

Variabilidad genética

La variabilidad genética es compleja, pero si se conocen su magnitud y tipo y se le utiliza adecuadamente, puede manipularse para obtener buenas ganancias en algunas características del árbol. La variación genética se separa generalmente en componentes *aditivos* y *no aditivos*, de modo que la variación genética = variación aditiva + variación no aditiva. En términos simples, la variación aditiva es causada por los efectos acumulativos de los alelos en todos los loci que determinan una característica. La variación genética no aditiva se divide en dos tipos. La variación por *dominancia* es causada por la interacción de alelos específicos en un locus, mientras que la variación por *epistasia* es causada por las interacciones entre loci. (Estos conceptos se estudiarán con más detalle en el capítulo 4). Por ahora, es suficiente saber que la porción aditiva es la única de valor para los programas de mejoramiento de una población. La variación no aditiva sólo puede aprovecharse en otros programas de producción más especializados que impliquen efectuar cruza específicas o en los que se utilice la propagación vegetativa para la producción comercial de material de plantación. En la mayoría de los programas de mejoramiento genético forestal, los tipos no aditivos de variabilidad genética han recibido en general poca atención, debido a que es más fácil utilizar la porción aditiva de la variación genética.

La mayoría de las características de importancia económica de los árboles forestales están bajo algún grado de control genético aditivo. Esto constituye una ventaja, ya que la variación aditiva puede utilizarse eficazmente en sistemas de selección simples tales como aquellos que son muy convenientes para nuevos programas de mejoramiento genético forestal. Características como el peso específico de la madera, la rectitud del fuste y otras características cualitativas de los árboles, tienen componentes de variación aditiva más fuertes que las características de crecimiento. Aunque las últimas características son controladas hasta cierto grado por efectos genéticos aditivos, presentan también una variación no aditiva considerable asociada con ellas. Por lo tanto, cualquier programa de selección debe incluir la prueba de progenie de fenotipos seleccionados para determinar el valor genético real del árbol. La respuesta a la selección de las características con una considerable variación no aditiva, por ejemplo: el crecimiento, es por lo general menos satisfactoria que la de las características cualitativas que están por lo general bajo un notable control genético aditivo (Stoneypher y colaboradores, 1973).

Aunque aún no se han cuantificado por completo, parece ser que la mayoría de las características de adaptabilidad son heredadas considerablemente en una forma aditiva. Así, se han obtenido ganancias excelentes desarrollando líneas de árboles que crecen adecuadamente en sitios marginales o submarginales, mediante la selección de aquellos individuos que crecen mejor ahí y la utilización posterior de sus semillas para reforestar áreas similares. La resistencia a las plagas implica tanto variación aditiva como no aditiva, dependiendo de la plaga y la especie de árbol en cuestión, pero en general, se obtienen buenas ganancias a través de programas de selección que utilicen la porción aditiva de la variación genética.

Poco es lo que el genetista forestal puede hacer a corto plazo, para mejorar la cantidad o tipo de variación genética utilizable. La tarea inicial del genetista forestal es determinar la magnitud y tipo de variación presente en las poblaciones naturales o no mejoradas y después utilizarla atinadamente. Mediante un mejor control del ambiente, es posible acopiar y utilizar una mayor cantidad de variación genética. Esto resulta cuando el manejo intensivo del bosque se complementa con la manipulación genética de los árboles.

Sistemas de apareamiento

El tipo del sistema de apareamiento dentro de una especie tiene un efecto importante sobre el patrón de variación. Los sistemas de *apareamiento libre* que son comunes en la mayoría de las especies de árboles forestales, producen en general poblaciones genéticas altamente variables (heterocigóticas). En estos sistemas, diferentes genotipos se cruzan eficazmente entre sí, y ocurren pocas cruza exitosas entre las estructuras masculinas y femeninas de la misma planta o con individuos estrechamente emparentados. Cuando el polen de un árbol con determinado genotipo poliniza sus mismas flores, se aplica el término *autofecundación*. Este término se aplica también a las polinizaciones que tienen lugar entre los miembros de un mismo clon. Aun cuando estos miembros (injertos, estacas enraizadas, etc.) son plantas distintas, genéticamente son idénticas. Así, si el polen va de un miembro de un clon particular a otro miembro del mismo clon, es lo mismo que la polinización que se lleva a cabo entre flores del mismo árbol. Este concepto es de importancia fundamental en los huertos semilleros clonales, donde se debe evitar al máximo establecer demasiado cerca miembros del mismo clon.

La mayor parte de este libro trata de sistemas de apareamiento libre; por lo tanto, estos sistemas ya no se estudiarán más aquí. Es suficiente señalar que el sistema de mejoramiento genético por apareamiento mantiene un alto grado de variación genética; los apareamientos de parientes disminuyen la diversidad genética. Los forestales tienen la fortuna de que las especies de árboles más importantes son de apareamiento libre, lo cual facilita mantener la variación necesaria para los programas de selección y cruzamiento genético. Sin embargo, en muchos árboles forestales ocurren algunas cruza de emparentados, por lo que se estudiarán con detalle más adelante debido a su gran efecto sobre la diversidad genética (Orr-Ewing, 1976; Allen y Owens, 1972; Eldridge, 1977).

El vigor suele disminuir considerablemente cuando ocurren cruza entre parientes; es un tipo de vigor híbrido inverso. Este tipo de apareamiento ocurre dentro del mismo árbol, entre los miembros de clones relacionados y entre árboles emparentados. El parentesco es común en rodales naturales del bosque. Es por esta razón que en la mayoría de los programas sólo se selecciona un árbol por rodal para utilizarlo en los huertos semilleros. Existen muchos grados de parentesco. Se sabe muy poco acerca de los efectos en los árboles forestales del cruzamiento entre fratrias, entre primos u otros tipos de cruzamiento entre individuos emparentados; pero los efectos



Figura 2.6 Cuando ocurre la autofecundación, suelen producirse reacciones adversas tales como una menor cantidad de semillas o un menor crecimiento. La fotografía muestra tres hileras de pinos "loblolly" provenientes de la misma madre. Las dos hileras laterales fueron el resultado de la polinización por progenitores masculinos no emparentados, mientras que la hilera del centro fue el resultado de polinizaciones utilizando el polen del mismo "árbol madre"; es decir, son individuos autofecundados.

adversos en los cultivos agrícolas son bien conocidos. Se han iniciado numerosos estudios para aclarar la situación del parentesco de los árboles forestales. Los que se han concluido (Franklin, 1971; Orr-Ewing, 1976; Libby y colaboradores, 1981) indican que las cruces que ocurren entre individuos emparentados tienen algún resultado adverso, por lo que deben evitarse. Uno de los efectos más comunes es la reducción de la cantidad de semillas, aunque Andersson y colaboradores (1974) no encontraron ninguna consecuencia cuando cruzaron semifratrias y fratrias. Se conocen muy bien los efectos adversos de la autofecundación, la forma más perjudicial de cruce entre individuos emparentados. Casi siempre disminuye el número y la germinación de las semillas (Diekert, 1964). Cuando se obtienen plántulas viables, éstas suelen presentar tasas de crecimiento menores que persisten hasta edades avanzadas (Eriksson y colaboradores, 1973) (figura 2.6).

La importancia de los cruzamientos de individuos emparentados ha aumentado notablemente, conforme los programas de mejoramiento genético forestal tienden hacia las generaciones avanzadas. Esto se estudiará con más detalle en capítulos posteriores, pero se menciona aquí en relación con sus efectos sobre los patrones de variación. En



Figura 2.7 El parentesco es común en rodales naturales de árboles forestales. Por ejemplo, los campos abandonados frecuentemente están poblados por árboles provenientes de unos pocos progenitores residuales a lo largo de las cercas o alrededor de las construcciones. Entre las fuerzas que cambian la variación dentro de una población se encuentra la *deriva genética*. Esta sólo opera en pequeñas poblaciones. Es discutible la importancia de esta fuerza en la dasonomía, pero las condiciones requeridas por una pequeña población son comunes en rodales que se originan de campos agrícolas abandonados.

cualquier huerto semillero se encuentran árboles sobresalientes provenientes de buenos progenitores, lo cual da como resultado que la mayor parte de la mejor progenie seleccionada para mejoramiento genético de generación avanzada tenga uno o ambos progenitores en común. Mientras no se conozcan los efectos de los cruzamientos entre individuos emparentados, el mejorador que trabaje en un programa de mejoramiento genético de generación avanzada, no podrá decidir si utilizar individuos menos sobresalientes pero no emparentados, o seleccionar ocasionalmente semifratrias o fratrias a partir de una progenie muy sobresaliente, aun cuando pueda resultar de esto alguna desventaja por endogamia. La cuestión es qué tantos beneficios se sacrifican cuando se permite que los parientes se entrecruzan en los huertos semilleros.

