la correlación de estos caracteres a edades más tempranas, donde los caracteres de copa no se encontrarían fuertemente influenciados por el manejo, y por ello, la presencia de varianza aditiva podría ser mayor. En general, las altas correlaciones genéticas aditivas reportadas en el presente estudio podrían atribuirse a dos causas principales. En primer lugar, podría deberse a que las evaluaciones se realizaron en años consecutivos, es decir en intervalos de tiempos cortos y donde no deberían existir cambios mayores en la producción. Y, en segundo

lugar, como fue mencionado anteriormente en la sección 4.1 podría deberse a la edad en que las plantas fueron evaluadas (entre 23 y 29 años), edades donde la producción de hoja no debería sufrir grandes variaciones salvo en condiciones particulares.

4.5. Ganancias genéticas y selección

Las ganancias genéticas estimadas dependen principalmente del tamaño de la población, el número de individuos probados dentro de la familia, la precisión de las pruebas de progenie y la proporción de varianzas genéticas (Zobel y Talbert, 1988). En Argentina, aún no se han realizado trabajos de estimaciones de ganancias genéticas para *PMF* en yerba mate, siendo el presente estudio el primero en reportarlo. Las ganancias genéticas estimadas para la población de yerba mate evaluada (Tabla 10) son comparables a las reportadas por Sturion *et al.* (2017) y Floss *et al.* (2003). Por ejemplo, Sturion *et al.* (2017) obtuvieron una ganancia promedio del 45% para el *PMF* al seleccionar los mejores individuos en progenies de polinización abierta de yerba mate en el sur de Brasil a los 18,5 años de edad aplicando una intensidad de selección del 7%. Con la misma intensidad de selección, Floss *et al.* (2003) a los 6 años de edad obtuvieron ganancias genéticas del 44% para el mismo carácter en progenies de yerba mate. Por otro lado, Sturion y Resende (2005) al seleccionar en progenies de yerba mate a los 6 años de edad reportaron ganancias inferiores a las de este trabajo de tesis (entre 8,06% y 9,28%). Ganancias genéticas sensiblemente superiores (59,5%) a las reportadas en esta tesis fueron obtenidas por Sturion *et al.* (1999) al utilizar una intensidad del 2,2% en la selección de individuos provenientes de progenies de polinización abierta. La disparidad de resultados encontrados en la bibliografía, permite visualizar que las ganancias obtenidas en el presente estudio se encuentran dentro del rango aceptable para la edad evaluada.

El principal objetivo de los programas de mejoramiento es obtener un *ranking* único a partir del cual seleccionar los mejores individuos dentro de toda la población de mejora disponible. En el presente trabajo, esto no fue factible por la falta de conexión genética, debiendo seleccionarse dentro de cada ensayo como población individual. Uno de los inconvenientes de aplicar la misma intensidad de selección para cada ensayo es que aquellos de baja heredabilidad podrían estar aportando un número importante de individuos a la población seleccionada. Como es el caso del ensayo *YM46* cuya heredabilidad fue de 0,11 y aportó un alto número de individuos. Mientras que, ensayos con mayores heredabilidades podrían resultar en un menor aporte de árboles selectos, por ejemplo, el *YM63* (Tablas 6 y 10).

En este estudio, las diferentes intensidades de selección permitirán dar continuidad al programa de mejoramiento del INTA a través de diferentes estrategias de utilización de dichas selecciones. La primera de ellas, consistiría en la implantación de ensayos de progenies de polinización abierta a partir del material femenino seleccionado a una intensidad del 10% (Tabla 10). La segunda estrategia consistiría en establecer ensayos clonales a partir de individuos masculinos y femeninos seleccionados al 5% (Tabla 10), esto permitiría la inclusión de las plantas masculinas que de otra manera no serían evaluadas. Otra de las estrategias, con las selecciones realizadas al 1%, se implementaría un esquema de cruzamientos controlados que permitiría evaluar la capacidad de combinación general y específica tanto de los progenitores femeninos como masculinos. Para ello, previamente sería necesario efectuar una caracterización de la biología reproductiva de las plantas de yerba mate a cruzar. Los nuevos ensayos, obtenidos a partir de las diferentes intensidades de selección, deben estar conectados genéticamente y ser instalados en diferentes ambientes de la región yerbatera, habilitando el estudio de la interacción genotipo ambiente que no fue posible evaluar en esta tesis. Finalmente, como respuesta inmediata al sector productivo, se podría constituir un Huerto Semillero Clonal con las mejores selecciones femeninas y masculinas obtenidas en este trabajo.

