

## GENÉTICA CUANTITATIVA Y SELECCIÓN

### Introducción

El objetivo primario de un programa de mejoramiento genético forestal, es cambiar la frecuencia de los alelos deseados que afectan características importantes de los árboles, en forma tal que las plantas mejoradas tengan un rendimiento superior al del material no mejorado. La forma de lograr esto es a través del proceso de *selección*, el cual puede definirse como "la selección de individuos con cualidades deseadas para servir de progenitores en la siguiente generación". Aunque la selección puede ser una herramienta importante para estudiar los mecanismos por los cuales las características son heredadas, en los programas de mejoramiento genético forestal aplicado se utiliza principalmente para mejorar características económicamente importantes. Las siguientes secciones se desarrollan teniendo esto en cuenta.

Para que la selección sea efectiva, debe existir variación genética en la población. Como se indicó anteriormente, en la mayoría de las actividades de mejoramiento genético forestal lo que puede utilizar fácilmente el mejorador forestal es la porción aditiva de la variación genética. La selección que se basa en la utilización de la varianza aditiva funciona al aumentar las frecuencias de los alelos favorables. Los efectos aditivos de estos alelos se observan en el rendimiento mejorado de la progenie producida por los programas de mejoramiento o en los huertos semilleros.

La práctica de la selección en los programas de mejoramiento genético forestal es tanto una ciencia como una habilidad artística que debe desarrollar el mejorador forestal. Será el tema principal del siguiente capítulo, en el cual el proceso de selección se discutirá con detalle, conforme se relacione con las fases específicas de las operaciones del mejoramiento genético forestal. Los siguientes párrafos tratan de los principios genéticos asociados con los procesos de selección.

### Selección y ganancia genética

La selección está basada en el principio de que el valor genético promedio de los individuos seleccionados, será mejor que el valor promedio de los individuos de la población como un todo. En el caso de características métricas o cuantitativas, la ganancia obtenida mediante selección se mide por lo general como un cambio en la media de la población. El mejoramiento que potencialmente puede lograrse por selección de una característica, es una función de la heredabilidad de esa característica así como de la variación de ésta en la población.

Ya se señaló en un principio la importancia de la heredabilidad en la determinación de la respuesta a la selección. Una heredabilidad alta indica que gran parte de la variación observada en una determinada característica de la población es de origen genético, y que el mejorador forestal tiene una gran probabilidad de elegir progenitores genéticamente buenos seleccionando aquellos que tengan fenotipos deseables.

La cantidad total de variación de una característica es tan importante como la heredabilidad para determinar la ganancia que puede obtenerse por selección, pero suele

ser ignorada por quienes participan en los programas de mejoramiento genético forestal. La variación total, o fenotípica, es importante debido a su efecto sobre la *diferencial de selección*. Simbolizada por  $S$ , la diferencial de selección se define como "el valor fenotípico promedio de los individuos seleccionados, expresado como una desviación de la media de la población". Si existe una gran variación fenotípica para una determinada característica, entonces la diferencial de selección puede ser grande; mientras que si la variación total es mínima, entonces dicho valor debe ser pequeño. La diferencial de selección se muestra gráficamente en la figura 4.4.

El área sombreada de la figura 4.4 representa los individuos que han sido seleccionados; es decir, aquellos que se van a utilizar como progenitores para producir la siguiente generación de la progenie. La diferencial de selección, o  $S$ , es la diferencia existente entre la media de los individuos seleccionados ( $\bar{X}_s$ ) y la media de la población ( $\bar{X}$ ). Simbólicamente se expresa como:

$$\text{Diferencial de Selección } S = \bar{X}_s - \bar{X}$$

Cuando los individuos se seleccionan únicamente con base en sus valores fenotípicos, sin información de su parentela, la respuesta a la selección se estima mediante la siguiente fórmula:

$$\text{ganancia genética} = \text{heredabilidad en sentido estricto} \times \text{diferencial de selección}$$