El parentesco es común en las poblaciones naturales y con frecuencia ocurre en patrones de vecindario (Coles y Fowler, 1976). Es particularmente común en áreas donde los campos abandonados se han poblado a partir de unos cuantos progenitores que crecieron a lo largo de las vallas, cerca de las casas o caminos, o a lo largo de áreas demasiado húmedas para ser cultivadas (figura 2.7). La mayoría de los bosques en el área de Piedmont, al sur de los Estados Unidos, se formaron de esta forma. De varios de estos bosques se ha extraído madera dos o tres veces, y el nivel de parentesco ha aumentado con cada corta. En latifoliadas que se regeneran mediante brotes de raíz, como los álamos (*Populus*) o liquidámbar (*Liquidambar*), todos los individuos de un rodal pueden tener genotipos idénticos, la forma más extrema de parentesco. Se

puede suponer que existirá cierto grado de parentesco entre los vecinos cercanos dentro de un rodal natural. En consecuencia, el único procedimiento seguro es hacer lo que se sugiere en el capítulo siguiente, que trata de los huertos semilleros: no colocar más de un árbol proveniente de un rodal dado en un solo huerto semillero.

La forma extrema de cruza emparentadas (autopolinización) ocurre en muchas especies, tanto de coníferas como de latifoliadas (Barnes, 1964; Gabriel, 1967; Franklin, 1971; Orr-Ewing, 1976; y muchos otros). La autopolinización da origen a varios resultados distintos, como lo indica la amplia experiencia de los autores de este libro con *Pinus taeda*, y como otros autores han encontrado en otras especies como *Pinus radiata* (Bannister, 1965). Los resultados producidos por la autopolinización varían ampliamente en cada especie y en cada árbol progenitor materno dentro de una especie. Algunos resultados comunes son los siguientes:

1. No se forman semillas llenas.
2. Las semillas se forman, pero no germinan.
3. Las semillas germinan, pero las plántulas son anormales y con frecuencia sólo sobreviven muy poco tiempo.
4. Las plántulas sobreviven, pero son pequeñas, débiles, con frecuencia amarillentas y de crecimiento lento. Algunas de ellas es posible reconocerlas y eliminarlas del vivero antes de sembrarlas en el campo.
5. Las plántulas crecen más lentamente que las normales, pero su apariencia no es lo bastante anormal como para detectarlas fácilmente y eliminarlas de las camas de crecimiento del vivero. Este resultado es bastante común y muy riesgoso debido a que los árboles autopolinizados son transplantados y sobreviven en las plantaciones, pero producen menos madera que la que se obtendría de plántulas provenientes de apareamiento libre.
6. Las plántulas crecen igual, o a veces incluso mejor, que las provenientes de apareamiento libre; sin embargo, son raros los árboles autopolinizados que crecen tan bien como los provenientes de apareamiento libre.

Se ha sugerido el uso de líneas puras que después se crucen libremente, como sistema de mejoramiento genético. Este método se utiliza ampliamente en agricultura, donde se producen líneas puras para después cruzarlas libremente. El apareamiento libre restaura el vigor perdido cuando se desarrollan las líneas puras y, lo que es más importante, da como resultado poblaciones muy uniformes. Debido a que el número de árboles forestales provenientes de autofertilización que crecen bastante bien, de modo que se reproduzcan y puedan más tarde ser cruzados libremente, es muy reducido; en un programa de mejoramiento genético por autofecundación se pierde un gran número de genotipos, y esto hace que disminuyan considerablemente las poblaciones para mejoramiento genético.

Actualmente se está estudiando la endogamia en varias especies de árboles forestales, con la resultante disminución de variabilidad. Sniezko (1982), trabajando con aproximadamente 100 individuos autopolinizados en floración del pino "loblolly", hizo cruza entre individuos endogámicos \times no endogámicos, endogámicos \times endogá-

micos e hizo también que los individuos endogámicos se autofecundaran. Encontró una gran dificultad para obtener un lote de semillas suficiente para poder efectuar otras pruebas. Trabajando con el color del follaje en el pino "jack" (*Pinus banksiana*), Rudolph (1980) encontró que las familias S_1 provenientes de autofecundación (S se refiere a las generaciones de autofecundación) aumentaron la homocigosidad, dando como resultado una menor variación intrafamilia. Cuando individuos endogámicos fueron cruzados entre sí ($S_1 \times S_1$), encontró heterosis y una completa recuperación de la depresión genética. Aunque algunos de los resultados de Rudolph fueron similares a los de Sniezko (quien encontró también que la depresión genética en el pino "loblolly" aumenta en la segunda generación), difirieron en que Sniezko encontró que las cruza entre individuos endogámicos no pudieron igualar los rendimientos de sus progenitores. Así, no se obtuvo la restauración del vigor que se esperaba de la cruza de individuos autopolinizados.

Algunas especies se autofecundan muy poco, o bien no lo hacen. Ejemplos son el sicómoro y el líquidámbar (Boyce y Kaeiser, 1961; Schmitt y Perry, 1964; Beland y Jones, 1967). Otras especies, como *Pinus resinosa*, no parecen ser afectadas por la autofecundación (Fowler, 1964). No puede hacerse ninguna afirmación general en torno a la magnitud o facilidad de ocurrencia de la autofecundación en los árboles forestales, puesto que varían ampliamente. Sin duda, la autofecundación no representa problema alguno para las especies dióicas.

Algunos investigadores, como Franklin (1969), han concluido que el sistema de mejoramiento genético por cruzamiento de líneas puras no es práctico en un programa de mejoramiento genético forestal debido a la poca cantidad de semillas producidas por las cruza endogámicas, el bajo vigor de los individuos endogámicos y a la drástica disminución resultante del tamaño de la población para mejoramiento genético.

Poliploidía

El número de juegos de cromosomas que tiene un árbol se denominó *ploidía* y puede afectar notablemente al patrón de variabilidad dentro y entre las especies. En general, cada progenitor contribuye con un juego de cromosomas ($1n$) para la progenie, de modo que el árbol tiene dos juegos de cromosomas y se dice que es *diploide* ($2n$). Algunas veces las especies, o los individuos dentro de una especie, tienen juegos adicionales de cromosomas, y se conocen entonces como *poliploides*. El tema de los poliploides, sus causas y resultados, es fascinante. Este tema ha sido bien estudiado en el caso de los árboles forestales en un capítulo del libro de Wright (1976). La adopción del mejoramiento genético por poliploidía como una herramienta del mejoramiento genético forestal ha sido sugerida por investigadores como Gustafsson (1960). En general, el éxito ha sido limitado. El estudio de los tipos y causas de los poliploides no es conveniente en este texto introductorio, pero se resumirá como sigue:

1. La poliploidía es más común en latifoliadas que en coníferas. Los álamos (Zufa, 1969), alisos (*Alnus*), abedules (*Betula*), fresnos (*Fraxinus*) y numerosos grupos más, tienen miembros poliploides; se estima que una tercera parte de las

latifoliadas han derivado de individuos poliploides (Chiba, 1968). Las latifoliadas poliploides, como los álamos triploides, han llamado bastante la atención por ser árboles de crecimiento rápido y los programas de investigación han estado desarrollando más triploides (Sarvas, 1958; Benson y Einspahr, 1967). Por lo general, las latifoliadas poliploides no son mejores que los diploides, aunque hay algunas excepciones, como en el caso de *Alnus* (Johnson, 1950). Por lo común, si se lleva a cabo una búsqueda intensiva se encontrarán diploides tan buenos como los poliploides. La conífera poliploide mejor conocida es la secuoya (*Sequoia sempervirens*), la cual es hexaploide; es decir, tiene 66 cromosomas en lugar de $2n = 22$ (véase la figura 2.3). Se ha publicado que otras coníferas poliploides tienen características sobresalientes, como el alerce triploide (*Larix*); pero en general, como en el caso de los pinos, las coníferas poliploides tienen normalmente fustes y raíces deformes (Hyun, 1954; Mergen, 1958).