5. CONCLUSIONES

El presente estudio ha comprendido la estimación de componentes de varianzas y covarianzas genéticas del peso de masa foliar y de caracteres de copa en progenies de yerba mate del INTA mediante el uso de modelos mixtos. Los parámetros genéticos obtenidos permitieron conocer el comportamiento de la población de mejora y delinear estrategias de uso de la información generada. Más específicamente, el estudio realizado permitió entre otras cosas, cuantificar la variación genética de la población, siendo las principales conclusiones:

El modelo mixto de árbol individual con una estructura de primer orden autoregresiva para filas y columnas (modelo espacial) produjo un mejor ajuste que el modelo con una estructura de covarianza del error simple (modelo estándar) para el carácter peso de masa foliar, altura de copa, diámetro de copa y volumen de copa. Sería conveniente que futuras investigaciones incorporen modelos que contemplen la competencia a nivel genético y residual dada la tendencia a incrementar la densidad de plantación en yerba mate.

El control genético del peso de masa foliar fue de baja a moderada magnitud. Los valores de coeficientes de variación genético aditivo indican que la variación debida a los efectos aditivos de los genes es adecuada para identificar genotipos superiores. De modo que, seleccionar individuos en función de sus valores genéticos individuales y los efectos de procedencia sería apropiado para aumentar la producción masiva de hojas de yerba mate.

Los caracteres de copa han presentado escasa variación aditiva, posiblemente debido a estar muy influenciados por el manejo. Sería adecuado realizar evaluaciones a edades tempranas donde la variabilidad podría ser mayor dada la menor influencia de las prácticas de manejo sobre las plantas.

Las correlaciones entre *rankings* genéticos individuales fueron altas para los tres años de evaluación del peso de masa foliar, indicando estabilidad en el *ranking* de los genotipos evaluados. La medición por tres años consecutivos del peso de masa foliar fue adecuada para las edades estudiadas, siendo probable que a edades menores se requieran más años de evaluación debido a que las plantas se encuentran en la etapa de formación de copa.

Las correlaciones genéticas entre el peso de masa foliar y el volumen de copa fueron altas en los tres ensayos evaluados, permitiendo la selección indirecta de

individuos con mayores ganancias en peso de masa foliar mediante la evaluación del volumen de copa. Sería apropiado extender dichas evaluaciones a toda la población estudiada, de manera de corroborar las correlaciones obtenidas y, posteriormente utilizar el volumen de copa para la selección indirecta del peso de masa foliar.

Se han identificado individuos genéticamente superiores que podrán ser utilizados por el programa de mejoramiento de yerba mate del INTA para conformar nuevos ensayos clonales y de progenies, tanto de polinización abierta como controlada. Y también un nuevo huerto semillero clonal, como fuente de provisión de material de propagación al sector productivo.

Finalmente, los conocimientos logrados en la presente tesis sientan las bases para las próximas etapas del mejoramiento de la especie, orientado a la productividad. No obstante, investigaciones recientes en el desarrollo de nuevas aplicaciones y usos, especialmente en el campo de la nutracéutica, podrían ampliar el espectro de los objetivos de mejora visualizados hasta el momento. En este sentido, variables ligadas a la cuantificación de componentes fitoquímicos podrían ser incorporadas a los criterios de selección en las poblaciones actuales y futuras que integran el programa de mejora de yerba mate que conduce el INTA.

6. BIBLIOGRAFÍA

Anesini C, Turner S, Cogoi L, Filip R. 2012. Study of the participation of caffeine and polyphenols on the overall antioxidant activity of mate (*Ilex paraguariensis*). *LWT-Food Sci Technol* 45(2):299e–304e.

Azevedo Cortés Efig L. 2008. Compostos bioativos do material resinoso, subproduto do processamento da erva-mate (*Ilex paraguariensis* A. St. Hil.). Tesis para optar al grado de Doctor en Tecnología de Alimentos. Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Brasil.

Bastos DHM, Fornari AC, Queiroz YS, Torres AFS. 2006. Bioactive compounds content of chimarrão infusions related to the moisture of yerba mate (*Ilex Paraguariensis*) leaves. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 49 (3), 399–404. <https://doi.org/10.1590/S1516-89132006000400007>.

Belaber EC, Gauchat ME, Rodríguez GH, Borralho NM, Cappa EP. 2019. Estimation of genetic parameters using spatial analysis of *Pinus elliottii* Engelm. var. *elliottii* second-generation progeny trials in Argentina. *New Forests* 50, 605–627.

Belaber EC, Gauchat ME, Schoffen CD, Muñoz F, Borralho NM, Sanchez L, Cappa EP. 2021. Accounting for competition in multi-environment tree genetic evaluations: a case study with hybrid pines. *Annals of Forest Science* 78, 2. <https://doi.org/10.1007/s13595-020-01015-2>

Belingheri LD y Prat Kricun SD. 1995. Evaluación preliminar de clones y progenies clonales de yerba mate en San Vicente, Misiones, Argentina. En: *Erva-mate. Biología e cultura no Cone Sul*. Porto Alegre, Ed. Universidade UFRGS. p. 151-156.