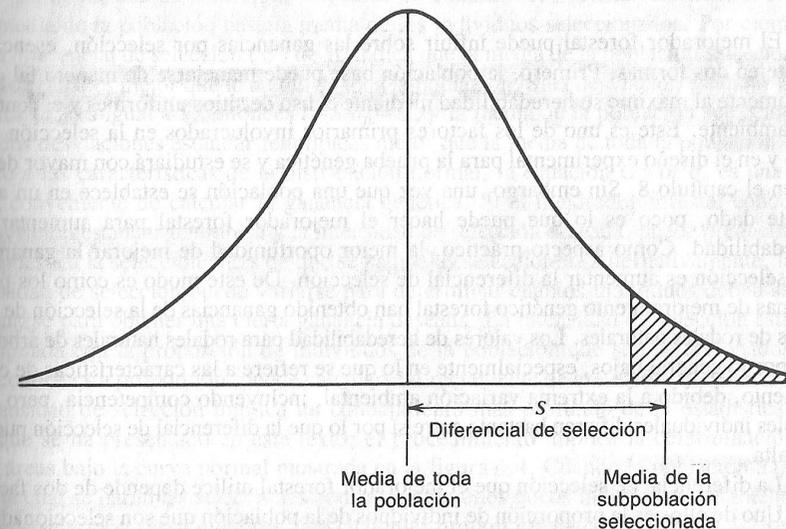


Figura 4.4 La diferencial de selección se indica como la diferencia entre la media de toda la población y la media de la subpoblación seleccionada.

o bien como:

$$G = h^2 S$$

A partir de la fórmula anterior, es evidente que las progenies de progenitores seleccionados pueden no ser mejores que la media de dichos progenitores y por lo general son menos adecuadas. Existen dos razones para esto:

1. Por lo general, sólo parte de la superioridad de los progenitores seleccionados tiene como causa a la genética. El resto es causada por el ambiente. La superioridad causada por el ambiente no se transmite del progenitor a su descendencia. Por ejemplo, puede darse el caso de que un progenitor seleccionado sea superior a sus vecinos debido a que ha crecido en un microhábitat ligeramente superior.
2. En los programas de mejoramiento de la población, donde se cruzan muchos progenitores seleccionados, sólo puede utilizarse la varianza genética aditiva. Esta es la razón por la cual en la ecuación anterior se utiliza la heredabilidad en sentido estricto. Aun cuando toda la variación observada fuera de origen genético (varianza no ambiental), la ganancia sería igual a la diferencial de selección sólo si toda la variación fuera aditiva y no del tipo no aditiva; es decir,  $h^2 = 1$ .

El mejorador forestal puede influir sobre las ganancias por selección, esencialmente en dos formas. Primero, la población base puede manejarse de manera tal que se aumente al máximo su heredabilidad mediante el uso de sitios uniformes y el control del ambiente. Este es uno de los factores primarios involucrados en la selección del sitio y en el diseño experimental para la prueba genética y se estudiará con mayor detalle en el capítulo 8. Sin embargo, una vez que una población se establece en un ambiente dado, poco es lo que puede hacer el mejorador forestal para aumentar la heredabilidad. Como aspecto práctico, la mejor oportunidad de mejorar la ganancia por selección es aumentar la diferencial de selección. De este modo es como los programas de mejoramiento genético forestal han obtenido ganancias de la selección de árboles de rodales naturales. Los valores de heredabilidad para rodales naturales de árboles son por lo general bajos, especialmente en lo que se refiere a las características de crecimiento, debido a la extrema variación ambiental, incluyendo competencia, pero los árboles individuales difieren bastante entre sí por lo que la diferencial de selección puede ser alta.

La diferencial de selección que el mejorador forestal utilice depende de dos factores. Uno de ellos es la proporción de individuos de la población que son seleccionados; es decir, la intensidad con la cual se hace la selección. El otro factor es la desviación estándar fenotípica que, como se ha visto, es una descripción de la variación en la población y se expresa en las mismas unidades que la media de la población. Muchos

mejoradores forestales prefieren expresar la respuesta a la selección o ganancia por medio de la fórmula:

$$G = ih^2\sigma_p$$

donde:

$i$  = intensidad de selección

$h^2$  = heredabilidad

$\sigma_p$  = desviación estándar fenotípica

Esta fórmula indica que tanto la intensidad de selección como la variación fenotípica afectan las ganancias que pueden lograrse.