2. La poliploidía puede complicar un programa de mejoramiento genético forestal, dependiendo del tipo y de la causa. Los patrones hereditarios pueden ser muy complejos y difíciles de manejar. La obtención de poliploides mediante cruza controlada es bastante factible en algunas especies, pero en otras este método con frecuencia no produce plantas viables. Se ha sugerido el desarrollo de plantas haploides ($1n$) como mecanismo de mejoramiento genético, pero el éxito hasta la fecha con la mayoría de las especies de árboles ha sido limitado (Stettler, 1966).
3. La mejor forma de utilizar buenos poliploides es por medio de la propagación vegetativa, donde no se requieren la reproducción sexual y la recombinación genética resultante. En el reino vegetal, se ha observado que muchos poliploides se propagan vegetativamente con facilidad y que algunas especies poliploides parecen haber perdido la capacidad para propagarse mediante semillas.
4. Hasta ahora, el mejoramiento genético por poliploidía es de valor limitado en el mejoramiento genético forestal, pero a medida que se mejoren los métodos para obtenerlo y especialmente a medida que se perfeccionen los métodos de propagación vegetativa, es posible que los poliploides adquieran una importancia cada vez mayor en el mejoramiento genético forestal.

Interacción genotipo-ambiente

Una condición que es de importancia excepcional para el estudio de la variación recibe comúnmente el nombre de *interacciones genotipo-ambiente*. Este término se utiliza para describir la situación *donde existe un cambio en el rendimiento de determinados genotipos cuando se cultivan en diferentes ambientes*. Si se desean obtener los máximos avances en el mejoramiento genético, debe conocerse dicha interacción. Con demasiada frecuencia en el mejoramiento genético forestal, un grupo de familias se prueba en un solo ambiente y su rendimiento se extrapola entonces a otros ambientes, cuando en realidad su rendimiento relativo podría ser distinto si se les cultivara bajo otras con-

diciones. El objetivo y reto de la dasonomía es la necesidad de cultivar árboles en varios ambientes, algunos de los cuales difieren bastante entre sí.

Es fundamental no considerar a las verdaderas interacciones genotipo-ambiente como una simple respuesta a las diferencias ambientales, donde la condición entre las familias probadas permanece esencialmente sin cambios, aun cuando los rendimientos promedio de las familias en los diferentes ambientes varíen ampliamente. Por ejemplo, es común encontrar que la altura promedio de la familia A podría ser de 65 pies (19.5 m) en un área y de sólo 55 pies (16.8 m) en otra, mientras que la familia B tiene 70 pies (21.1 m) de altura en la primera área y 62 pies (18.8 m) en la segunda. Las diferencias de altura entre las mismas familias en los dos ambientes distintos, son sólo respuestas del crecimiento a diferentes ambientes, pero no existe una interacción genotipo-ambiente significativa debido a que los rendimientos relativos de ambas familias no cambian en los dos ambientes. Un error común es referirse a las diferencias de rendimiento de un sitio a otro como una interacción genotipo-ambiente.

Es más probable que ocurran interacciones genotipo-ambiente sólidas cuando los ambientes difieren ampliamente. A medida que las operaciones forestales sean más intensivas y disminuya la base productiva de los suelos forestales, habrá necesidad de establecer plantaciones en lugares que originalmente fueron considerados como marginales o submarginales inadecuados para el crecimiento satisfactorio de los árboles. Esto dará como resultado la siembra de árboles en ambientes que difieren bastante de aquéllos en los cuales la especie está mejor adaptada. Incluso en ambientes forestales normales, las actividades e intentos humanos por mejorar la productividad de los suelos forestales a través del manejo intensivo, crean por lo general un hábitat distinto y con frecuencia artificial que difiere considerablemente de aquél en el cual creció el bosque original. Un aspecto relevante que se está ahora reconociendo ampliamente es: cómo responderán cuando se planten en diferentes ambientes las mejores especies, procedencias o incluso las mejores selecciones genéticas individuales obtenidas (Squillace, 1970; Matheson, 1974; Zobel y Kellison, 1978). Expresado en otra forma, se necesita saber qué tan estable es un genotipo dado cuando se expone a ambientes bastante distintos (Hanson, 1970).

En el capítulo 8 se estudia con detalle la interacción genotipo-ambiente.

VARIACIÓN EN RODALES NATURALES

Introducción

Los forestales son excepcionalmente afortunados por trabajar generalmente con un acervo inalterado de gran variabilidad natural que se ha desarrollado en el transcurso de miles de años (Perry, 1978). Para que tengan éxito los programas de mejoramiento genético forestal, se requieren estudios detallados de la variación dentro de la especie. Muchos ya se han llevado a cabo, como en el caso del pino "loblolly" por Thor (1961), por Lamb (1973), y por Barnes y colaboradores (1977); otros estudios se han hecho en la especie *Pinus caribaea* y, finalmente, Yeatman (1967) ha trabajado con el pino "jack" (*P. banksiana*).

La determinación de la cantidad y tipo de variabilidad presente dentro de una especie es una tarea ardua que debe realizarse cuidadosamente. No existe una forma "correcta" de estimar los patrones de variabilidad dentro de los rodales naturales, pero el tiempo y la experiencia han mostrado que el empleo de un *procedimiento de muestreo anidado* es muy bueno.

El método del muestreo anidado consiste en determinar la variabilidad dentro de una especie, entre grupos que van de grandes a pequeños e incluso hasta en individuos y dentro de individuos. Respecto a los árboles forestales, consiste generalmente en determinar la variación presente en las categorías siguientes:

1. variación geográfica (o de procedencia)
2. sitios dentro de las procedencias
3. rodales dentro de los sitios
4. árboles individuales dentro de los rodales
5. dentro de los árboles (cuando sea posible)

El estudio de la variación natural de una especie en particular, debe determinar primero qué diferencias geográficas están presentes y después la variación que podría aparecer dentro de las categorías menores. Saber dónde está el grueso de la variación indica mucho acerca del desarrollo de una característica específica y cómo se le podría utilizar mejor en un programa de mejoramiento genético. Debe subrayarse que debido a que los componentes genético y ambiental de la variación no pueden separarse a través de un estudio de los rodales naturales, *no es posible obtener conclusiones definitivas acerca del grado de herencia de cualquier característica* a partir de estudios de muestreo anidado.

Variación geográfica (o de procedencia)

La variación geográfica se estudiará con detalle en el capítulo 3, por lo tanto sólo se mencionará aquí. Las diferencias geográficas genéticamente controladas suelen ser grandes, especialmente en el caso de características relacionadas con la adaptabilidad. Dichas diferencias son de importancia fundamental y el éxito de cualquier programa de mejoramiento genético forestal depende del conocimiento y uso de la variación geográfica dentro de la especie de interés. Las diferencias geográficas dentro de la especie con frecuencia no son fáciles de definir y los límites no están por lo general bien definidos, a menos que exista una separación ambiental definida. En consecuencia, la determinación de lo que constituye una fuente geográfica suele ser un tema de juicio y opinión.

Variabilidad entre sitios

Una procedencia dada algunas veces contiene diferencias bastante grandes relacionadas con distintos sitios; con frecuencia, estas diferencias no están determinadas genéticamente y sólo representan los efectos de diferentes ambientes sobre el crecimiento

y desarrollo del bosque. Por ejemplo, los árboles de una determinada procedencia que crecen en forma de arbusto en las dunas que se forman cerca del mar, donde soplan vientos constantes, pueden crecer normalmente cuando se plantan tierra adentro. Si los árboles arbustivos de las dunas son en realidad genéticamente distintos de los árboles más altos de tierra adentro, sólo es posible determinarlo por medio de pruebas efectuadas en ambos sitios.