Belingheri LD, Prat Kricun SD. 1997. Programa de mejoramiento genético de la yerba mate en el INTA. In: CONGRESSO SUL AMERICANO DA ERVA-MATE, 1.; REUNIÃO TÉCNICA DO CONE SUL SOBRE A CULTURA DA ERVA-MATE, 2, 1997, Curitiba. Anais. Colombo: EMBRAPA-CNPQ, 1997. 467p. (EMBRAPA--CNPQ, Documentos, 33).

Bian L, Zheng R, Su S, Lin H, Xiao H, Wu HX, and Shi J. 2017. Spatial analysis increases efficiency of progeny testing of Chinese fir. *J. For. Res.* 28(3): 445–452. [doi:10.1007/s11676-016-0341-z](https://doi.org/10.1007/s11676-016-0341-z).

Bixby M, Spieler L, Menini T, Gugliucci A. 2005. *Ilex paraguariensis* extracts are potent inhibitors of nitrosative stress: a comparative study with green tea and wines using a protein nitration model and mammalian cell cytotoxicity. *Life Science*, 77, pp. 345-358.

Borrvalho NMG. 1995. The impact of individual tree mixed models (BLUP) in tree breeding strategies. In: Potts, B.M., Borrvalho, N.M.G., Reid, J.B., Cromer, R.N., Tibbits, W.N., Raymond, C.A. (Eds.), *Eucalypts plantations: Improving fiber yield and quality*. Proceedings of the CRC-IUFRO conference, 12-24 February 1995, Hobart, Tasmania, Australia. Pp 141-145.

Burtnik OJ. 2003. *Manual del pequeño yerbatero correntino*. INTA, AER Santo Tomé, Corrientes, Argentina. 58 p.

Cansian RL, Mossi AJ, Mazutti M, Oliveira JV, Paroul N, Dariva C, Echeverrigaray S. 2008. Semi-volatile Compounds Variation among Brazilian Populations of *Ilex paraguariensis* St. Hil. *Braz. arch. biol. technol.* v.51 n.1: pp.175-181.

Cappa EP y Cantet RJC. 2006. Bayesian inference for normal multiple trait individual tree models with missing records via Full Conjugate Gibbs. *Canadian Journal of Forest Research*. *Canadian Journal of Forest Research*, 36: 1276-1285.

Cappa EP, Marcó MA, Nikles DG, Last IA. 2012. Performance of *Pinus elliottii*, *Pinus caribaea*, their F₁, F₂ and backcross hybrids and *Pinus taeda* to 10 years in the Mesopotamia region, Argentina. *New For* 44:197–218.

Cappa EP, Muñoz F, Sanchez L, Cantet RJC. 2015. A novel individual-tree mixed model to account for competition and environmental heterogeneity: a Bayesian approach. *Tree Genetics and Genomes* 11(6):1–15.

Cardozo Jr EL, Donaduzzi CM, Ferrarese-Filho O, Friedrich JC, Gonela A, Sturion JA. 2010. Quantitative genetic analysis of methyl xanthines and phenolic compounds in mate progenies. *Pesq. agropec. bras.* Brasília, v.45, n.2, p.171-177.

Carvalho PER. 2003. *Espécies florestais brasileiras* (Brasília; Embrapa/Informação Tecnológica; Colombo; PR: Embrapa Florestas, Ed.).

Cascales J, Bracco M, Poggio L, Gottlieb AM. 2014. Genetic diversity of wild germplasm of “yerba mate” (*Ilex paraguariensis* St. Hil.) from Uruguay. *Genetica* 142: 563–573.

Chen Z, Helmersson A, Westin J, Karlsson B, and Wu HX. 2018. Efficiency of using spatial analysis for Norway spruce progeny tests in Sweden. *Annals of For. Sci.* 75(1): 2. *Ann. For. Sci.* doi:10.1007/s13595-017-0680-8.

Choi YH, Sertic S, Kim HK, Wilson EG, Michopoulos F, Lefeber AW, Erkelens C, Prat Kricun SD, Verpoorte R. 2005. Classification of *Ilex* species based on metabolomic fingerprinting using nuclear magnetic resonance and multivariate data analysis. *J Agric Food Chem.* 53(4): 1237-45. doi: 10.1021/jf0486141. PMID: 15713047.

Coelho C, De Araujo MT, Schenkel E. 2002. Populational diversity on leaf morphology of maté (*Ilex paraguariensis* St. Hil., Aquifoliaceae). *Braz Arch Biol Technol*, 45:47-51.

Costa RB, Resende MDV, Contini AZ, Rego FLH, Roa RAR, Martins WJ. 2005. Avaliação genética dentro de indivíduos de erva-mate (*Ilex paraguariensis* St. Hil.), na região de Caarapó, MS, pelo procedimento REML/BLUP. *Ciência Florestal*, Santa Maria, v.15, n.4, p.371-376.