La comparación de las dos fórmulas para la respuesta a la selección demuestra que:

$$G = h^2 S = ih^2\sigma_p$$

Por lo tanto:  $S = i\sigma_p$  e  $i = S/\sigma_p$

La intensidad de selección, o  $i$ , mide en cuántas desviaciones estándar excede a la media de la población base la media de los individuos seleccionados. Por ejemplo, una diferencial de selección ( $S$ ) de 10 indica que la media de la población seleccionada es 10 unidades mejor que la media de toda la población. Si la desviación estándar fenotípica ( $\sigma_p$ ) es igual a 5, entonces  $i = S/\sigma_p = 2$ , y la media de la población seleccionada es dos desviaciones estándar fenotípicas mejor que la media de toda la población. Debido a las características de la distribución normal, la ecuación  $G = ih^2\sigma_p$  es una forma conveniente de calcular la ganancia genética. Si el mejorador forestal conoce la desviación estándar fenotípica y la intensidad de selección deseada, puede predecirse la respuesta a la selección antes de que se hagan las selecciones. Alternativamente, la intensidad de selección puede variarse para determinar cuántos individuos deben seleccionarse para obtener una cierta ganancia deseada. La intensidad de selección está relacionada con la proporción de individuos de la población que son seleccionados. Si se conoce esta proporción, puede calcularse directamente de ese valor. El cálculo de la intensidad de selección implica un conocimiento más profundo de la estadística que el que se ha presentado en este texto; el procedimiento implica la determinación de las áreas bajo la curva normal mostrada en la figura 4.4. Cuando la población a partir de la cual se harán las selecciones consta de sólo unos pocos individuos, las intensidades de selección serán menores para cualquier proporción dada. En la tabla 4.2 se dan las intensidades de selección para varios niveles distintos de selección y tamaños de la población. Tablas completas de intensidades de selección para poblaciones de diferentes tamaños pueden encontrarse en Becker (1975).

**Tabla 4.2** Intensidades de selección aproximadas ( $i$ ) para poblaciones de varios tamaños y proporciones seleccionadas.

$$i = \frac{s}{\sigma p^2}$$

Proporción seleccionada	Tamaño de la población				
	20	50	200	200	Infinito
0.01	—	—	2.51	2.58	2.66
0.05	1.80	1.99	2.02	2.04	2.06
0.10	1.64	1.70	1.73	1.74	1.76
0.20	1.33	1.37	1.39	1.39	1.40
0.30	1.11	1.14	1.15	1.15	1.16
0.40	0.93	0.95	0.96	0.96	0.97
0.50	0.77	0.79	0.79	0.79	0.80
0.60	0.62	0.63	0.64	0.64	0.64
0.70	0.48	0.49	0.49	0.50	0.50
0.80	0.33	0.34	0.35	0.35	0.35
0.90	0.18	0.19	0.19	0.19	0.20

Nota: Para una determinada proporción seleccionada, la intensidad de selección aumenta con el tamaño de la población.

En resumen, la respuesta a la selección para una característica dada es determinada por dos factores: la heredabilidad de la característica y la diferencial de selección que se utilice. El especialista en mejoramiento genético forestal debe manejar su población en forma tal que ésta sea lo bastante grande para obtener una ganancia útil a partir de la selección.

### Métodos de selección

Existen varios métodos de selección que el mejorador puede utilizar, dependiendo de los tipos de información disponibles. Los sistemas de selección que suelen utilizarse en rodales naturales y plantaciones no mejoradas se estudian con detalle en el siguiente capítulo, y los métodos utilizados en generaciones avanzadas donde se conocen los pedigrís se estudian en el capítulo 13. La base de ambos métodos de selección se introduce en las siguientes secciones.

**Selección masal.** *La selección masal implica la selección de los individuos únicamente con base en sus fenotipos, sin importar la información en torno al rendimiento de sus ancestros, fratrias, la progenie u otros individuos relacionados.* La selección masal funciona mejor en el caso de características altamente heredables, donde el fenotipo es un buen reflejo del genotipo. Es el único tipo de selección que puede utilizarse en rodales naturales o en plantaciones donde se desconoce el parentesco de los árboles. Este tipo de selección rara vez se utiliza cuando se conocen los pedigrís, como en las pruebas genéticas de generación avanzada, debido a que pueden obtenerse mayores ganancias con otros métodos. En este texto se utilizan como sinónimos los términos *selección masal* y *selección individual*.

