

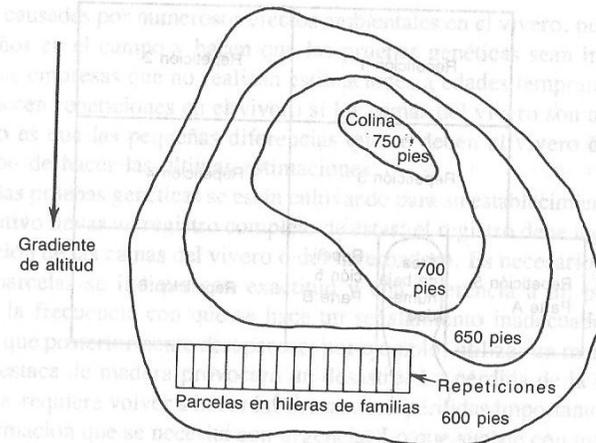
raleza orgánica, no sería conveniente efectuar pruebas genéticas en suelos minerales que podrían ser fácilmente más accesibles. Deben evitarse los sitios y ambientes poco comunes como sitios de prueba, a menos que en dichos sitios se deseen cultivar los propágulos vegetativos o plántulas mejoradas durante el programa operativo.

Es imposible encontrar sitios para pruebas genéticas que carezcan de variación ambiental. Sin embargo, dado que el objetivo de una prueba genética es diferenciar entre el rendimiento causado por factores genéticos y ambientales, las pruebas deben realizarse en un suelo que sea lo más uniforme posible dentro de la repetición en lo que respecta a topografía, drenaje y factores edáficos. Las diferencias existentes entre las repeticiones pueden manejarse estadísticamente, pero no hay forma alguna de separar las diferencias genéticas de la variación causada por el ambiente dentro de una repetición.

Uno de los errores más comunes es seleccionar y preparar un sitio de prueba demasiado pequeño o con una forma que no se adapta a la prueba. Muchas frustraciones indescriptibles ocurren cuando ha llegado el momento de cultivar el sitio y se encuentra entonces que la prueba no se ajusta al terreno disponible. El experimentador debe asegurarse de precalcular la cantidad de área necesaria. Esto incluye linderos, caminos y barreras contra incendios. Asimismo, debe hacerse un ensayo para ver si la prueba se ajustará o no. De preferencia, esto debe hacerse tanto en la oficina como en el campo. Si la topografía del sitio no es uniforme, puede requerirse más terreno a fin de que las repeticiones queden localizadas adecuadamente.

**Arreglo de repeticiones y parcelas.** Una regla general para establecer los diseños de bloques completamente al azar es que las repeticiones deben estar orientadas de tal forma que su eje mayor sea perpendicular al gradiente ambiental. Las parcelas de progenie (parcelas en hileras de familias) deben orientarse de modo que su eje mayor sea paralelo a dicho gradiente. El objetivo es reducir al mínimo la variación ambiental dentro de cada repetición y que cada muestra de la familia tenga la variación ambiental que existe dentro de la repetición. Por ejemplo, si va a efectuarse una prueba en un terreno inclinado y se van a utilizar parcelas en hileras de familias, debe haber una cantidad mínima de cambio de altitud dentro de cada repetición y las parcelas en hileras de familias deben establecerse a lo largo del gradiente de altitud (figura 8.11). Cuando en los sitios de prueba poco drenados se han excavado zanjas para drenaje, las hileras de familias deben correr perpendicularmente a aquéllas. En sitios surcados, las hileras de familias deben correr a través de los surcos y deben ser perpendiculares a los camellones cuando éstos existan.

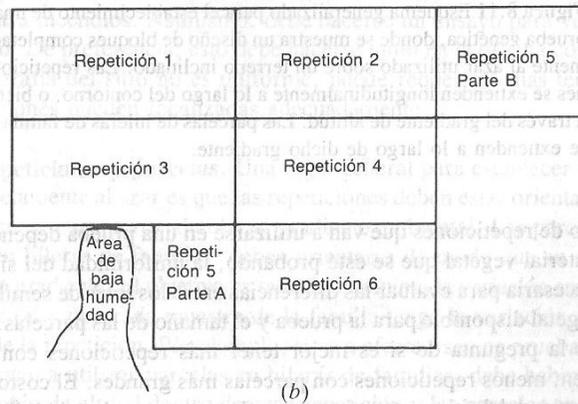
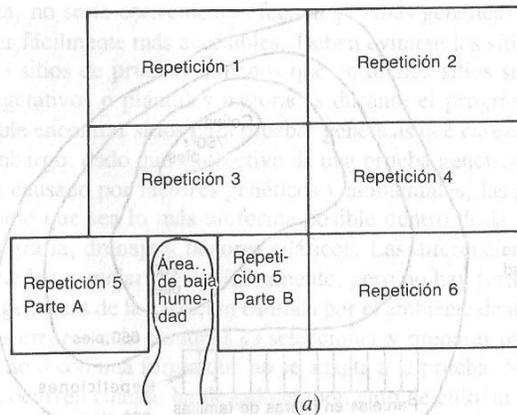
Los cambios drásticos y aislados que ocurren en las condiciones de un sitio en un área asignada para servir de repetición suelen evitarse dividiendo a ésta o utilizando hileras de relleno. Por ejemplo, si una pequeña hondonada pasa a través de una repetición, deben plantarse hileras de relleno, las cuales no se miden, en dicha hondonada y las áreas que rodean a ésta. Aunque ocasionalmente son aceptables pequeñas "divisiones" en las repeticiones, es absolutamente obligatorio que todas las secciones de una repetición sean plantadas en sitios similares lo más cerca posible unas de otras. En la figura 8.12 se muestran ejemplos de las formas correctas e incorrectas de dividir las repeticiones.



**Figura 8.11** Esquema generalizado para el establecimiento de una prueba genética, donde se muestra un diseño de bloques completamente al azar utilizado sobre un terreno inclinado. Las repeticiones se extienden longitudinalmente a lo largo del contorno, o bien a través del gradiente de altitud. Las parcelas de hileras de familias se extienden a lo largo de dicho gradiente.