Costa Silva J, Dutkowski GW, Gilmour AR. 2001. Analysis of early tree height in forest genetic trials is enhanced by including a spatially correlated residual. *Canadian Journal of Forest Research*, 31: 1887-1893.

Cotterill PP, Dean CA, Wyk VG. 1987. Additive and dominance genetic effects in *Pinus pinaster*, *P. radiata* and *P. elliottii* and some implications for breeding strategy. *Silvae Genetica* 36:221-232.

Dalurzo HC. 2017. Labranza. Influencia sobre parámetros del suelo y la compactación, la sustentabilidad del nicho de la yerba mate. En: Capellari, P.L. et al. *Yerba mate, reseña histórica y estadística, producción e industrialización en el siglo XXI*. Consejo Federal de Inversiones: Ciudad Autónoma de Buenos Aires, pp. 129-152.

De la Mata R, Zas R. 2010. Transferring Atlantic maritime pine improved material to a region with marked Mediterranean influence in inland NW Spain: a likelihood-based approach on spatially adjusted field data. *Eur J For Res* 129(4):645–658.

Dong L, Xie Y, Wu HX, and Sun X. 2020. *Spatial and competition models increase the progeny testing efficiency of Japanese larch*. *Canadian Journal of Forest Research*. 50(12): 1373-1382. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2020-0007>

Dummel DM, Agostini JP, Kornowski MV. 2017. Determinación del organismo asociado a la defoliación de *Ilex paraguariensis* A. St.-Hil. Libro de Resúmenes: 4° Congreso Argentino de Fitopatología en Córdoba: Asociación Civil Argentina de Fitopatólogos.

Dutkowski GW, Costa e Silva J, Gilmour AR, Lopez GA. 2002. Spatial analysis methods for forest genetic trials. *Canadian Journal of Forest Research*, 32:2201-2214.

Dutkowski GW, Costa e Silva J, Gilmour AR, Wellendorf H, Aguiar A. 2006. Spatial analysis enhances modelling of a wide variety of traits in forest genetic trials. *Canadian Journal of Forest Research*, 36: 1851-1870.

Falconer DS. 1974. Introducción a la genética cuantitativa. Cuarta impresión en español. Compañía Editorial Continental. D. F., México.

Falconer DS. 1987. Introdução à genética quantitativa. Tradução de Silva MA. & Silva JC. Universidade Federal de Viçosa. Viçosa, Imprensa Universitária, 1987. 279p. (Original em inglês). Fehr, W. R.; Caviness RE, Burmood DT, PENNINETON JS. Stage of development descriptions for soybeans (*Glycyne max* L. Merrill). *Crop Sci*, Madison, v. 11, n. 6, p. 929-93, 1971.

Falconer DS y Mackay TFC. 1996. Introduction to Quantitative Genetics, fourth ed. Longman Green, Harlow, Essex, UK.

Fernandes JSC, Ushiwata S, Daminelli R, Gabardo J, Kobiyama M, Maccari Junior A, Resende RMS, Resende MDV, Sturion JA. 2000. Estimativas de parâmetros relacionados ao melhoramento genético da erva-mate: possibilidade de seleção precoce. *Scientia Agraria*, Curitiba, v. 1, n. 1-2, p. 45-53.

Ferreira AG, Kaspariy R, Ferreira HB, Rosa LM. 1983. Proporção de sexo e polinização em *Ilex paraguariensis* St. Hil. *Brasil Florestal* 53: 29–33.

Filip R, Ferraro GE, Bandoni AL, Bracesco N, Nunes E, Gugliucci A, Dellacassa E. 2011. Mate (*Ilex paraguariensis*). In: Imperato F (ed) Recent advances in phytochemistry. Research Signpost, Kerala, India, pp 113–131.

Floss A. 1997. Programa de melhoramento genético da erva-mate na EPAGRI. In: CONGRESSO SUL-AMERICANO DA ERVA-MATE, 1.; REUNIÃO TÉCNICA DO CONE SUL SOBRE A CULTURA DA ERVA-MATE, 2., 1997, Curitiba. Anais Colombo: EMBRAPA-CNPQ, p. 279.

Floss PA, Da Croce DM, Sturion JA. 2003. Desenvolvimento de duas procedências de erva-mate na região de Chapecó - SC. In: CONGRESSO SUL-AMERICANO DA ERVA-MATE, 3., Chapecó, SC. [Anais...]. Chapecó, SC: Epagri/Cepaf. p. 1-4.

Floss PA, Da Croce DM, Gallotti GJM, Sturion JA, Resende MDV. 2003b. Desenvolvimento de procedência de erva-mate em duas regiões de Santa Catarina. In: CONGRESSO SUL-AMERICANO DA ERVA-MATE, 3. FEIRA DO AGRONEGÓCIO DA ERVA-MATE, Chapecó, SC. [Anais...]. Chapecó, SC: Epagri. p. 1-7.