**Selección de familias.** *La selección de familias implica la selección de familias completas con base en sus valores fenotípicos promedio.* Dentro de las familias no se hace selección de individuos y los valores de cada uno de los árboles se utilizan únicamente para calcular las medias de las familias. Este tipo de selección funciona mejor en el caso de características de poca heredabilidad, donde los fenotipos individuales no son un buen reflejo de los genotipos. Cuando los promedios de las familias se basan en números grandes de individuos, la varianza ambiental tiende a ser menor, por lo que dichos promedios son buenas estimaciones de los valores genéticos promedio. Por sí sola, la selección de familias rara vez se utiliza en dasonomía, aun cuando se trate de características de poca heredabilidad, ya que pueden obtenerse mayores ganancias con otros métodos que incluyen a este tipo de selección como *parte* del método. La selección de familias puede conducir también a mayores tasas de endogamia debido a que se descartan familias completas, reduciendo así la base genética de la población.

**Selección de fratrias.** *Ésta es una forma de selección en la cual los individuos se seleccionan con base en el rendimiento de sus fratrias y no en su propio rendimiento.* Cuando el tamaño de las familias es grande, se asemeja mucho a la selección de familias. Este tipo de selección rara vez se utiliza en dasonomía, pero puede aplicarse en casos donde debe utilizarse el muestreo destructivo para hacer mediciones, y no es posible preservar los genotipos mediante injerto u otras técnicas antes de que empiece el muestreo.

**Pruebas de progenie.** *Las pruebas de progenie implican la selección de árboles progenitores con base en el rendimiento de su progenie.* Puede ser un método de selección muy preciso, debido a que permite estimar directamente los valores de cruce para utilizarlos en el proceso de selección. Esto es lo que ocurre cuando los progenitores provenientes de un huerto semillero son sometidos a pruebas de progenie y los huertos son entonces depurados de progenitores que demuestran ser genéticamente inferiores. Por lo general, la prueba de progenie no es la forma inicial de selección de la mayoría de los programas de mejoramiento genético forestal. La selección inicial mediante la prueba de progenie aumenta considerablemente el intervalo de generación, lo cual significa una pérdida crítica de tiempo. Como se mencionó en capítulos anteriores, el objetivo del mejoramiento genético forestal debe ser lograr el máximo nivel de ganancia por unidad de tiempo. Otras formas de selección son por lo general más eficaces para lograr este objetivo.

**Selección dentro de familias.** *En este caso, los individuos se seleccionan con base en su desviación de la media de la familia y a los valores per se de ésta no se les considera cuando se hacen las selecciones.* De todos los métodos de selección, éste origina la tasa más baja de endogamia, lo cual es un problema importante en la mayoría de

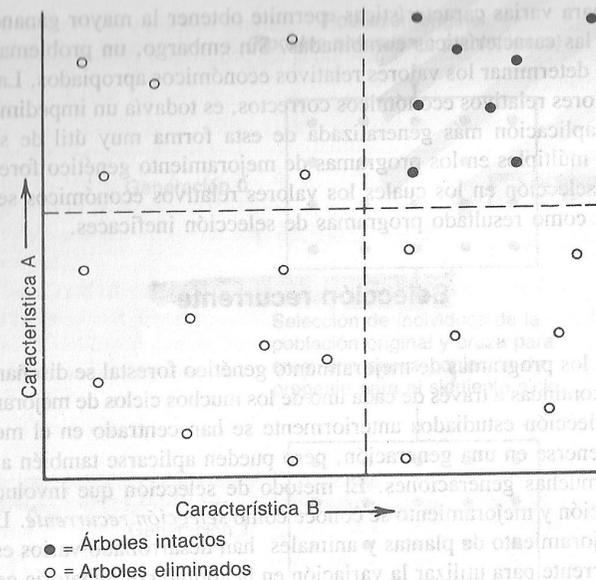
los programas de mejoramiento. En la práctica, la selección de familias rara vez se utiliza en el mejoramiento genético forestal, debido a que pueden obtenerse grandes incrementos en las ganancias mediante la selección de los valores de la familia. Por ello, la selección de familias y la selección dentro de familias son métodos que casi siempre se combinan.

**Selección de los mejores individuos dentro de las mejores familias.** Este método de dos etapas implica la selección de familias, seguida de la selección de individuos dentro de ellas. Da buenos resultados en el caso de características de poca heredabilidad y es una forma predominante de selección utilizada en la mayoría de los programas de mejoramiento genético forestal de generación avanzada. Consiste en seleccionar las mejores familias junto con los mejores individuos de ellas. Un refinamiento de este método es la *selección combinada*, en la cual se calcula un índice que evalúa a todos los individuos con base en su valor de familia combinado con sus valores fenotípicos individuales. Los coeficientes o valores relativos en la ecuación del índice dependen de la heredabilidad de la característica, en este caso se da más valor relativo al promedio de la familia en el caso de características de poca heredabilidad, y más valor relativo al individuo cuando la heredabilidad de la característica es alta.