El número de repeticiones que van a utilizarse en una prueba depende de la variabilidad del material vegetal que se esté probando, la uniformidad del sitio de prueba, la precisión necesaria para evaluar las diferencias entre los lotes de semilla, la cantidad de material vegetal disponible para la prueba y el tamaño de las parcelas. Con frecuencia se plantea la pregunta de si es mejor tener más repeticiones con parcelas más pequeñas o bien, menos repeticiones con parcelas más grandes. El costo del establecimiento, uniformidad del sitio y otros factores influyen en esta decisión. Por lo común, el número de repeticiones es demasiado pequeño y las parcelas son demasiado grandes. En la mayoría de los casos, de 4 a 6 repeticiones son adecuadas si los sitios son razonablemente uniformes. No se obtiene mucha información adicional si se utilizan más de 10 repeticiones. Cuando se tiene duda, la opción debe ser utilizar parcelas más pequeñas con un mayor número de repeticiones. Rara vez se aceptan menos de tres repeticiones. El éxito de la disposición de una parcela en el campo no depende tanto de su tamaño, sino de la uniformidad del ambiente dentro de una repetición y de qué tan bien las parcelas representen el ambiente dentro de la misma.

**Procedimientos en el vivero.** El establecimiento exitoso de las pruebas genéticas en el campo depende de la producción de plantas de calidad. Debe tenerse el mayor cuidado para asegurar que se produzcan árboles resistentes al trasplante. Todos los lotes de prueba deben exponerse a las mismas condiciones de crecimiento existentes en el vivero o en el invernadero. Si se utiliza un diseño de bloques completamente al azar,



**Figura 8.12** A veces las repeticiones deben “dividirse” para evitar condiciones ambientales extremas aisladas. En el esquema se muestran las formas correcta (a) e incorrecta (b) de dividir las repeticiones. La regla es establecer secciones de repeticiones tan cerca como sea posible unas de otras.

es mejor que la prueba se establezca en el vivero o invernadero de la misma manera como se plantará en el campo. Luego, debe instalarse en el campo utilizando el mismo diseño. Este método es especialmente útil cuando las estimaciones van a hacerse a edades tempranas en el campo, ya que los efectos ambientales asociados a la producción de plantas en el vivero o invernadero se manifestarán después en gran medida como efectos de repetición (ambientales) en el campo y no confundirán la estimación de las diferencias genéticas entre los lotes de semilla. Las diferencias existentes en los lotes de semi-

lla y que son causadas por numerosos efectos ambientales en el vivero, pueden persistir por varios años en el campo y hacen que las pruebas genéticas sean imprecisas. La mayoría de las empresas que no realizan estimaciones a edades tempranas en el campo, no establecen repeticiones en el vivero si las camas del vivero son uniformes. La razón de esto es que las pequeñas diferencias que se deben al vivero desaparecerán para el tiempo de hacer las últimas estimaciones.

Cuando las pruebas genéticas se están cultivando para su establecimiento en el campo, es imperativo llevar un registro completo de éstas; el registro debe incluir un mapa de la disposición de las camas del vivero o del invernadero. Es necesario que la ubicación de las parcelas se indique con exactitud y con referencia a un punto fijo. Es sorprendente la frecuencia con que se hace un señalamiento inadecuado del vivero, señalamiento que posteriormente desaparece; por ejemplo, utilizar un marcador de tinta sobre una estaca de madera provocará un desastre. La pérdida de la identidad del lote de semilla requiere volver a hacer las cruces, con pérdidas importantes de tiempo, dinero e información que se necesita con urgencia. Lo que sucede con más frecuencia es que el huerto semillero requiera un aclareo genético al momento de hacer la estimación más temprana de la progenie. Postergar esta estimación puede reducir significativamente el valor del programa de mejoramiento genético forestal.

**Preparación del sitio.** Las normas de preparación del sitio varían dependiendo del área geográfica, la especie y la institución que establece la prueba. En todos los casos, deben aumentar al máximo la uniformidad del área de prueba, la supervivencia de las plántulas y asegurar un adecuado crecimiento del árbol después del establecimiento de la prueba genética. Es muy importante lograr que las plántulas se establezcan y crezcan bien, de modo que puedan obtenerse tan pronto como sea posible estimaciones correctas a partir de las pruebas. La preparación y cuidado del sitio deben ser similares a los utilizados operativamente; sin embargo, el cuidado extra a veces se justifica para obtener resultados más tempranos, aun cuando deben realizarse experimentos para determinar si la calidad de la familia cambia cuando se brinda cuidado extra a la prueba.

**Registros.** Cada prueba genética debe señalarse permanentemente con estacas y etiquetas en el campo, y deben hacerse mapas de la disposición en el campo y guardarse por seguridad en dos lugares separados. Es esencial indicar dónde empiezan las estimaciones; es decir, en cuál extremo de la hilera o en qué esquina del bloque. Pasar por alto esta sencilla regla ha causado confusión con respecto a o la pérdida real de muchos experimentos. Los mapas donde se muestre la identidad de las repeticiones y familias formarán parte de un reporte que debe incluir también las rutas de acceso y la ubicación general de la prueba. Además, se deben incluir también: fecha, clima, preparación del sitio, condiciones de plantado, método de plantación utilizado y cualquier otro factor que pudiera afectar la supervivencia y el crecimiento de la plantación de prueba. Periódicamente, deben realizarse inspecciones de campo, en especial antes de la estimación para asegurarse que la prueba esté aún bien señalada. Durante la estimación de las pruebas, pueden cometerse numerosos errores debido a un señalamiento erróneo del campo y a la falta de mapas del mismo. Incluso hay casos de vándalos

que han removido las etiquetas o, todavía peor, las han cambiado de sitio. La señalización y el registro deben realizarse cuidadosamente.

**Mantenimiento de la prueba.** Después de efectuada la plantación, debe prestarse especial atención a las pruebas genéticas si se desea que sobrevivan y den información precisa. Lo que se hace con mucha frecuencia es establecer las pruebas y después abandonarlas hasta que llega el momento de hacer la estimación. Las pruebas deben inspeccionarse minuciosamente después de la plantación, para tener la certeza de que las plántulas no están amenazadas por la competencia y asegurarse que se han removido las plántulas que crecen espontáneamente de las semillas que se han perdido o los brotes de la misma especie que se está probando. El control de las plagas es esencial. Éste varía desde la aplicación periódica de plaguicidas hasta el cercado en aquellos casos en los que animales como el venado, el alce o el ganado vacuno son un problema. Un hecho real es que una plántula muerta o deforme no puede proporcionar información en torno al potencial genético del crecimiento o calidad del material de prueba. Es evidente, por supuesto, que si la prueba se aplica para determinar la resistencia a insectos o enfermedades, entonces no deben aplicarse medidas de control.