Gallac SV, Mercado MI, Guantay ME, Zannier ML, Ponessa GI. 2016. Morfoanatomía y arquitectura foliar de *Ilex argentina* e *Ilex paraguariensis* var. *paraguariensis* (Aquifoliaceae). *Lilloa* 53 (1): 32–45.

Gianola D y Hammond K. (Eds.). 1990. *Advances in Statistical Methods for Genetic Improvement of Livestock*, Berlin: Springer-Verlag.

Giberti GC. 1979. Las especies argentinas del género *Ilex* L. (Aquifoliaceae). *Darwiniana* 22 (1-3): 217-240.

Giberti GC. 1994. Aquifoliaceae. En: Hunziker, A.T. (Ed.), *Flora Fanerogámica de Argentina Fascículo 1 (157)*, Museo Botánico, IMBIV, Córdoba, Argentina.

Giberti GC. 2001. Diferentes aspectos del género *Ilex* (Aquifoliaceae). *Corología, arquitectura floral, posición sistemática*.

Giberti GC. 2011. La “yerba mate” (*Ilex paraguariensis*, Aquifoliaceae) en tempranos escritos rioplatenses de Bonpland y su real distribución geográfica en Sudamérica austral. *Bonplandia* 20 (2): 203-212.

Gilmour AR, Thompson R, Cullis BR. 1995. Average information, an efficient algorithm for REML estimation in linear mixed models. *Biometrics*, 51: 1440-1450.

Gilmour AR, Cullis BR, Verbyla AP. 1997. Accounting for natural and extraneous variation in the analysis of field experiment. *Journal of Agricultural, Biological and Environmental Statistics*, 2: 269-293.

Gilmour AR, Gogel BJ, Cullis BR, Thompson R. 2009. *ASReml User Guide Release 3.0*. VSN International Ltd., Hemel Hempstead.

Gnoatto SCB, Schenkel EP and Bassani VL. 2005. HPLC Method to assay total saponins in *Ilex paraguariensis* aqueous extract. *Journal of the Brazilian Chemical Society* 16: 723-726.

Gonzalez De Mejia E, Song YS, Ramirez Mares MV, Kobayashi H. 2005. Effect of yerba mate (*Ilex paraguariensis*) tea on topoisomerase inhibition and oral carcinoma cell proliferation. *J Agric Food Chem*, 53:1966-1973.

Greizenstein EJ, Giberti GC, Barral D, Poggio L. 2000. "Especies de *Ilex* del cono sur: Estudios citogenéticos y de electroforesis de proteínas", in: Helga Winge (Organizer), *Anais do 2º Congresso Sul-Americano da Erva Mate e III Reuniao Técnica da Erva Mate*, Porto Alegre, Edicao dos Organizadores, p. 116-118.

Grondona EM. 1954. Historia de la yerba mate II. Sinonimia, cariólogía y distribución geográfica. *Revista Argentina de Agronomía* 21 (1): 9-24.

Hansen T, Pélabon C, and Houle D. 2011. Heritability is not evolvability. *Evol. Biol.* 38: 258– 277.

Heck CI, De Mejía EG. 2007. Yerba mate tea (*Ilex paraguariensis*): A comprehensive review on chemistry, health implications, and technological considerations. *Journal of Food Science* 72: 138–151.

Henderson CR. 1963. Selection index and expected genetic advance. In: Hanson WD, Robinson HF. (Eds), *Statistical Genetics and Plant Breeding NAS-NRC. Publication 982*, Washington, D.C. Pp.141-163.

Henderson CR. 1973. Sire evaluation and genetic trends. In: *Proceedings of the animal breeding and genetics symposium in honour of Dr. J. Lush*, Champaign, Illinois, American Society of Animal Science and American Dairy Science Association. Pp. 10-41.

Henderson CR. 1984. *Applications of Linear Models in Animal Breeding*. Canada, University of Guelph, Guelph, Ont.

Hernández Bermejo JE y León J. 1992. Cultivos marginados otra perspectiva de 1492. *FAO*. 245- 252.