### Selección para varias características

La mayoría de los programas de mejoramiento genético forestal están dirigidos hacia el mejoramiento de varias características al mismo tiempo. Esto requiere que la información relacionada con varias características se incluya en el método de selección. Como lograr esto de la mejor manera, es una de las principales áreas de investigación del mejoramiento genético forestal de hoy en día. Cualquiera de los métodos ya mencionados puede utilizarse para obtener información respecto a las características individuales, pero esta información debe utilizarse para desarrollar un esquema de selección de características múltiples. Esencialmente, se han desarrollado tres sistemas que atañen a la selección de características múltiples.

**Selección en tándem.** Cuando se utiliza la selección en tándem, el mejoramiento es para una característica a la vez hasta que se alcanza el nivel deseado de mejoramiento de esa característica. Una vez que se ha logrado el mejoramiento deseado en la primera, y por lo general la más importante, característica (esto puede llevar más de una generación), los esfuerzos de selección y mejoramiento se centran entonces en otras características. Este método de mejorar varias características una tras otra rara vez se utiliza debido a la falta de tiempo y a la necesidad de mejorar simultáneamente varias características. El uso primario de la selección en tándem es en aquellos casos en los cuales una característica es de importancia prioritaria, como la resistencia a las enfermedades, o cuando se introducen especies tropicales o subtropicales en ambientes fríos, y la resistencia al frío debe mejorarse antes de que puedan considerarse otras características comercialmente importantes.



**Figura 4.5** Esquema en que se muestra cómo se aplicaría el método de selección de valores independientes de caracteres para dos características. Sólo se utilizan aquellos individuos que satisfacen los estándares mínimos para ambas características.

**Selección de valores independientes de caracteres.** La selección de valores independientes de caracteres es un método de selección de características múltiples que implica fijar valores mínimos a cada característica de interés. Los individuos deben satisfacer estos criterios mínimos para que sean considerados. Este tipo de selección se muestra gráficamente en la figura 4.5. Es una forma de selección de características múltiples que se utiliza bastante en los programas de mejoramiento genético forestal.

**Índice de selección.** El índice de selección es una forma de seleccionar características múltiples el cual combina la información de todas las características de interés en un solo índice. Esto le permite al mejorador asignar un valor total a cada individuo. Además de la información genética, vincula los valores relativos económicos a cada una de las características de interés. En su forma más completa y compleja, el índice de selección combina la información de la familia y del individuo acerca de todas las características en un solo índice. Los valores del índice para los individuos se obtienen a través de una ecuación de regresión múltiple en la que los coeficientes dependen de las heredabilidades, la correlación entre las características, y los valores relativos económicos de cada carácter. Teóricamente, puede demostrarse que el método del índice

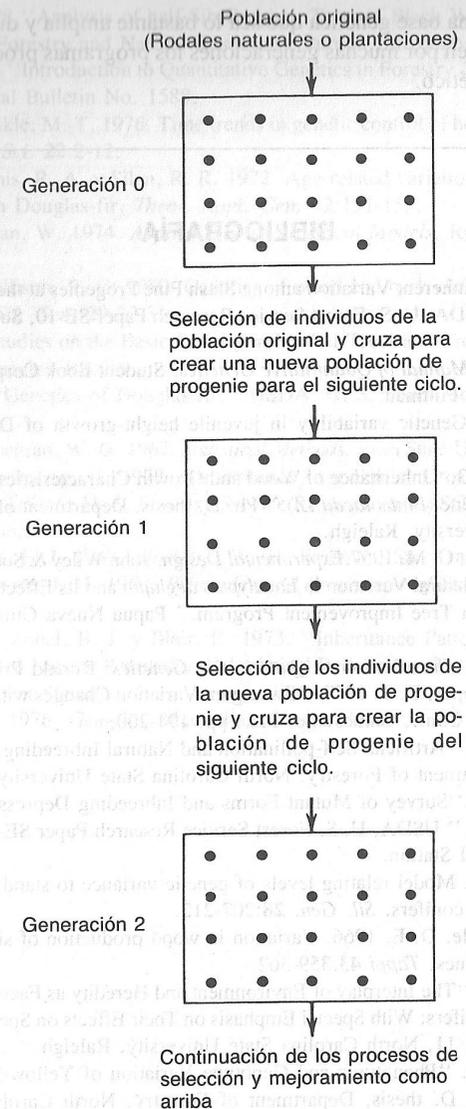
de selección para varias características permite obtener la mayor ganancia genética total de todas las características combinadas. Sin embargo, un problema importante es conseguir o determinar los valores relativos económicos apropiados. La determinación de los valores relativos económicos correctos, es todavía un impedimento importante para la aplicación más generalizada de esta forma muy útil de selección de características múltiples en los programas de mejoramiento genético forestal. El uso de índices de selección en los cuales los valores relativos económicos sean bastante incorrectos da como resultado programas de selección ineficaces.