**Aclareo.** Los métodos de aclareo para las pruebas genéticas varían dependiendo del espaciamiento inicial, fecha de la estimación final, objetivos de la prueba y procedimientos de aclareo utilizados en las plantaciones operativas. En casos en los cuales el aclareo es un tratamiento dasonómico planeado, se han desarrollado diseños de prueba especiales para ajustar este tratamiento de prueba (Libby y Cockerham, 1981).

## ANÁLISIS DE LAS PRUEBAS GENÉTICAS

La elección y puesta en práctica de los diseños experimentales y de apareamiento apropiados, es sólo el primer paso de un programa de prueba genética. El valor de las pruebas para un programa de mejoramiento genético forestal depende del análisis e interpretación adecuados de las mediciones obtenidas. El análisis de las pruebas genéticas es por lo general relativamente directo y sólo requiere un conocimiento muy básico de estadística. Cuando los diseños de apareamiento o experimentales son complejos, o bien cuando las pruebas se tornan desproporcionadas, el análisis puede requerir entonces un conocimiento profundo de estadística, procesamiento de datos y mucha experiencia. En este libro sólo se estudian los conceptos básicos. Quienes deseen un estudio más detallado de los análisis genéticos pueden consultar textos sobre genética cuantitativa y mejoramiento genético, como los de Becker (1975), Falconer (1960) o Hallauer y Miranda (1981).

### Análisis de varianza

**Naturaleza del análisis.** La mayoría de los experimentos genéticos se analizan mediante lo que se conoce como análisis de varianza, éste es un método estadístico a tra-

**Tabla 8.1** Análisis de varianza para una prueba genética de medios hermanos plantados en un diseño de bloques completamente al azar<sup>a</sup>.

Fuente de variación	Grados de libertad	Cuadrados medios	Cuadrados medios esperados
Repeticiones	$R-1$	$MS_4$	$\sigma_W^2 + A\sigma_{RF}^2 + AF\sigma_R^2$
Familias	$F-1$	$MS_3$	$\sigma_W^2 + A\sigma_{RF}^2 + AR\sigma_F^2$
Familias $\times$ repeticiones	$(F-1)(R-1)$	$MS_2$	$\sigma_W^2 + A\sigma_{RF}^2$
Árboles dentro de las parcelas	$RF(A-1)$	$MS_1$	$\sigma_W^2$

<sup>a</sup>  $F$ ,  $R$  y  $A$  se refieren al número de familias, repeticiones y árboles por parcela repetida en cada familia.  $\sigma_W^2$ ,  $\sigma_{RF}^2$ ,  $\sigma_F^2$  y  $\sigma_R^2$  son, respectivamente, los componentes de varianza dentro de la parcela, en la repetición  $\times$  familia, en la familia y en la repetición.

vés del cual la variación total existente en un experimento puede dividirse en diferentes fuentes. En los experimentos de genética, el análisis de varianza permite que el genetista forestal divida la variación observada en sus componentes genético y ambiental y, cuando sea conveniente, determine las interacciones de ambos.

En la tabla 8.1 se muestra un análisis de varianza sencillo apropiado para un experimento que incluya familias de polinización libre o familias que representen un esquema de apareamiento de cruce múltiple, las cuales se plantan en el campo de acuerdo con un diseño de bloques completamente al azar. Varios términos utilizados en el análisis de varianza justifican una explicación. El término *fFuente de variación* es autoexplicativo; denota simplemente qué parte de la variación total de la prueba es explicada en esa línea del análisis. Los *grados de libertad* indican el número de clases independientemente variables, mientras que los *cuadrados medios* para cualquier fuente particular denotan toda la variación que ha contribuido a las diferencias observadas de ese efecto. El término *cuadrados medios esperados* denota las contribuciones relativas de cada tipo de varianza a cada cuadrado medio. Por ejemplo, en la tabla 8.1 el cuadrado medio de la familia está compuesto por las variaciones de los árboles dentro de las parcelas, las interacciones de repeticiones y familias, y la variación existente en la familia. Los cuadrados medios se utilizan para analizar la significancia estadística de un efecto, pero se requiere una mayor manipulación del análisis para estimar los componentes de varianza dentro de la parcela ( $\sigma_W^2$ ), en la repetición  $\times$  familia ( $\sigma_{RF}^2$ ), en la familia ( $\sigma_F^2$ ) y en la repetición ( $\sigma_R^2$ ). El componente  $\sigma_W^2$  se estima directamente del cuadrado medio de los árboles dentro de las parcelas,  $MS_1$ . El componente de varianza en la interacción de las repeticiones, mostrado por los cuadrados medios de la tabla 8.1, y las familias ( $\sigma_{RF}^2$ ) pueden estimarse a partir del cuadrado medio dentro de las parcelas,  $MS_1$ , y del cuadrado medio de las repeticiones  $\times$  familias,  $MS_2$ , de la siguiente forma:

$$\sigma_{RF}^2 = \frac{MS_2 - MS_1}{T} = \frac{(\sigma_W^2 + T\sigma_{RF}^2) - \sigma_W^2}{T}$$

El componente de varianza de la familia se calcula a partir del cuadrado medio de la familia,  $MS_3$ , y del cuadrado medio de la repetición  $\times$  familia,  $MS_2$ , de la siguiente manera:

$$\sigma_F^2 = \frac{MS_3 - MS_2}{TR} = \frac{(\sigma_W^2 + T\sigma_{RF}^2 + TP\sigma_F^2) - (\sigma_W^2 + T\sigma_{RF}^2)}{TR}$$

El componente de varianza de las repeticiones ( $\sigma_R^2$ ) se estimaría de la misma forma. Estos componentes de varianza pueden utilizarse para calcular las heredabilidades; esto se hará en las dos secciones siguientes.