- Heuser ED, Ferreira AG y Mariath JEA. 1993. *Ilex paraguariensis* (Aquifoliaceae). Endosperma e embrião durante a embriogênese tardia. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 29 (1-2): 39-48
- Houle D. 1992. Comparing evolvability and variability of quantitative traits. *Genetics*, 130(1): 195-204.
- INYM. 2016. Superficie Cultivada por departamento. Consultado el 8 de julio de 2020. En: <https://www.inym.org.ar/publicaciones/superficie-cultivada-por-departamento/>.
- INYM. 2020. Informe del Sector Yerbatero. Consultado el 1 de febrero de 2021. En: <https://inym.org.ar/descargar/publicaciones/estadisticas/2020.html>
- Kurtz V, Chifarelli D, Munaretto N, Korth S. 2014. Poda de rebaje en plantaciones de yerba mate (*Ilex paraguariensis*): mortandad y productividad. *Ciencia y Tecnología de los Cultivos Industriales*, Año 4, Nº 6 p 11-17.
- Loizeau PA, Barriera G, Manen JF & Broennimann O. 2005. Towards an understanding of the distribution of *Ilex* L. (Aquifoliaceae) on a World-wide scale. *Biol. Skr.* 55: 501-520. ISSN 0366- 3612. ISBN 87-7304-304-4.
- Lynch M y Walsh B. 1998. *Genetics and analysis of quantitative traits*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA.
- Magnussen S. 1990. Application and comparison of spatial models in analyzing tree-genetics field trials. *Can. J. For. Res.* 20: 536–546.
- Maiocchi MG, Del Vitto LA, Petenatti ME, Marchevsky EJ, Pellerano RG, Petenatti EM. 2016. Multielemental composition and nutritional value of “dumosa” (*Ilex dumosa*), “yerba mate” (*I. paraguariensis*) and their commercial mixture in different forms of use. *Revista de la Facultad de Ciencias Agrarias* 48: 145–159.
- Malheiros de Oliveira YM & Rotta E. 1985. Área de distribución natural de erva mate (*Ilex paraguariensis* St. Hil.). *Documentos EMBRAPA* 15: 17-3526.
- Mariotti JA. 1986. *Fundamentos de Genética Biométrica. Aplicaciones al Mejoramiento Genético Vegetal*. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos. Washington, D. C. 152 p.
- Ministerio de Hacienda. 2018. Informe de Cadena de Valor - Yerba Mate. Consultado el 8 de Julio de 2020. <https://www.senado.gov.ar/upload/32047.pdf>.

Muñoz F, Sanchez L. 2017. breedR: statistical methods for forest genetic resources analysts. R package version 0.7-16. <https://github.com/famuvie/breedR>

Nakamura KL, Cardozo Junior EL, Donaduzzi CM, Schuster I. 2009. Genetic variation of phytochemical compounds in progenies of *Ilex paraguariensis* St. Hil. *Crop Breeding and Applied Biotechnology* 9: 116-123.

Niklas CO. 1987. Estudios embriológicos y citológicos en la yerba mate *Ilex paraguariensis* (Aquifoliaceae). *Bonplandia* 6(1): 45-56.

Ojeda MM, Chamorro N, Barzalá M, Fretes E. 2016. Primer reporte de la mancha negra en yerba mate (*Ilex paraguariensis* A. St.-Hill) causada por *Calonectria sphaulata* en Paraguay. *Investig. Agrar.* 18(2):111-115.

Owino F, Kellison RC, Zobel BJ. 1977. Genotype x Environment Interaction and Genotypic Stability in Loblolly pine. *Silvae Genetica*, 26(4): 131-13.

Patterson HD y Thompson R. 1971. Recovery of inter-block information when block sizes are unequal. *Biometrika*, 58:545-554.

Pires EZ, Stedille LIB, Machado S, Mantovani A, Lopes da Costa Bortoluzzi R. 2014. Biología reproductiva de erva-mate (*Ilex paraguariensis* A. St. Hil.) em remanescente de floresta ombrófila mista altomontana. *Revista de Ciências Agroveterinárias* 13: 171-180.

Pollak EJ, Van der Werf J, and Quaas RL. 1984. Selection bias and multiple trait evaluation. *J. Dairy Sci.* 67: 1590-1595.

Prado Martin JG, Porto E, De Alencar SM, DA Glória EM, Corrêa CB, Ribeiro Cabral IS. 2013. Antimicrobial activity of yerba mate (*Ilex paraguariensis* St. Hil.) against food pathogens. *Rev Argent Microbiol*, 45: 93-98.

Prat Kricun SD. 1991. Yerba Mate: Técnicas actualizadas de cultivo. INTA. EEA Cerro Azul, Misiones. Publicación Miscelánea N°27. 15 pp.

Prat Kricun SD, Belingheri LD. 1995. Evaluación preliminar de clones y progenies policlonales de yerba mate en San Vicente-Misiones (Argentina). *Erva mate: biología e cultura no Cone Sul*. Editora da Universidade/UFRGS: 151-156 pp.

Prat Kricun SD. 2013. Mejoramiento Genético de la Yerba Mate (*Ilex paraguariensis* St. Hill) en la Estación Agropecuaria Cerro Azul. Período 1974-2011. *Miscelánea* N°68. 56 pp.

R Core Team. 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Resende MDV de, Sturion JA, Mendes S. 1995. Genética e melhoramento da erva-mate (*Ilex paraguariensis* St. Hil.). Colombo: EMBRAPA-CNPQ. 33p. (EMBRAPA-CNPQ. Documentos, 25).