En general, los estudios con pinos han demostrado que las diferencias de sitio, comparadas con otras causas de variación genética, contribuyen únicamente con una pequeña cantidad de la variación genética total. Sin embargo, las diferencias de sitio dentro de una procedencia son grandes y bastante comunes, por lo que deben considerarse como importantes al momento de muestrear poblaciones naturales, aun cuando por lo general resultan ser de naturaleza ambiental y no genética.

Diferencias entre los rodales dentro de sitios

En ocasiones, los rodales dentro de un sitio determinado difieren; por lo general, las diferencias genéticas son relativamente pequeñas, pero algunas veces se encuentran fuentes de variación inexplicables (Ledig y Fryer, 1971). Esto es especialmente cierto para las características morfológicas, las cuales por lo general difieren genéticamente muy poco en los árboles de cualquier sitio. Las fuerzas de selección natural que causan diferenciación de rodal en rodal son pequeñas. A veces, la variación de un rodal a otro resulta de un error de muestreo debido al tamaño pequeño de la población. En general, las diferencias de un rodal a otro dentro de un sitio son tan poco importantes que pueden ignorarse; pero éste no siempre es el caso, especialmente cuando el hombre ha intervenido cambiando las poblaciones a través de corta selectiva, aclareo u otras actividades de manejo forestal. Por ejemplo, es común encontrar rodales de árboles con fustes rectos creciendo cerca de rodales de árboles torcidos, las causas de esta diferencia han sido las antiguas cortas para obtener postes y pilotes que dejaron únicamente árboles torcidos para progenitores en los rodales explotados.

Diferencias entre árboles dentro de un rodal

Los árboles individuales de una especie suelen variar bastante entre sí, aun cuando crezcan en el mismo rodal. Éste es el principal tipo de variación genética que el genetista utiliza en un programa de selección y cruzamiento genético. Muchas de las diferencias existentes en un árbol, especialmente las características cualitativas tales como la forma y la adaptabilidad, están controladas genéticamente. Es sorprendente observar cómo dos árboles que tienen la misma edad y que crecen juntos con sus raíces entrelazadas sean tan distintos en forma, calidad de la madera, resistencia a las plagas e incluso en sus patrones de crecimiento (figura 2.8).

En general, la mayoría de las características económicas de valor especial en los árboles forestales presentan una gran cantidad de variabilidad en cada árbol individual que el genetista forestal puede utilizar. Este es el caso incluso de las características que son complejas. Una especie arbórea ocasional como *Pinus resinosa* (pino "red")

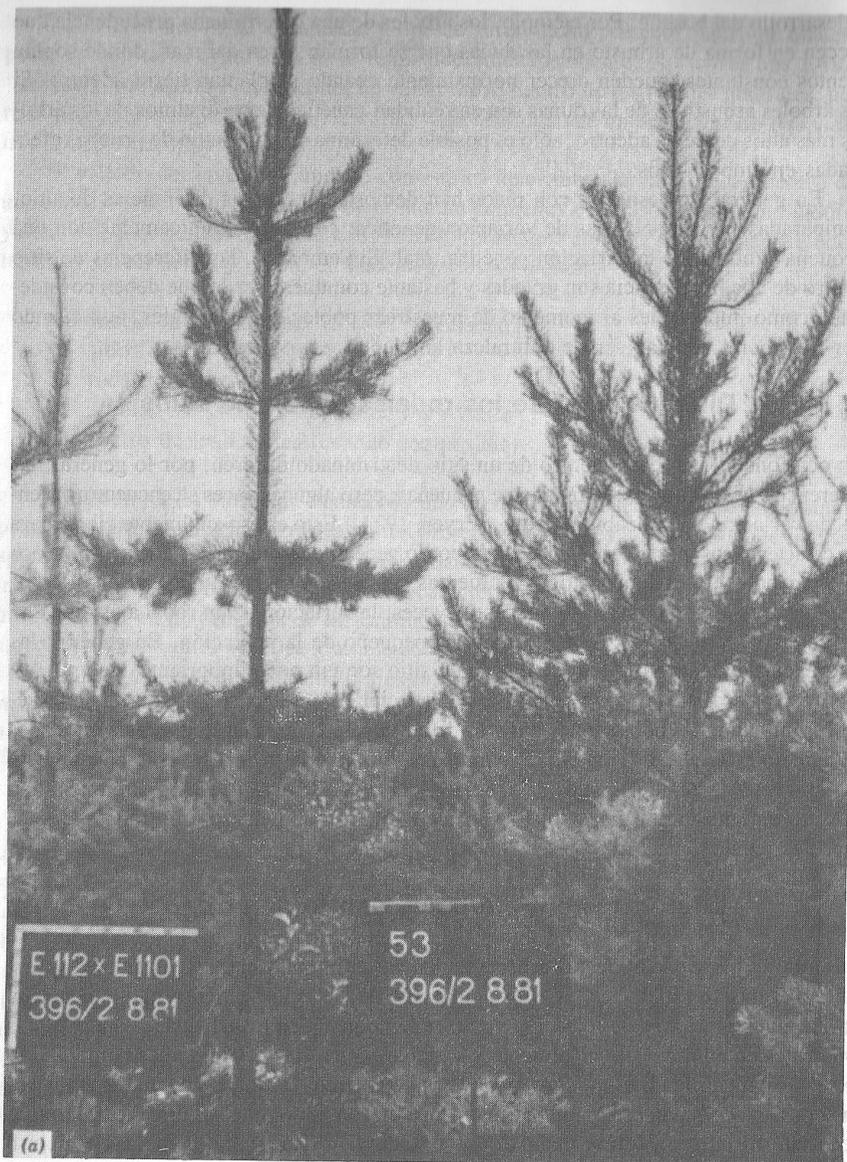
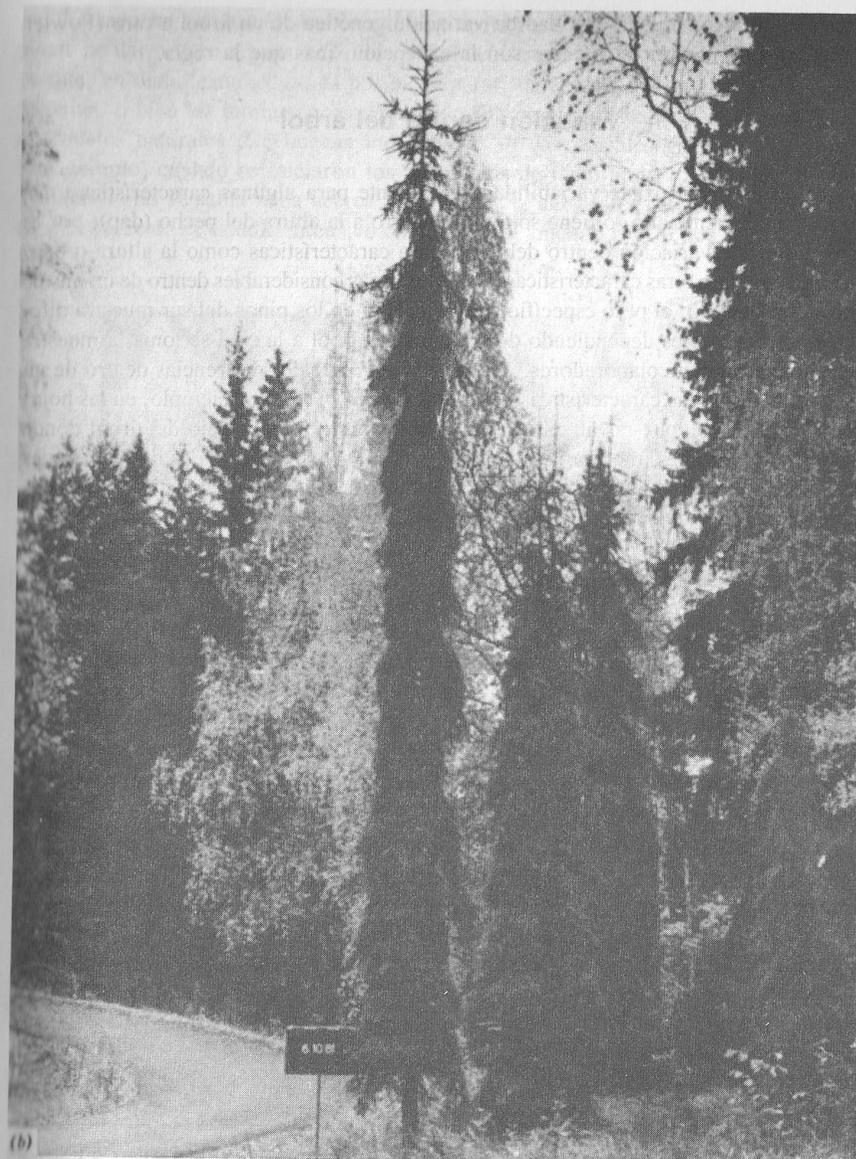