Los coeficientes  $A$ ,  $R$  y  $F$  (que denotan el número de árboles/parcela, el número de repeticiones y el número de familias) que aparecen en los cuadrados medios esperados pueden arreglarse en forma multiplicativa simple sólo si los datos están completamente balanceados; es decir, si todas las familias ocurren en todas las repeticiones y el mismo número de árboles ocurren en cada parcela. Si los datos están desbalanceados, los coeficientes de los cuadrados medios esperados cambiarán un poco. Si sólo se han perdido algunos árboles, el cambio puede no ser lo suficientemente grande como para causar inquietud, aunque esto depende de la distribución de los árboles faltantes. Por ejemplo, la pérdida de parcelas enteras es un problema importante y complica el análisis.

En la tabla 8.2 se muestra el análisis de varianza para una prueba donde se utiliza un diseño de apareamiento factorial, y un diseño de campo en bloques completamente al azar. Se supone que existe un grupo de datos completamente balanceados. Los componentes de varianza se obtienen de la misma manera que en el caso de la prueba de semifratrías. Las fuentes de variación debidas a familias de individuos femeninos y masculinos (con componentes de varianza  $\sigma_F^2$  y  $\sigma_M^2$ , respectivamente), equivalen a semifratrías ( $\sigma_F^2$  en la tabla 8.1). Es importante subrayar de nuevo que los coeficientes de los cuadrados medios esperados sólo se mantienen si los datos están comple-

**Tabla 8.2** Análisis de varianza de una prueba en la que se utiliza un diseño de apareamiento factorial y un diseño de bloques completamente al azar<sup>a</sup>.

Fuente	Grados de libertad	Cuadrados medios	Cuadrados medios esperados (CME)
Repeticiones	$R-1$	$MS_5$	$\sigma_W^2 + A\sigma_{MFR}^2 + AS\sigma_M^2 + ASF\sigma_F^2$
Machos	$M-1$	$MS_4$	$\sigma_W^2 + A\sigma_{MFR}^2 + AS\sigma_M^2 + ASM\sigma_F^2$
Hembras	$F-1$	$MS_3$	$\sigma_W^2 + A\sigma_{MFR}^2 + AS\sigma_M^2$
Machos $\times$ hembras	$(F-1)(M-1)$	$MS_2$	$\sigma_W^2 + A\sigma_{MFR}^2$
Error mancomunado	$(FM-1)(R-1)$	$MS_1$	$\sigma_W^2$
Dentro de las parcelas	$FMR (A-1)$	$MS_1$	$\sigma_W^2$

<sup>a</sup>El error mancomunado representa la varianza debida a la repetición  $\times$  machos, repetición  $\times$  hembras y repetición  $\times$  machos  $\times$  hembras.

tamente balanceados; es decir, si todos los individuos masculinos se cruzan con todos los individuos femeninos, no faltan parcelas y todas tienen el mismo número de árboles medibles. En realidad, éste no suele ser el caso; especialmente en el caso de los diseños de apareamiento más complicados. Cada vez que los datos estén considerablemente desbalanceados, deben utilizarse técnicas complicadas para obtener los coeficientes de los cuadrados medios esperados. En muchas pruebas estadísticas avanzadas pueden encontrarse métodos de cálculo manual. Muchas instituciones cuentan ahora con computadoras que tienen la capacidad de hacer fácilmente los cálculos complejos.

Los análisis de varianza para otros diseños de apareamiento son, en muchos aspectos, similares a aquellos de las pruebas de semifratrías (diseños de apareamiento por polinización libre o por policruza) y pruebas donde se utilizan esquemas de cruce factorial. Es evidente a partir de la descripción de los dos diseños anteriores, que los diseños de apareamiento complicados requieren de técnicas analíticas más complejas. Cuando se cuenta con computadoras, la complejidad del análisis requerido debe ser raramente un factor limitante en la elección del diseño de apareamiento. Más bien, las restricciones residen en los objetivos del genetista forestal y en la necesidad de proceder tan rápida y eficazmente como sea posible con el programa de prueba y de mejoramiento genético.

Hasta aquí no se han descrito los análisis para otros esquemas de apareamiento. Una publicación excelente que detalla los resultados de un experimento donde se utiliza el esquema anidado de apareamiento es la de Stonecypher y colaboradores (1973). Un ejemplo del uso del esquema dialélico de apareamiento es el trabajo realizado en el pino "longleaf" (*Pinus palustris*) por Snyder y Namkoong (1978).

**Cálculos de heredabilidad en árboles individuales.** Componentes de varianza similares a los obtenidos en el análisis mostrado en la tabla 8.1, pueden utilizarse para estimar la heredabilidad. Esto implica igualar los componentes estadísticos de la varianza con sus contrapartes genéticas, tales como los componentes de la varianza genética aditiva ( $\sigma_A^2$ ), de la varianza genética no aditiva ( $\sigma_{NA}^2$ ) y de la varianza fenotípica ( $\sigma_P^2$ ).

Para el análisis de la tabla 8.1, donde se están probando semifratrías, el componente de varianza de familia ( $\sigma_F^2$ ) es igual a una cuarta parte de la varianza genética aditiva ( $\sigma_A^2$ ). En el esquema de prueba utilizado en este ejemplo, la varianza fenotípica ( $\sigma_P^2$ ) se estima mediante la suma de los componentes de varianza dentro de la parcela ( $\sigma_W^2$ ), de la repetición  $\times$  familia ( $\sigma_{RF}^2$ ), y de la familia ( $\sigma_F^2$ ). Simbólicamente se tiene que:

$$\sigma_P^2 = \sigma_W^2 + \sigma_{RF}^2 + \sigma_F^2$$

La heredabilidad en sentido estricto de árboles individuales ( $h^2$ ), es decir, la proporción de varianza genética aditiva respecto de la varianza fenotípica, se calcula como:

$$h^2 = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_P^2} = \frac{4\sigma_F^2}{\sigma_W^2 + \sigma_{RF}^2 + \sigma_F^2}$$

Si se conoce el significado genético del componente de familia,  $\sigma_F^2$ , puede interpretarse el significado de los otros componentes. El componente  $\sigma_{RF}^2$  resulta del hecho de que las familias no se comportan entre sí de la misma manera en diferentes repeticiones, y el componente  $\sigma_W^2$  está compuesto por el resto de la variación genética más la variación ambiental dentro de las parcelas. Así, se tiene que:

$$\sigma_W^2 = 3/4\sigma_A^2 + \sigma_{NA}^2 + \sigma_E^2$$

donde

$\sigma_A^2$  = varianza genética aditiva

$\sigma_{NA}^2$  = varianza genética no aditiva

$\sigma_E^2$  = varianza ambiental

El diseño de apareamiento utilizado en el ejemplo de la tabla 8.1 no puede utilizarse para calcular la *heredabilidad en sentido amplio* ( $H^2$ ), la proporción de toda la variación genética con respecto de la variación fenotípica, ya que ninguno de los componentes estadísticos de la varianza da una estimación de la varianza genética no aditiva,  $\sigma_{NA}^2$ .