### Selección recurrente

La mayoría de los programas de mejoramiento genético forestal se diseñan para obtener ganancias continuas a través de cada uno de los muchos ciclos de mejoramiento. Los métodos de selección estudiados anteriormente se han centrado en el mejoramiento que puede obtenerse en una generación, pero pueden aplicarse también a programas que incluyan muchas generaciones. El método de selección que involucra muchos ciclos de selección y mejoramiento se conoce como *selección recurrente*. Los especialistas en el mejoramiento de plantas y animales han desarrollado varios esquemas de selección recurrente para utilizar la variación en la aptitud combinatoria general y, en algunos casos, en la aptitud combinatoria específica. El sistema que se utiliza con mayor frecuencia en los programas de mejoramiento genético forestal se conoce como selección recurrente simple, la cual se muestra en forma esquemática en la figura 4.6. En este sistema, los programas de mejoramiento se comienzan seleccionando árboles de rodales naturales o de plantaciones no mejoradas con base en sus valores fenotípicos. Los árboles seleccionados se cruzan entonces, y sus progenies se establecen en tal forma que pueden utilizarse como fuente de selección para la segunda generación de mejoramiento. En la mayoría de los casos, las selecciones de la segunda generación se hacen con base en los valores de la familia o del individuo. Estas selecciones se cruzan entonces, creando una nueva generación de progenie que puede utilizarse como fuente de selecciones para la siguiente generación. Este sistema se repite varias veces. Las selecciones se hacen en una población base, se cruzan de alguna forma y las progenies resultantes sirven de población para la siguiente generación de mejoramiento.

Los programas de selección recurrente se estudian con más detalle en el capítulo 13. Por ahora, es importante que el lector tenga en cuenta que cuando se abarcan muchos ciclos de mejoramiento, debe tenerse bastante cuidado en las etapas iniciales del programa, para asegurar que se cuente con los recursos genéticos para que el programa de selección recurrente sea óptimo. El mejorador forestal cuando inicie un programa de mejoramiento genético forestal debe tener en cuenta los dos objetivos siguientes:

1. Obtener la mayor ganancia en el menor tiempo posible a través de la selección y producción de semilla mejorada.



**Figura 4.6** Esquemas en los que se muestra la selección recurrente simple que constituye la base de muchos programas de mejoramiento genético forestal. Un sistema adecuado de selección recurrente permite obtener ganancias genéticas durante muchas generaciones de mejoramiento.

2. Mantener una base genética que sea lo bastante amplia y diversa para permitir que continúen por muchas generaciones los programas productivos de mejoramiento genético.