Figura 2.8 Las diferencias genéticas de un árbol a otro dentro de una especie son grandes y son la fuente principal de variación utilizada por el genetista forestal. En las fotografías se muestran dos tipos de variación. *a*) Las diferencias individuales son mostradas por las progenies provenientes de un pino silvestre seleccionado en Finlandia. *b*) La variedad de picea mostrada



para posible uso como árbol progenitor, es recta, de copa estrecha, con ramas delgadas y de rápido crecimiento. (Fotos por cortesía de Lauri Kärki, *Foundation for Forest Tree Breeding*, y Max Hagman, *Forest Research Institute*, Finlandia).

muestra sólo una pequeña cantidad de variación genética de un árbol a otro (Fowler y Morris, 1977), pero estos casos son la excepción, más que la regla.

Variación dentro del árbol

Dentro de un árbol existe variabilidad únicamente para algunas características. Un árbol es únicamente alto, o tiene sólo un diámetro a la altura del pecho (dap); por lo tanto, no existe variación dentro del árbol para características como la altura o dap. Sin embargo, para otras características hay diferencias considerables dentro de un mismo árbol. Por ejemplo, el peso específico de la madera en los pinos del sur muestra diferencias considerables dependiendo de la altura del árbol a la cual se toma la muestra de madera (Zobel y colaboradores, 1960a). Existen grandes diferencias dentro de un mismo árbol para las características del follaje como ocurre, por ejemplo, en las hojas del mismo árbol expuestas al sol y a la sombra (figura 2.9). El sitio del árbol donde ocurre la variación es importante, debido a que influye sobre los tipos de mediciones y las posiciones donde éstas deben tomarse para obtener valores estadísticamente confiables de las diferencias reales que existen de un árbol a otro.

Resumen de la variación natural

En general, la variación geográfica y las diferencias que existen de un árbol a otro explican la mayor parte de la variación genética encontrada dentro de una especie de árbol que crece en rodales naturales; estas dos variables explican casi el 90% de toda la variación observada. Las estimaciones de peso específico de la madera y resistencia al frío en el pino "loblolly" indican la distribución aproximada de la variación total (genética + ambiental) para dos tipos de características muy distintos.

Tipo de variación	Peso específico de la madera	Tolerancia al frío
Procedencia (geográfica)	15	70
Sitio	5	0
Rodal	0	0
De un árbol a otro	70	30
Dentro del árbol	10	0

Debido a que las pruebas genéticas han demostrado que para muchas características gran parte de la variación existente de un árbol a otro está genéticamente controlada, pueden obtenerse buenas ganancias a partir de un programa de selección y cruzamiento genético que se centre en las diferencias de un árbol a otro.

Es esencial recalcar de nuevo que el estudio de la variación en rodales naturales puede no dar prueba alguna de la intensidad del control genético de una característica ya que, en dicho estudio, no es posible separar los efectos del ambiente y los de la genética, o bien las interacciones de ambos. Sin embargo, los patrones de variación en rodales naturales dan buenas indicaciones de las posibles ganancias genéticas. Por ejemplo, cuando se iniciaron los programas de mejoramiento genético del pino "loblolly" no se sabía nada acerca de la herencia del peso específico de la madera en esta especie. El estudio intensivo con muestreo anidado reveló que el grueso de la



Figura 2.9 Es fundamental reconocer la variación dentro del árbol durante el muestreo. No existe variación dentro del árbol para características como la altura, pero existen grandes diferencias para órganos como las hojas. Las fotografías muestran la variación existente entre las hojas expuestas al sol (a) y a la sombra (b) (en la fotografía de la siguiente página) de la especie *Quercus macrocarpa* de Michigan; ambas hojas son del mismo árbol. (Fotografía por cortesía de R. Braham, North Carolina State University, Raleigh, Carolina del Norte).



Figura 2.9 (Continuación).

variación de dicha característica era de un árbol a otro dentro de una procedencia. A pesar de algunas diferencias entre las localidades geográficas, se encontró casi la misma magnitud de variación en un árbol individual en todas las localidades geográficas. Esta consistente variación en el norte y en el sur, en la costa y tierra adentro, y en los suelos arenosos y arcillosos, sugirió que existía un control genético amplio y quizá razonablemente fuerte del peso específico de la madera de árboles individuales. Con base en esta suposición, se incluyó a la madera como una característica importante en los programas operativos de mejoramiento del pino "loblolly". Fue relativamente costoso pero, afortunadamente, los estudios posteriores evidenciaron que dicha característica estaba bajo un control genético firme, lo cual permitió obtener excelentes ganancias mediante selección.

DETECCIÓN DE LA VARIACIÓN EN RODALES CON PEDIGRÍ

Los métodos utilizados para estimar la variabilidad en rodales de árboles con pedigrí conocido y registrado, como en el caso de las familias de medios hermanos y hermanos completos, son básicamente los mismos que los que se utilizan para rodales silvestres, pero se obtiene mucha más información de los análisis. En contraste con los rodales silvestres de pedigrí desconocido, donde sólo es posible determinar la variación total (o fenotípica) relacionada con la procedencia, sitio, rodal y árbol, en los rodales con pedigrí puede estimarse la importancia y contribución relativas de la variación ambiental y genética. Con base en esta información, es posible obtener entonces una estimación del valor genético de los progenitores en cuestión.

Si el pedigrí incluye información sobre ambos árboles progenitores, es posible entonces dividir la variabilidad genética en sus partes componentes de variación aditiva y no aditiva y estimar incluso diferentes tipos de variación no aditiva. Los detalles de esta separación se tornan más bien complejos desde el punto de vista estadístico y se estudian en el área especial denominada *genética cuantitativa*. En un capítulo posterior de este libro, se estudia en forma simplificada esta área; estudios más completos son llevados a cabo por autores como Falconer (1960) y Namkoong (1979). Los cálculos relacionados con la genética cuantitativa en árboles forestales han sido efectuados por varios autores; uno de los mejores de esos estudios es el de Stonecypher y colaboradores (1973) en el pino "loblolly".

Con frecuencia surge el problema de decidir si las diferentes procedencias dentro de una especie deben de tratarse como poseedoras de un pedigrí que sea posible estimar, de tal manera que sea similar a las familias en el cálculo de las varianzas. Esto se hace algunas veces, pero requiere algunas diferencias en la interpretación y uso de los valores obtenidos.

En resumen, la variación fenotípica puede dividirse en sus componentes genético y ambiental únicamente cuando estén disponibles rodales con pedigrí. El grado de separación de la variación genética depende del sistema de cruce utilizado. Esto se estudiará con más detalle en el capítulo 8.



Figura 2.10 Fotografía que muestra una forma mutante del pino "white"; compárese con el tamaño y características del pino "white" normal, de la misma edad que crece junto a él. Los mutantes a veces tienen un gran valor. Parecería que el pino aquí mostrado sería excelente como árbol de Navidad, pero tendría que propagarse vegetativamente debido a que la mayoría de los mutantes no producen semilla viable.