El componente  $\sigma_F^2 = 1/4 \sigma_A^2$  es aplicable al ejemplo de la tabla 8.1 sólo si las familias fuesen semifratrias. Si las familias hubieran sido fratrias no emparentadas, el componente de familia  $\sigma_F^2$  sería igual a la mitad de la varianza aditiva más una cuarta parte de la varianza no aditiva ( $\sigma_F^2 = 1/2 \sigma_A^2 + 1/4 \sigma_{NA}^2$ ). Por lo tanto, si la varianza no aditiva fuera importante para una característica particular, no habría forma de estimar la heredabilidad en sentido estricto a partir de una prueba donde se utiliza un esquema de apareamiento de un solo par, ya que la estimación de la varianza genética aditiva se confundiría con la de la varianza genética no aditiva.

Para el análisis del diseño de apareamiento factorial mostrado en la tabla 8.2, los componentes de varianza para los individuos masculinos y femeninos ( $\sigma_M^2$  y  $\sigma_F^2$ ) son iguales a la cuarta parte de la varianza genética aditiva. En este esquema de apareamiento, el componente de varianza  $\sigma_{FM}^2$  estima una cuarta parte de la varianza genética no aditiva. La heredabilidad en sentido estricto de árboles individuales puede calcularse a través de la ecuación:

$$h^2 = \frac{2(\sigma_F^2 + \sigma_M^2)}{\sigma_M^2 + \sigma_F^2 + \sigma_{MF}^2 + \sigma_{MFR}^2 + \sigma_{OW}^2}$$

Dado que el componente de varianza  $\sigma_{FM}^2$  da una estimación de la varianza genética no aditiva, este diseño de apareamiento puede utilizarse para estimar la heredabilidad en sentido amplio ( $H^2$ ); es decir, la proporción de toda la variación genética con respecto de la variación fenotípica. Ésta se calcula mediante la ecuación:

$$H^2 = \frac{\sigma_G^2}{\sigma_P^2} = \frac{2(\sigma_A^2 + \sigma_m^2) + 4\sigma_{MF}^2}{\sigma_m^2 + \sigma_f^2 + \sigma_{MF}^2 + \sigma_s^2 + \sigma_w^2}$$

**Heredabilidad a nivel de familias.** Además de la heredabilidad de árboles individuales, los genetistas forestales suelen trabajar con las heredabilidades de medias de familias, las cuales adquieren gran importancia cuando la selección puede practicarse tanto en familias como en individuos, como se hace en el mejoramiento genético forestal de generación avanzada cuando las selecciones se hacen a partir de pruebas genéticas. Estas heredabilidades pueden calcularse directamente de los componentes de varianza conociendo el número de árboles por parcela, de repeticiones y de familias. Por ejemplo, la heredabilidad de la media de las familias para el ejemplo de la prueba de semifratrias dado en la tabla 8.1 se calcularía como:

$$h_F^2 = \frac{\sigma_F^2}{\frac{\sigma_W^2}{TR} + \frac{\sigma_{FR}^2}{T} + \sigma_F^2}$$

Los componentes y coeficientes de varianza son tal como se definió en la tabla 8.1. Las heredabilidades a nivel de familia suelen ser más grandes que las heredabilidades de árboles individuales, puesto que están basadas en promedios estimados con una muestra de muchas progenies. Así, los efectos de los factores ambientales dentro de la prueba son promediados fuera de la media de la familia.

**Heredabilidad a partir de la regresión progenitor-progenie.** Además del análisis del parentesco, existen otros métodos para calcular las heredabilidades. Cuando las estimaciones se han hecho tanto en los progenitores como en la progenie, es posible calcular la heredabilidad de una característica a través de técnicas de regresión que relacionan el rendimiento de la progenie con el valor de los progenitores. Esencialmente, la regresión es una técnica estadística que ajusta una recta que relaciona a dos grupos de variables. La ecuación de regresión puede escribirse como:

$$Y = bX + e$$

donde:

- Y = promedio de los valores de la progenie
- b = coeficiente de regresión (pendiente de la recta)
- X = valor del progenitor
- e = error (falta de ajuste de los valores a la recta)

El coeficiente de regresión  $b$  puede estimarse como:

$$b = \frac{\Sigma(X_i - \bar{X})(Y_i - \bar{Y})}{\Sigma(X_i - \bar{X})^2}$$

donde:

- $X_i$  = valores de cada uno de los progenitores
- $\bar{X}$  = promedio de los valores de los progenitores
- $Y_i$  = promedio de la progenie de la familia
- $\bar{Y}$  = promedio de toda la progenie

En casos donde participan familias de medios hermanos (es decir, las estimaciones se han hecho en un solo progenitor), el coeficiente  $b$  es igual a la mitad de la heredabilidad en sentido estricto. Cuando se trata de familias totalmente consanguíneas, y los valores de progenie son regresados en el valor promedio de los dos progenitores (valor medio de los progenitores),  $b$  es entonces igual a la heredabilidad en sentido estricto.

Las heredabilidades estimadas con técnicas de regresión progenitor-progenie son por lo general menores que las estimadas mediante los análisis de parentesco de las pruebas genéticas. Existen cuando menos dos posibles razones de esto. Primero, los progenitores de la progenie suelen no ocurrir en un ambiente uniforme sino que están dispersos a lo largo de rodales muy grandes y con ambientes variables, o bien pueden estar creciendo en muchos rodales distintos. Esto es especialmente cierto cuando los progenitores seleccionados se han obtenido de muchas áreas diferentes. La variación ambiental que afecta a los árboles progenitores disminuye la heredabilidad. Segundo, las estimaciones suelen hacerse en progenitores y progenie de diferentes edades; esto disminuye la heredabilidad si las características que se están midiendo son muy variables en árboles de diferentes edades. Las características que están bajo control genético muy fuerte y son poco afectadas por ambientes locales, tales como el peso específico de la madera, pueden mostrar heredabilidades similares sin importar el método de estimación.