Resende MDV de, Prates DF, Yamada CK, Jesus A. 1996. Estimativa de componentes de variância e predição de valores genéticos pelo método de máxima verossimilhança restrita (REML) e melhor predição linear não viciada (BLUP) em Pinus. Boletim de Pesquisa Florestal, Colombo, v. 32/33, p.23-42.

Resende MDV de, Sturion JA, Carvalho AP de, Simeao RM, Fernandes JSC. 2000. Programa de Melhoramento da Erva-Mate coordenado pela Embrapa: resultados da avaliação genética de populações, progenies, indivíduos e clones. Colombo: Embrapa Florestas. 66p. Embrapa Florestas. Circular técnica, 43.

Resende MDV. 2002. Genética biométrica e estatística no melhoramento de plantas perenes. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica. 975p.

Rosse Novaes L, & Fernandes Cunha J. 2002. Escolha de caracteres para o melhoramento genético em erva-mate por meio de técnicas multivariadas. Ciência Florestal, 12 (1), 21-27.

Rovaris SRS, Araújo PM, Garbuglio DD, Prete CE, Zago VS, and da Silva LJJ. 2011. Estimates of genetic parameter in maize commercial variety IPR 114 at Paraná State, Brazil. Acta Scientiarum. Agron. Maringá. 33(4):621-625.

Santin D, Wendling I, Benedetti EL, Morandi D, Domingos DM. 2015. Sobrevivência, crescimento e produtividade de plantas de erva-mate produzidas por miniestacas juvenis e por sementes. Ciência Florestal, 25, 571-579.

Schaeffer LR. 1984. Sire and cow evaluation under multiple trait models. J. Dairy Sci. 67: 1567-1580.

Schenkel EP, Gosmann G, Athayde ML. 2001. Saponinas. In: Simões CMO, Schenkel EP, Gosmann G, Mello JCP, Mentz LA, Petrovick PR. Farmacognosia: Da planta ao medicamento, 3ª ed., Porto Alegre, ed. UFSC. p. 607-621.

Scherer RA. 2001. Mass and Nursery Selection of Yerba Mate (*Ilex paraguariensis* St. Hil.) for Quality Improvement in Argentina. Tesis de doctorado. Universidad de Bonn, Alemania. 203 pp.

Schinella G, Fantinelli JC, Mosca SM. 2005. Cardioprotective effects of *Ilex paraguariensis* extract: evidence for a nitric oxide-dependent mechanism. *Clin Nutr*, 24:360-366.

Sebbenn AM, Siqueira ACM, Kageyama PY, Machado JAR. 1998. Parâmetros genéticos na conservação da cabreúva – *Myroxylon peruiferum* L.F. Allemão. *Scientia Forestalis*, Piracicaba, n. 53, p. 31-38.

Simeão RM, Sturion JA, Resende MDV de, Fernandes JSC, Neiverth DD, Ulbrich AL. 2002. Avaliação genética em erva-mate pelo procedimento BLUP individual multivariado sob interação genótipo x ambiente. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, v.37, p.1589-1596. DOI: 10.1590/S0100-204X2002001100010.

Stein J, Luna C, Espasandin F, Sartor M, Espinoza F, Ortiz JPA, Sansberro P, Pessino SC. 2014. Construcción de un mapa genético preliminar de yerba mate (*Ilex paraguariensis*). *Revista de Investigaciones de La Facultad de Ciencias Agrarias - UNR*, (23), 007–013.

Stram D. y Lee JW. 1994. Variance components testing in the longitudinal mixed effects model. *Biometrics*, 50(3): 1171-1177.

Sturion JA, Resende MDV de, Simeao RM. 1997. Programa de melhoramento genético da erva- mate no Centro Nacional de Pesquisa de Florestas da Embrapa. In: CONGRESSO SUL AMERICANO DA ERVA-MATE, 1.; REUNIÃO TÉCNICA DO CONE SUL SOBRE A CULTURA DA ERVA-MATE, 2., Curitiba. Anais. Colombo: EMBRAPA-CNPQ. 467p. (EMBRAPA-CNPQ, Documentos, 33).

Sturion JA, Resende MDV, Carpanezi AA. 1999. Controle genético e estimativa de ganho genético para peso de massa foliar em erva-mate (*Ilex paraguariensis* St.Hil.). *Boletim de Pesquisa Florestal*, n.38, 5–12.

Sturion JA, Resende MDV, Neiverth DD, Oliszeski A. 2003. Avaliação genética em teste de prole de erva-mate por meio do software SELEGEN-REML/BLUP. In: CONGRESSO SUL AMERICANO DA ERVA-MATE, 3, Chapecó. Epagri, 3-10.

Sturion JA, Resende MDV. 2005. Selecao de progenies de Erva-mate (*Ilex paraguariensis* St.Hill) para Productividade, Estabilidade e Adaptabilidade Temporal de Massa Foliar. *Boletim de Pesquisa Florestal*, 50, 37-51.