MANTENIMIENTO Y USO DE LA VARIACIÓN

Generalidades

Aunque el presente tema se estudiará en capítulos posteriores, debe mencionarse aquí que una necesidad absoluta de un programa de mejoramiento genético forestal es mantener y aumentar la variabilidad genética dentro de las poblaciones de árboles forestales que se estén utilizando. A menos que se aplique adecuadamente, un programa intensivo de selección disminuirá la variabilidad de las características en cuestión. Además, el objetivo de las manipulaciones genéticas en la dasonomía es producir más rápidamente y con una mayor uniformidad los productos deseados. Todos los programas exitosos de mejoramiento genético cambian las frecuencias genéticas; si esto no ocurre, el programa fracasa.

La mayoría de las especies de árboles forestales poseen una gran variabilidad de características económicamente importantes como la rectitud del árbol o el peso específico de la madera, para adaptaciones tales como la tolerancia al frío o a la sequía y para la resistencia a las enfermedades o insectos, o bien para características como el crecimiento (figura 2.10). Como se mencionó anteriormente, una característica importante del mejoramiento genético forestal es que la mayoría de las características de valor para el genetista forestal son complejas y en esencia se heredan independientemente, de modo que es posible "hacer a la medida" árboles con la combinación deseable de características. Sin embargo, no es posible el desarrollo continuo en las generaciones posteriores a menos que se mantenga la variabilidad en la población para mejoramiento genético, y ésta no es una tarea fácil. Mantener e incluso aumentar la variabilidad, es un objetivo fundamental de la fase de desarrollo, o investigación, de un programa de mejoramiento genético forestal.

Fuerzas que moldean la variación genética

Toda la variación observada en los rodales silvestres ha ocurrido como resultado de fuerzas naturales. El forestal la puede utilizar si éste es capaz de reconocerla y agruparla en árboles individuales en forma de genotipos mejorados. La fuente de toda la variabilidad son las mutaciones, pero también actúan otras grandes fuerzas para aumentar o disminuir la variación dentro de un rodal. Además de la variabilidad encontrada en los rodales naturales, el hombre puede participar y ayudar a desarrollar una nueva variabilidad o a unir a los genotipos para crear combinaciones genéticas nuevas y útiles.

Aunque la variación existente en los bosques hoy en día es principalmente el resultado de fuerzas naturales sobre las cuales el forestal ejerce poco control, es fundamental que se entiendan esas fuerzas. Éstas determinan la cantidad y tipo de variación genética encontrada entre y dentro de las poblaciones. Forman además la base para el área especializada de *especiación y evolución*, temas sobre los cuales se han escrito muchos libros. Unos cuantos de los más completos y más fáciles de comprender son los de Stebbins (1950, 1977) y Grant (1975).

En los términos más sencillos, la variabilidad en los rodales naturales se debe a cuatro grandes fuerzas, dos que aumentan la variación y dos que la disminuyen. Las fuerzas de la naturaleza que actúan para aumentar la variación son la *mutación* y el *flujo génico*; las que la disminuyen son la *selección natural* y la *deriva genética*. La acción de estas fuerzas se esquematiza en la figura 2.11.

Mutaciones. Las mutaciones son la fuente última de variación. Una *mutación* es un cambio heredable en la constitución genética de un organismo, por lo común a nivel del gene. Dado que la constitución genética total de un árbol (su *genotipo*) está determinada por la acción e interacciones de miles de combinaciones génicas y alélicas, las mutaciones ocurren con bastante frecuencia en cualquier punto de un organismo, pero esto no suele ocurrir para cualquier gene específico o complejo génico, o bien para una característica dada de un árbol. Aunque hablar acerca de la frecuencia de las mutaciones en realidad no significa más que un mero ejercicio académico, puesto que varían

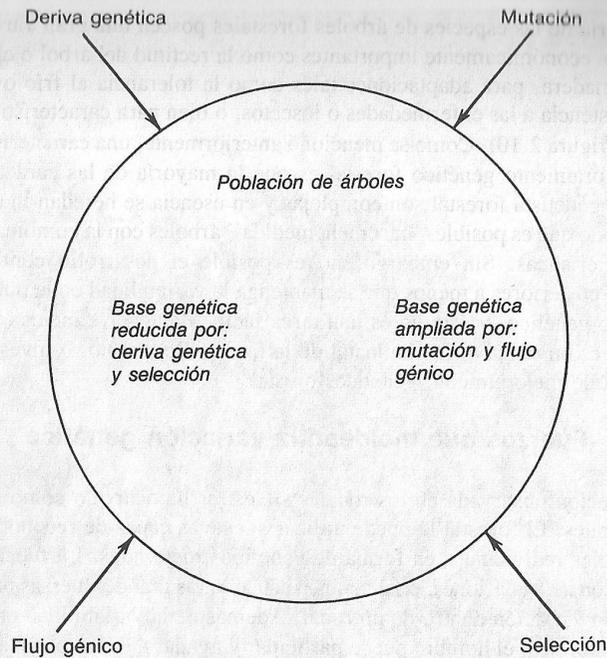


Figura 2.11 Existen varias fuerzas que alteran el patrón de variación dentro de una población. Dicho patrón de variación es aumentado por la mutación y el flujo génico, y es reducido por la selección natural y la deriva genética. Este proceso se indica en el esquema.

ampliamente a través de las especies y loci dentro de éstas, un valor general que suele citarse es el de 1 en 10,000 a 1 en 100,000 genes. Cuando se considera que los árboles tienen decenas de miles de genes, no es extraño que un solo árbol tenga varias mutaciones. La mayoría de estas mutaciones son recesivas y tienen poco efecto sobre el fenotipo del árbol.

Las mutaciones ocurren más o menos al azar. La mayoría de ellas son deletéreas y muchas son eliminadas de la población. A través del tiempo, las fuerzas de la evolución han hecho que la mayoría de las poblaciones se adapten bien a sus ambientes, mediante genes y complejos génicos en la población que sean los más ventajosos para el crecimiento y la reproducción. La probabilidad de que una mutación al azar mejore dicho sistema altamente coordinado, es muy pequeña.

Aun cuando sean deletéreas, algunas mutaciones son retenidas en la población debido a que son recesivas y no pueden reconocerse o detectarse, a menos que se encuentren en la forma homocigótica. Es posible que se desconozca el valor de este tipo de mutación. Posiblemente sólo llegue a ser importante en una época muy posterior cuan-

do las diferentes fuerzas afectan al ambiente y la mutación originalmente inútil haga que en realidad el árbol esté mejor adaptado para crecer y/o reproducirse. Estas mutaciones recesivas o neutrales normalmente no alteran un sistema genético integrado como lo haría una mutación dominante. En consecuencia, permanecen en la población durante muchas generaciones. Aunque las mutaciones pueden ser raras y pequeñas, originan una variación que quizá hace que un árbol se adapte mejor a medida que los ambientes cambian.

Flujo génico (migración génica). La otra fuerza dentro de una población que aumenta la variación se conoce como *flujo génico*; es la migración de alelos de una población o especie hacia otra, donde pueden faltar o estar con una frecuencia distinta. El flujo génico se debe a varias causas, pero la más común es el movimiento del polen o de las semillas. Ocasionalmente, el flujo génico o transferencia de genes ocurre a nivel de especies a través de un proceso denominado *introgresión*, que se efectúa a veces entre dos especies después de la hibridación (Anderson, 1949). La hibridación reúne dos complejos genéticos parentales distintos, creando así un "nuevo" genotipo. Este nuevo organismo puede no estar bien adaptado para competir con las especies progenitoras, pero en ocasiones encontrará un "nicho" ambiental que sea especialmente adecuado y que le permita al nuevo genotipo crecer y reproducirse. Puesto que el nuevo genotipo es raro, o único en su clase, intercambia en general genes con uno de los progenitores para producir una retrocruza con una de las especies parentales. Después de que este proceso ocurre varias veces, la población de árboles resultante se parece mucho a la especie progenitora original, aunque contiene algunos genes o complejos genéticos que han sido transferidos de una especie progenitora a otra.