**Correlaciones genéticas**

Las correlaciones genéticas entre características son útiles y de interés para los genetistas forestales, ya que indican el grado con que una característica cambia como resultado de un cambio en otra característica. Por otro lado, son útiles para determinar el grado de éxito que alcanzará la selección indirecta o la selección de una característica con el fin de mejorar otra característica.

Para estimar las correlaciones genéticas entre las características, pueden utilizarse análisis similares a los de las tablas 8.1 y 8.2. La principal diferencia es que, en vez de calcular un análisis de *varianza*, se hace un análisis de *covarianza*. Esto implica calcular los productos medios de la cruce, en vez de los cuadrados medios. Posteriormente, dichos productos se utilizan para determinar los componentes de covarianza. Para datos completamente balanceados, los coeficientes de los productos medios esperados de la cruce son exactamente iguales a los de los cuadrados medios esperados. Las correlaciones genéticas pueden estimarse como:

$$r_G = \frac{\sigma_{F_{xy}}}{\sqrt{\sigma_{F_x}^2} \sqrt{\sigma_{F_y}^2}}$$

donde

- $r_G$  = correlación genética
- $\sigma_{F_{xy}}$  = componente de covarianza en semifratrias para las características X y Y
- $\sigma_{F_x}^2$  = componente de varianza en semifratrias para la característica X
- $\sigma_{F_y}^2$  = componente de varianza en semifratrias para la característica Y

**INTERACCIÓN GENOTIPO-AMBIENTE**

La interacción genotipo-ambiente posee un interés especial en el mejoramiento genético forestal y en la prueba genética. Definida de manera simple, la *interacción genotipo-ambiente* significa que el rendimiento relativo de clones, familias, procedencias, o especies difiere cuando éstas crecen en ambientes distintos. Esto puede consistir en un cambio real en el crecimiento, que es el tipo de interacción más importante para el genetista forestal, o bien puede consistir simplemente en un cambio de variación de un ambiente a otro sin que ocurra cambio alguno en el crecimiento. Una representación gráfica de interacción genotipo-ambiente que implica cambios en el crecimiento se muestra en la figura 8.13, donde la familia 1 es superior en el ambiente A, mientras que la familia 2 es superior en el ambiente B.

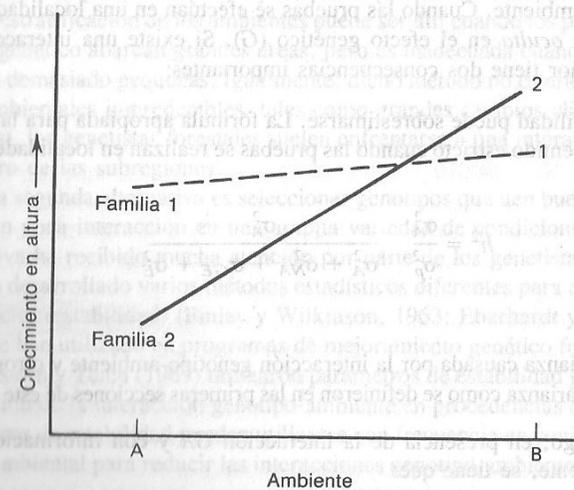


Figura 8.13 La interacción genotipo-ambiente ocurre cuando los genotipos crecen de forma diferente uno respecto del otro en ambientes distintos. En la situación hipotética que aquí se muestra, la familia 1 es la que mejor crece en el ambiente A; en el ambiente B existe un cambio en la tasa de crecimiento, por lo que la familia 2 se torna superior.

Cuando existe interacción debido a que los genotipos responden de manera distinta a diferentes ambientes, puede existir una variabilidad considerable en un programa de prueba genética. Es un factor de complicación que debe reconocerse y utilizarse. Puede ser de gran utilidad cuando se desean obtener ganancias máximas en ambientes específicos, pero dicha interacción puede transformarse en una enorme barrera cuando se tratan de obtener líneas de amplia adaptación apropiadas para varios ambientes distintos.

La interacción genotipo-ambiente puede expresarse simbólicamente mediante una extensión del modelo que relaciona el rendimiento fenotípico con los efectos genético y ambiental. El modelo se expresa como:

$$F = G + A + GA$$

donde

- $F$  = valor fenotípico  
 $G$  = efecto genético  
 $A$  = efecto ambiental  
 $GA$  = efecto causado por la interacción genotipo-ambiente

La única forma de explicar el efecto de la interacción  $GA$  es realizar pruebas genéticas en más de un ambiente. Cuando las pruebas se efectúan en una localidad, el término interacción se *añade* en el efecto genético ( $G$ ). Si existe una interacción  $GA$  apreciable, lo anterior tiene dos consecuencias importantes:

1. La heredabilidad puede sobrestimarse. La fórmula apropiada para la heredabilidad en sentido estricto cuando las pruebas se realizan en localidades múltiples es:

$$h^2 = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_p^2} = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_A^2 + \sigma_{NA}^2 + \sigma_{GE}^2 + \sigma_e^2}$$

donde:

$\sigma_{GA}^2$  = varianza causada por la interacción genotipo-ambiente y otros componentes de varianza como se definieron en las primeras secciones de este capítulo.

Sin embargo en presencia de la interacción  $GA$  y con información de un solo ambiente se tiene que:

$$h^2 = \frac{(\sigma_A^2 + \sigma_{GE}^2)}{\sigma_A^2 + \sigma_{NA}^2 + \sigma_{GE}^2 + \sigma_e^2}$$

Los componentes de varianza para la varianza genética aditiva y la interacción  $GA$  se *añaden* y no pueden separarse cuando las pruebas se efectúan

en una sola localidad. Esto resultará en una sobrestimación de ganancia a partir de la selección cuando el material mejorado se plante en un ambiente diferente al de la prueba.