## BIBLIOGRAFÍA

- Barber, J. C. 1964. "Inherent Variation among Slash Pine Progenies at the Ida Cason Calloway Foundation." USDA, U. S. Forest Service Research Paper SE-10, Southeastern For. Expt. Sta.
- Becker, W. A. 1975. *Manual of Quantitative Genetics*. Student Book Corporation, Washington State University, Pullman.
- Campbell, K. 1972. Genetic variability in juvenile height-growth of Douglas-fir. *Sil. Gen.* **21**:126-129.
- Chuntanaparb, L. 1973. "Inheritance of Wood and Growth Characteristics and Their Relationship in Loblolly Pine (*Pinus taeda* L.)." Ph. D. thesis, Department of Forestry, North Carolina State University, Raleigh.
- Cochran, W. G. y Cox, G. M. 1957. *Experimental Design*. John Wiley & Sons, Inc., Nueva York.
- Davidson, J. 1973. "Natural Variation in *Eucalyptus deglupta* and Its Effect on Choice of Criteria for Selection in a Tree Improvement Program." Papua Nueva Guinea, Trop. For. Res. Note no. SR-2.
- Falconer, D. S. 1960. *Introduction to Quantitative Genetics*. Ronald Press, Nueva York.
- Ferguson, R. B. y Cooper, D. T. 1977. "Sweetgum Variation Changes with Time." 14th South. For. Tree Impr. Conf., Gainesville, Fla., pp. 194-200.
- Franklin, E. C. 1968. "Artificial Self-pollination and Natural Inbreeding...*Pinus taeda* L. Ph. D. thesis, Department of Forestry, North Carolina State University, Raleigh.
- Franklin, E. C. 1970. "Survey of Mutant Forms and Inbreeding Depression in Species of the Family *Pinaceae*." USDA, U. S. Forest Service Research Paper SE-61, Southeastern Forest Experimental Station.
- Franklin, E. C. 1979. Model relating levels of genetic variance to stand development of four North American conifers. *Sil. Gen.* **28**:207-212.
- Goddard, R. E. y Cole, D. E. 1966. Variation in wood production of six-year old progenies of select slash pines. *Tappi* **43**:359-362.
- Goggans, J. F. 1961. "The Interplay of Environment and Heredity as Factors Controlling Wood Properties in Conifers: With Special Emphasis on Their Effects on Specific Gravity." Technical Report No. 11, North Carolina State University, Raleigh.
- Kellison, R. C. 1970. "Phenotypic and Genotype Variation of Yellow-Poplar (*Liriodendron tulipifera*)." Ph. D. thesis, Department of Forestry, North Carolina State University, Raleigh.
- Kemphorne, O. 1957. *Introduction to Genetic Statistics*. Iowa State University Press, Ames.
- Kinloch, B. B. y Byler, J. W. 1981. Relative effectiveness and stability of different resistance mechanisms to white pine blister rust in sugar pine. *Phytopathology* **71**:386-391.
- Matziris, D. I. y Zobel, B. J. 1973. Inheritance and correlations of juvenile characteristics in loblolly pine (*Pinus taeda* L.) *Sil. Gen.* **22**:38-44.

- McKeand, S. E. 1978. "Analysis of half-Sib Progeny Tests of Black Walnut." M. S. thesis, Department of Forestry and Natural Resources, Purdue University, Lafayette, Ind.
- Namkoong, G. 1979. "Introduction to Quantitative Genetics in Forestry," USDA, U. S. Forest Service Technical Bulletin No. 1588.
- Namkoong, G. y Conkle, M. T. 1976. Time trends in genetic control of height growth in ponderosa pine. *For. Sci.* **22**:2-12.
- Namkoong, G., Usanis, R. A. y Silen, R. R. 1972. Age-related variation in genetic control of height growth in Douglas-fir. *Theor. Appl. Gen.* **42**:151-159.
- Neter, J. y Wasserman, W. 1974. *Applied Linear Statistical Models*, Richard D. Irwin, Inc., Homewood, Ill.
- Otegbeye, G. O. y Kellison, R. C. 1980. Genetics of wood and bark characteristics of *Eucalyptus viminalis*. *Sil. Gen.* **29**:27-31.
- Persson, A. 1972. "Studies on the Basic Density in Mother Trees and Progenies of Pine." *Studia Forestalia Suecica* No. 96.
- Silen, R. R. 1978. "Genetics of Douglas-fir." USDA, U. S. Forest Service Research Paper WO-35.
- Snedecor, G. W. y Cochran, W. G. 1967. *Statistical Methods*. Iowa State University Press, Ames.
- Snyder, E. B. y Namkoong, G. 1978. "Inheritance in a Diallel Crossing Experiment with Longleaf Pine." USDA, U. S. Forestry Service Research Paper SO-140, Southern Forest Experiment Station.
- Sokal, R. R. y Rohlf, F. J. 1969, *Biometry*. W. H. Freeman, San Francisco.
- Steel, R. G. D. y Torrie, J. H. 1960. *Principles and Procedures of Statistics*. McGraw-Hill, Nueva York.
- Stonecypher, R. W., Zobel, B. J. y Blair, R. 1973. "Inheritance Patterns of Loblolly Pines from a Nonslected Natural Population." Technical Bulletin No. 224, North Carolina Agricultural Experiment Station.
- Strickberger, M. W. 1976. *Genetics*. Macmillan, Nueva York.