El concepto de flujo génico puede utilizarse en los programas de mejoramiento genético (Sluder, 1969). Por ejemplo, *Pinus Jeffreyi* es una especie con una buena forma que es susceptible al gorgojo de la reproducción del pino. Por otra parte, *Pinus Coulteri* tiene una forma menos conveniente pero, debido a su corteza más gruesa, es resistente a dicho insecto. Si se crea un híbrido $P. Coulteri \times P. Jeffreyi$ y se retrocruza luego con *P. Jeffreyi* varias veces y se seleccionan los individuos más convenientes, puede obtenerse un árbol similar al pino "Jeffrey" y que presente todavía una resistencia considerable al gorgojo. El complejo génico para la corteza más gruesa habría sido transferido del pino "Coulter" al "Jeffrey".

El flujo génico es importante en las poblaciones naturales, y causa diferentes cambios en los patrones de variación. La acción combinada del flujo génico y la recombinación genética es la fuente inmediata de mayores patrones de variación en muchas poblaciones, aun cuando la fuente final de variación sea la mutación.

Selección. La *selección natural* es una importante fuerza que suele reducir la variabilidad (Mason y Langenheim, 1961). Puesto que determina qué árboles crecerán y se reproducirán, tiene un efecto direccional (no al azar) sobre la constitución genética de los árboles de una población. La selección natural favorece al más apto; es decir, a aquellos árboles que poseen combinaciones génicas que los hacen estar mejor adaptados para crecer y reproducirse en un determinado ambiente. La selección natural preserva y conduce a un aumento en el número de aquellos genotipos que están más

adaptados a un ambiente específico. Aunque normalmente es un proceso que disminuye la variabilidad, la selección natural en realidad preserva o aumenta la variación si favorece a los heterocigotos. Si la selección natural actúa favoreciendo a los heterocigotos (que mantendrían la variabilidad) o a los homocigotos (que la disminuirían), es por lo general un tema de considerable discusión (véase, por ejemplo, a Lewonton, 1974); no obstante, la mayoría de los genetistas piensan que la selección natural actúa disminuyendo la variación al favorecer a los mejores alelos en una condición homocigótica.

Con frecuencia es difícil valorar los efectos de la selección debido a que son muchos los factores que determinan qué árbol está mejor adaptado para crecer y reproducirse. Cada característica de adaptación tiene su propio valor selectivo, y las adaptaciones originadas por un factor pueden afectar positiva o negativamente a las demás. En general, se considera que la selección natural es una fuerza poderosa que disminuye la variabilidad dentro de una población en una determinada dirección.

Deriva genética. La *deriva genética* es un mecanismo complejo que opera a través de fluctuaciones aleatorias (no fluctuaciones causadas por presiones de selección) en la frecuencia de alelos de una población. Es esencialmente un fenómeno de muestreo, en el que las frecuencias génicas de las poblaciones de progenie se desvían al azar de las encontradas en las poblaciones parentales. Dichas poblaciones casi siempre son pequeñas y muestran una tendencia hacia la fijación o pérdida de un alelo que afecta a una característica. Así, la deriva genética tiende a reducir la variación al fijar o hacer que se pierdan los alelos.

La deriva genética no es direccional y tiende a crear "desorden". La cuestión de qué genes o alelos se fijen o pierdan es estrictamente un asunto aleatorio. Aunque en teoría la deriva genética es admisible, es difícil demostrar su acción en árboles de gran longevidad y pueden citarse muchas razones del por qué no puede ser un factor importante en la variación natural de los árboles forestales. Sin embargo, a pesar de estas objeciones, algunos rodales naturales muestran patrones de variación que podrían ser el resultado de la acción de la variación genética. En general, la deriva genética es importante en pequeñas poblaciones como las que se emplean en mejoramiento genético, formadas por tal vez 25 o menos individuos, una situación que suele presentarse en los bosques debido a catástrofes naturales o a la acción del hombre (véase la figura 2.7).

VARIACIÓN CAUSADA POR EL HOMBRE

Aparte de los patrones normales de variación que ocurren en las poblaciones naturales, muchos cambios en el patrón de variación de los árboles forestales se deben a la acción del hombre. Prácticas como la selección disgénica, donde los mejores árboles se cosechan y se permite que los árboles con menos características de calidad se reproduzcan, o bien un método de selección en el cual sólo quedan los mejores, causan finalmente un cambio en las frecuencias génicas y, de esta manera, en los patrones de variación. Las acciones del hombre provocan un cambio muy rápido en la variabilidad cuando se aplican métodos intensivos de selección y mejoramiento genético.

Puesto que el principal objetivo de la genotecnia forestal es cambiar el porcentaje de ciertas características en una dirección deseada dentro de una población, la mayor parte de este libro trata de la variación causada por el hombre o sus actividades. A medida que avancen los programas de mejoramiento genético, será necesario que el genetista forestal aumente deliberadamente la variabilidad. Para lograrlo, existen varias opciones a seguir cuando la variabilidad natural se torna demasiado limitada para un programa de mejoramiento genético. La primera es asegurarse de que se conoce toda la variabilidad dentro de un especie. Pueden efectuarse cruza lejanas dentro de la especie, para reunir genotipos que quizá nunca se presentaron en condiciones naturales. Pueden producirse híbridos interespecíficos y efectuar retrocruzas a fin de obtener nuevas combinaciones genéticas. Por último, es posible desarrollar programas para aumentar la variación a través de mutaciones. El objetivo de todas las opciones anteriores es asegurar que exista suficiente variación genética para desarrollar programas productivos de mejoramiento genético.

El punto fundamental que se debe entender, es que las actividades del hombre causan grandes cambios relativamente rápidos en la variación, ya sea en forma positiva o negativa. De esta manera, a través de los esfuerzos del hombre, es posible obtener las grandes y rápidas ganancias genéticas necesarias para hacer que los programas de mejoramiento genético forestal continúen desarrollándose.

BIBLIOGRAFÍA

- Allen, G. S. y Owens, J. N. 1972. "The Life History of Douglas-Fir." Canadian Forest Service, Ottawa Cat. No. Fo. 42-4972.
- Anderson, E. 1949. *Introgressive Hybridization*. John Wiley & Sons, Nueva York.
- Andersson, E., Jansson, R. y Lindgren, D. 1974. Some results from second generation crossings involving inbreeding in Norway spruce (*P. abies*). *Sil. Gen.* 23(1-3):34-43.
- Antonovics, J. 1971. The effects of a heterogeneous environment on the genetics of natural populations. *Am. Sci.* 59(5):593-595.
- Bannister, M. H. 1965. "Variation in the Breeding System of *Pinus radiata*." New Zealand Forest Service Report N. 145. En *The Genetics of Colonizing Species*, Asilomar Symposium, Pacific Grove, Calif., pp. 353-374.
- Barnes, B. V. 1964. "Self- and Cross-Pollination of Western White Pine: A Comparison of the Height Growth of Progeny." U. S. Forest Service Research Note INT-22.
- Barnes, R. D., Woodend, J. J., Schweppenhauser, M. A. y Mullen, L. J. 1977. Variation in diameter growth and wood density in six-year-old provenance trials of *Pinus caribaea* on five sites in Rhodesia. *Sil. Gen.* 26(5-6):163-167.
- Beland, J. W. y Jones, L. 1967. "Self-Incompatibility in Sycamores." Proc. 9th Conf. For. Tree Impr., Knoxville, Tenn., pp. 56-58.
- Benson, M. K. y Einspahr, D. W. 1967. Early Growth of diploid, triploid and tetraploid hybrid aspen. *For. Sci.* 13(2):150-155.
- Boyce, S. y Kaeiser, M. 1961. "Why Yellow Poplar Seeds Have Low Viability" USDA, Central States Forestry Experiment Station Technical Paper 186.