2. Pueden utilizarse genotipos subóptimos en ambientes que difieren del ambiente de prueba si la interacción  $GA$  causa cambios en el crecimiento. Esto es porque los genotipos elegidos como *los mejores* en el ambiente de prueba no son los mejores para utilizarse en otros ambientes. El resultado final será menor ganancia genética en el ambiente distinto al de la prueba.

Debido a la posible presencia de la interacción  $GA$ , siempre es aconsejable, y algunas veces obligatorio, que las pruebas genéticas se efectúen en ambientes múltiples. Los ambientes pueden consistir en diferentes localidades, diferentes años o diferentes tratamientos de manejo o preparación del sitio.

Para reducir la interacción genotipo-ambiente se han empleado dos métodos en los programas de mejoramiento genético. Una alternativa es estratificar áreas dentro de una región bajo mejoramiento genético en subregiones con condiciones ambientales similares. Las semejanzas pueden determinarse a partir de factores macroambientales como regímenes de temperatura, provincias fisiográficas o suelos, o bien pueden indicarse a través de la experiencia y rendimiento de los genotipos mismos. Luego, se efectúan diferentes programas de mejoramiento genético para cada subregión.

La estratificación de los ambientes puede ser útil cuando los programas de mejoramiento genético abarcan grandes áreas, pero es inadecuada cuando las subregiones se vuelven demasiado pequeñas. Igualmente, dicho método no es eficaz en el caso de factores ambientales impredecibles, tales como grandes cambios climáticos de un año a otro. Así, los genetistas forestales suelen enfrentarse a una interacción  $GA$  significativa dentro de las subregiones.

Una segunda alternativa es seleccionar genotipos que den buenos resultados y que muestren poca interacción en una amplia variedad de condiciones ambientales. Esta alternativa ha recibido mucha atención por parte de los genetistas en años recientes, y se han desarrollado varios métodos estadísticos diferentes para estimar la adaptabilidad general (estabilidad) (Finlay y Wilkinson, 1963; Eberhardt y Russell, 1966), los cuales se han utilizado en programas de mejoramiento genético forestal. Por ejemplo, Morgenstern y Teich (1969) utilizaron parámetros de estabilidad genotípica en una investigación de la interacción genotipo-ambiente en procedencias de pino "jack". Los parámetros de estabilidad pueden utilizarse con frecuencia en conjunto con la estratificación ambiental para reducir las interacciones genotipo-ambiente dentro de las subregiones.

No se hará aquí intento alguno por describir los aspectos estadísticos de las interacciones  $GA$ . Los métodos estadísticos apropiados para analizar experimentos efectuados en localidades múltiples son una extensión de los métodos dados en la sección anterior y pueden encontrarse en el trabajo de Cochran y Cox (1950). La discusión subsiguiente de las interacciones  $GA$  se centrará en el efecto general de éstas sobre las actividades de manejo del bosque y del mejoramiento genético forestal.

### Efectos de la interacción GA

Para la mayoría de los programas de mejoramiento genético forestal a gran escala, el principal objetivo es desarrollar líneas de árboles ampliamente adaptadas que puedan utilizarse en muchos ambientes. Esto requiere genotipos que den buenos rendimientos en diferentes ambientes. Cuando se ignora la interacción GA, pueden producirse grandes pérdidas de producción en la dasonomía operativa. Las pérdidas pueden ser de dos tipos: muerte y crecimiento o calidad reducidos. La primera se reconoce fácilmente, pero suele requerirse una observación detallada para estimar la importancia de los últimos. Debe subrayarse que los genotipos pueden interactuar para determinar características tanto de crecimiento como de calidad. Los aspectos cualitativos reciben a veces poca atención, pero en algunos casos pueden interactuar más que las características de crecimiento.

Existen muchas causas de interacción, pero en general se está de acuerdo en que la mayoría están más estrechamente relacionadas con factores edáficos que con factores climáticos (Shelbourne, 1972; Goddard, 1977), a menos que se estén considerando áreas geográficas muy pequeñas o bien donde las variables climáticas cambian apreciablemente a cortas distancias, como en un terreno montañoso. Grandes diferencias genéticas o ambientales no siempre dan como resultado una interacción genotipo-ambiente. Por ejemplo, no se encontró ninguna interacción en el crecimiento en altura durante 3 años ni en la resistencia a la roya fusiforme en el pino "slash" (Squillace, 1969), mientras que Wright (1973) encontró que los efectos genéticos y de sitio eran mayores que la interacción genotipo-sitio en procedencias de 8 a 12 años de edad y en pruebas de progenie de 11 especies de árboles forestales en el norte de la región central de Estados Unidos.

### Interacción especie-procedencia

Muchos ejemplos del efecto de interacción que causa pérdidas de crecimiento y calidad en especies y procedencias han sido citados por Binet (1963), King (1965) y otros. Gran parte del trabajo genético en dasonomía se ha relacionado con la determinación de las interacciones generales genotipo-ambiente, y podrían escribirse varios libros sobre los resultados, mostrando la amplia adaptabilidad de algunas fuentes de semilla y las condiciones ambientales específicas necesarias para otras (Suassuna, 1977). Un ejemplo clásico del efecto de interacción a nivel de población fue dado por Fuentes (1971), quien colectó semillas de pino "loblolly" en sitios húmedos y secos, las sembró y nuevamente plantó las plántulas resultantes en ambas condiciones. Encontró una marcada interacción para las características de diámetro y altura del árbol entre el sitio de plantación y la fuente de semilla.

La determinación de las condiciones ambientales a las cuales una fuente de semilla está adaptada es el primer paso esencial para que un programa forestal tenga éxito. La identificación de una línea adaptada al área de prueba no resuelve por completo el problema, puesto que existe todavía el riesgo de plantar fuera de sitio a medida que el programa forestal se amplía para incluir diferentes sitios. Gran parte de la importan-

cia de la interacción genotipo-ambiente a nivel de especie o de procedencia dentro de una especie se ha mencionado ya en las primeras explicaciones sobre la procedencia y fuente de semilla, por lo que no se repetirá aquí. Sin embargo, es absolutamente necesario estimar la adaptabilidad y posible interacción de cualquier especie o procedencia en los ambientes en los cuales crecerá.