Sturion JA, Resende MDV. 2010. Melhoramento genético da erva-mate. Colombo: Embrapa Florestas. 274p.

Sturion JA, Resende MDV. 2011. Número necessario de safras para avaliar com eficiencia o peso de biomassa foliar em erva-mate. Embrapa Florestas, 213p.

Sturion JA, Stuepp CA, Wendling I. 2017. Genetic parameters estimates and visual selection for leaves production in *Ilex paraguariensis*. *Bragantia*, 76(4), 492-500. Epub August 14, 2017. <https://doi.org/10.1590/1678-4499.2016.419>

Taketa ATC, Gnoatto SCB, Gosmann G, Pires VS, Schenkel EP y Guillaume D. 2004. 'Triterpenoids from Brazilian *Ilex* species and their in vitro antitrypanosomal activity', *Journal of Natural Products*, 67(10), pp. 1697–1700.

Thompson R, Meyer K. 1986. A review of theoretical aspects in the estimation of breeding values for multi-trait selection. *Livestock Production Science*, Volume 15, Issue 4, Pages 299-313, ISSN 0301-6226, [https://doi.org/10.1016/0301-6226\(86\)90071-0](https://doi.org/10.1016/0301-6226(86)90071-0).

Vencovsky R, Barriga P. 1992. Genética Biométrica no Fitomelhoramento. Sociedade Brasileira de Genética. 496 p.

Wendling I, Sturion JA, Fioravante Reis CA, Stuepp CA, Peña ML. 2016. Metodologia para avaliação expedita e indireta da produtividade comercial de erva-mate. *Cerne* 22: 241–248. DOI: 10.1590/ 010477 6020 16 22032189.

Wendling I, Sturion JA, Stuepp CA, Fioravante Reis CA, Ramalho Patto MA, Resende MDV. 2018. Early selection and classification of yerba mate progênies. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 53(3), 279-286.

White TL, y Hodge GR. 1989. Predicting breeding values with applications in forest tree improvement. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

White TL. 1996. Genetic parameters estimation and breeding value predictions: issues and implication in tree improvement programs. In: *Tree Improvement for Sustainable Tropical Forestry*. Dieters, M. J., A. C. Matheson, D. G. Nikles, C. E. Hardwood and S.

M. Walker (eds). Proc. QFRI-IUFRO Conf., Caloundra, Queensland, Australia. pp: 110-111.

White TL, Adams WT, Neale DB. 2007. "Forest genetics". CABI Publishing. ISBN 9780851993485. 704 p.

Ye TZ, Jayawickrama KJS. 2008. Efficiency of using spatial analysis in first-generation coastal Douglas-fir progeny tests in the US Pacific Northwest. *Tree Genet Genomes* 4:677–692.

Zas RA, Garbín PM, de la Mata PR. 2008. Autocorrelación espacial: un problema comúnmente olvidado. *Sociedad Española de Ciencias Forestales Cuad. Soc. Esp. Cienc. For.* 24: 139-145.

Zobel B, Talbert J. 1988. Técnicas de mejoramiento genético de árboles forestales. Ed. Limusa. México. 545 p.

7. ANEXOS

Tabla I. Medias fenotípicas y desvíos estándares por ensayo, para el carácter Peso de Masa Foliar evaluado en 2017 (PMF17), 2018 (PMF18) y 2019 (PMF19), y para los caracteres de copa evaluados en 2019: Altura de Copa (AC), Diámetro de Copa (DC) y Volumen de Copa (VC).

ENSAYOS	CARACTERES					
	PMF17 (kg.pl ⁻¹)	PMF18 (kg.pl ⁻¹)	PMF19 (kg.pl ⁻¹)	AC (m)	DC (m)	VC (m ³)
YM36	7,46 (4,55)	7,31 (4,12)	7,52 (4,39)			
YM37	6,44 (4,00)	6,72 (4,16)	7,57 (4,64)	2,88 (0,55)	2,51 (0,54)	0,61 (0,21)
YM42	5,92 (3,43)	4,99 (3,10)	6,96 (4,02)			
YM46	6,43 (3,88)	6,49 (3,89)	7,33 (4,40)	2,84 (0,50)	2,57 (0,49)	0,62 (0,19)
YM47	6,88 (3,65)	6,08 (3,28)	6,50 (3,87)			
YM48	6,94 (3,61)	5,73 (3,12)	6,21 (3,43)	2,91 (0,50)	2,78 (0,51)	0,68 (0,21)
YM49	8,05 (3,65)	7,50 (3,38)	8,02 (3,82)			
YM59	6,55 (3,73)	6,76 (4,20)	6,18 (3,88)			
YM62	6,29 (3,71)	9,85 (4,88)	6,45 (3,57)			
YM63	6,60 (3,37)	9,05 (4,74)	7,63 (4,37)			