- Chiba, S. 1968. "Studies on Tree Improvement by Means of Artificial Hybridization and Polyploidy in *Alnus* and *Populus* Species." Bull. Oji. Inst. For. Tree Impr., Hokkaido, Japón.
- Coles, J. F. y Fowler, D. P. 1976. Inbreeding in neighboring trees in two white spruce populations. *Sil. Gen.* 25(1):29-34.
- Darlington, C. D. y Janaki Ammal, E. K. 1955. *Chromosome Atlas of Flowering Plants*. George Allen & Unwin, Ltd., Londres, Inglaterra.
- Diekert, H. 1964. Einige untersuchungen zur selbststerilität und insucht bei fichte und lärche [Some investigations on self sterility and inbreeding in spruce and larch]. *Sil. Gen.* 13(3):77-86.
- Eldridge, K. G. 1977. "Genetic Improvement of Eucalypts." 3rd World Cons. For. Tree Breed., Canberra, Australia.
- Eriksson, G., Schelander, B. y Åkebran, V. 1973. Inbreeding depression in an experimental plantation of *Picea abies*. *Hereditas* 73:185-194.
- Falconer, D. S. 1960. *Introduction to Quantitative Genetics*. Ronald Press. Nueva York.
- Franklin, E. C. 1969. "Inbreeding as a Means of Genetic Improvement of Loblolly Pine." Proc. 10th South. Conf. For. Tree Impr., Houston, Texas, pp. 107-115.
- Franklin, E. C. 1971. Estimates of frequency of natural selfing and of inbreeding coefficients in loblolly pine. *Sil. Gen.* 20(5-6):141,224.
- Fowler, D. P. 1964. Effects of inbreeding in red pine, *Pinus resinosa*. *Sil. Gen.* 13(6):170-177.
- Fowler, D. P. y Morris, R. W. 1977. Genetic diversity in red pine; evidence for low genetic heterozygosity. *Can Jour. For. Res.* 7(2):343-347.
- Gabriel, W. J. 1967. Reproductive behavior in sugar maple; self-compatibility, cross-compatibility, agamospermy and agamocarp. *Sil. Gen.* 16(5-6):165-168.
- Gardner, E. J. y Snustad, D.P. 1984. *Principles of Genetics*. 7a. ed., John Wiley & Sons. N.Y.
- Grant, V. 1975. *Genetics Flowering Plants*. Columbia University Press. Nueva York.
- Gustafsson, A. 1960. "Polyploidy and Mutagenesis in Forest Tree Breeding." Proc. 5th World For. Conf., Vol. 2, pp. 793-805.
- Hamrick, J. L., Metton, J. B. y Linhart, Y. B. 1979. "Levels of Genetic Variation in Trees: Influence of Life History Characteristics." Proc. Symp. on Isozymes of N. Amer. For. Trees, Berkeley, California, pp. 35-41.
- Hanson, W. 1970. "Genotypic Stability." 2nd Mtg., Work. Group on Quant. Gen. IUFRO, Sect. 22, Raleigh, N. C., pp. 37-48.
- Hyun, S. K. 1954. Induction of polyploidy in pines by means of colchicine treatment. *Zeit. Forestgen. Forstpflan* 3(2)25-33.
- Johnsson, H. 1950. On the C_0 and C_1 generation in *Alnus glutinosa*. *Hereditas* 36:205-219.
- Khoshoo, T. N. 1961. Chromosome numbers in gymnosperms. *Sil. Gen.* 10(1):1-9.
- Lamb, A. F. A. 1973. *Pinus caribaea*, Vol. 1, *Fast Growing Timber Trees of the Lowland Tropics*, Oxford University Press, Oxford.
- Ledig, F. T. y Fryer, J. H. 1971. A pocket of variability in *Pinus rigida*. *Evolution*. 26(2):259-266.
- Lewinton, R. C. 1974. *The Genetic Basis of Evolutionary Change*. Columbia University Press, Nueva York.
- Libby, W. J., McCutchen, B. G. y Millar, C. I. 1981. Inbreeding depression in selfs of redwood. *Sil. Gen.* 30(1):15-24.
- Mason, H. L. y Langenheim, J. H. 1961. Natural selection as an ecological concept. *Ecology* 42(1):158-165.

- Matheson, A. 1974. "Genotype-Environment Interactions, and Regions for Breeding." 4th Mtg., Res. Comm. of the Australian For. Council, Res. Working Group No. 1, Gambier, Sur de Australia.
- Mergen, F. 1958. Natural polyploidy in slash pine. *For. Sci.* 4(4):283-295.
- Namkoong, G. 1979. "Introduction to Quantitative Genetics in Forestry," Tech. Bull. No. 1588, U. S. Forest Service.
- Nienstaedt, H. 1975. "Adaptive Variation-Manifestation in Tree Species and Uses in Forest Management and Tree Improvement." Proc. 15th Can. Tree Impr. Assoc., Part 2, pp. 11-23.
- Orr-Ewing, A. L. 1976. Inbreeding Douglas fir to the S_3 generation. *Sil. Gen.* 25(5-6):179-183.
- Perry, D. A. 1978. "Variation between and within Tree Species." IUFRO, Proc. Ecology of Even-Aged Forest Plantation, pp. 71-98.
- Rudolph, T. D. 1980. Autumn foliage color variaton among inbred Jack pine families. *Sil. Gen.* 29(5-6):177-183.
- Sarvas, R. 1958. Kaksi Triploidista Haapaa Ja Koivia (two triploid aspens and two triploid birches). *Commun. Inst. Forest. Fenn.* 49(7):1-25.
- Schmitt, D. y Perry, T. O. 1964. Self-sterility in sweetgum. *For. Sci.* 10(3):302-305.
- Sluder, E. R. 1969. "Gene Flow Patterns in Forest Tree Species and Implications for Tree Breeding." 2nd World Consul. on For. Tree Breed., Washington, D. C., pp. 7-16.
- Snieszko, R. 1982. "Inbreeding in Loblolly Pine." Ph. D. thesis, North Carolina State University, Raleigh.
- Squillace, A. 1970. "Genotype-Environment Interactions in Forest Trees." 2nd Mtg., Working Group on Quant. Gen. IUFRO, Sect. 22, Raleigh, N. C., pp. 49-61.
- Srb, A. M., Owen, R. D. y Edgar, R. S. 1965. *General Genetics*. W. H. Freeman, San Francisco.
- Stebbins, G. L. 1950. *Variation and Evolution in Plants*. Columbia University Press, Nueva York.
- Stebbins, G. L. 1977. *Processes of Organic Evolution*, 3a. ed. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N. J.
- Stettler, R. F. 1966. "The Potential Role of Haploid Sporophytes in Forest Genetics Research." Sexto Congreso Forestal Mundial, Madrid, España.
- Stonecypher, R. W., Zobel, B. J. y Blair, R. L. 1973. "Inheritance Patterns of Loblolly Pine from Nonselected Natural Populations." Agricultural Experiment Station Technical Bulletin No. 220, North Carolina State University, Raleigh.
- Strickberger, M. W. 1976. *Genetics*. Macmillan, Nueva York.
- Thor, E. 1961. "Variation Patterns in Natural Stands of Loblolly Pine." 6th South. Conf. For. Tree Impr., Gainesville, Fl. pp. 25-44.
- Wright, J. W. 1976. *Introduction to Forest Genetics*. Academic Press, Nueva York.
- Yeatman, C. W. 1967. Biogeography of jack pine. *Can. Jour. Bot.* 45:2201-2211.
- Zobel, B., Henson, F. y Webb, C. 1960a. Estimates of certain wood properties of loblolly and slash pine trees from breast-height sampling. *For. Sci.* 6(2):155-162.
- Zobel, B. J., Thorbjørnsen, E. y Henson, F. 1960b. Geographic site and individual tree variation in wood properties of loblolly pine. *Sil. Gen.* 9(6):149-158.
- Zobel, B. J. y Kellison, R. C. 1978. "The Importance of Genotype \times Environment Interaction in Forest Management." 8th World For. Cong., Yakarta, Indonesia.
- Zufa, L. 1969. "Polyploidy Induction in Poplars." Proc. 11th Meet. Comm. For. Tree Breed. En Canadá. Parte 2, pp. 169-174.