### Interacción familia y clon-ambiente

La interacción familia o clon-ambiente está bien documentada para varias especies. Burdon (1971) encontró en *P. radiata* una interacción clon-sitio muy notable para las siguientes características: frecuencia de amontonamiento de ramas, curvatura del fuste y vigor del árbol. Esto reflejó principalmente la incapacidad de ciertos clones para dar buenos rendimientos en suelos con bajo contenido de fósforo. El riesgo de utilizar indiscriminadamente familias de *P. radiata* en la dasonomía productiva ha sido ilustrado por Fielding (1968), con base en los resultados de sus investigaciones que mostraron el fracaso de la progenie de uno de los progenitores probada en sitios secos, pero un buen rendimiento de la misma progenie en buenos sitios. Para la misma especie, Pedrick (1972) encontró que una de 28 familias mostraba mucha más interacción en las características de supervivencia y crecimiento que las otras. No se detectó interacción alguna en las progenies de los pinos "slash" y "loblolly" entre la resistencia a la roya fusiforme y la localización de la prueba, pero sí se encontró una marcada interacción para la forma de la copa (Kraus, 1970). En un área geográfica más grande que abarca el área donde Kraus trabajó, Powers y Zobel (1978) encontraron una interacción a nivel de familia con la resistencia a la roya.

Es evidente que la respuesta genotipo-ambiente es difícil de estimar. Puede haber una interacción significativa para el crecimiento y ninguna para la forma; o bien, puede haber una para la adaptabilidad y otra poco importante para el crecimiento cuando el árbol sobrevive. Por ejemplo, un genotipo ocasional de la fuente de pino "loblolly" más meridional de Florida sobrevive y crece muy bien bajo condiciones severas de sequía en Texas, mientras que la supervivencia total de las familias de esa fuente es sólo del 5 al 10% de aquella de las familias locales de este último estado. Los árboles de la fuente de Florida que sobreviven bajo las condiciones de Texas crecen más rápidamente que la raza local de este estado, manteniendo así el mismo patrón de crecimiento relativo que muestran cuando ambas fuentes se plantan en Florida.

Los problemas a los que se enfrenta el forestal se complican cuando existe interacción genotipo-ambiente tanto en el hospedero como en la plaga, como la que ocurre con la resistencia a la roya fusiforme en los pinos "slash" y "loblolly". Se sabe que existe variación genética tanto en la roya como en el pino hospedero y que ambas interactúan con el ambiente. Se ha encontrado que familias seleccionadas de pino "slash" muestran buenos rendimientos de crecimiento a lo largo de una amplia área geográfica. En una sección de esa área, los árboles probados pueden mostrar una buena resistencia a la roya fusiforme, pero pueden ser bastante susceptibles a esta enfermedad en otra localidad. Algunas familias seleccionadas de pino "loblolly" responden de la misma manera que el pino "slash" en lo que se refiere a las características de creci-

miento y resistencia a la enfermedad, pero otras parecen ser resistentes dondequiera que crezca la especie. Parece ser que es evidente una interacción genotipo-enfermedad en el pino "loblolly".

Algunas características como el peso específico de la madera no muestran mucha interacción genotipo-ambiente ni a nivel de familia ni a nivel individual. Con frecuencia, los valores promedio cambian drásticamente con el ambiente, pero los genotipos individuales con peso específico alto o bajo mantienen su posición relativa sin importar el promedio. Los cambios de peso específico de la madera causados por diferencias ambientales son evidentes en el caso del pino "loblolly", pero dichos cambios son pequeños y el comportamiento por familias es esencialmente constante (Chunthanaparb, 1973). Sin embargo, las propiedades de la madera en familias de otras especies son mucho menos estables que las de los pinos del sur cuando aquéllas se plantan en un ambiente exótico. Aunque especies como *P. caribaea* de Honduras presentan en general una madera notablemente alterada cuando crecen en diferentes ambientes, no todos los individuos responden de la misma manera a las condiciones cambiantes. Esta diferencia de interacción permitirá desarrollar árboles de esta especie que tengan madera aprovechable, destinados a aquellos sitios donde la mayoría de los árboles generan un producto de poco valor.

### Interacción y manejo del bosque

El hombre cambia drásticamente el ambiente cuando se utilizan métodos intensivos de manejo del bosque. Con frecuencia se pasa por alto el hecho de que el nuevo ambiente puede no ser adecuado para el tipo de árboles que crecieron en el sitio original. Sin embargo, de mayor interés es el hecho de que el nuevo ambiente del sitio mejorado puede no ser el adecuado para el material mejorado que se desarrolló para cultivarlo en el sitio no mejorado.

La fertilización afecta considerablemente el ambiente y se sabe más acerca de la interacción genotipo-fertilizante que de cualquier otra interacción de manejo (Goddard y colaboradores, 1975; Matziris y Zobel, 1976; Roberds y colaboradores, 1976). En general, no existen interacciones cuando los fertilizantes se aplican a tasas nominales, pero el que ocurra una reacción dependerá bastante de la especie y de la familia. El pino "slash" parece tener una mayor interacción genotipo-fertilizante que el pino "loblolly" (Goddard y colaboradores, 1975). La interacción parece ser mayor en la fertilización con nitrógeno que con fósforo, pero se han descrito interacciones definidas fósforo-familia en los pinos "slash" y "radiata" (Shelbourne, 1972; Jahromi y colaboradores, 1976). Burdon (1971) encontró que la mayoría de las interacciones clon-sitio para el vigor en *P. radiata* surgen de diferencias clonales en la capacidad para tolerar las bajas cantidades de fósforo disponible, y que es más probable que la fertilidad del suelo, en vez del clima, explique el efecto de sitio.

Originalmente se supuso que podría ser necesario desarrollar huertos semilleros especiales con clones particularmente sensibles a la fertilización y otros con genotipos más adecuados para mantenerlos sin fertilización. Para determinar la validez de esta suposición, se fertilizaron tres de las seis repeticiones de cada una de las primeras pruebas

de progenie efectuadas en la *N.C. State University-Industry Tree Improvement Cooperative*. Los resultados obtenidos 8 años después de establecer la prueba mostraron que la mayoría de los clones que fueron los mejores con fertilización también fueron superiores cuando se cultivaron sin nutrientes complementarios. La principal diferencia fue que los clones de crecimiento más deficiente respondieron un poco más a los fertilizantes que los que crecieron más rápido sin estos compuestos. Sin embargo, las tasas de crecimiento no cambiaron.

Parece haber una interacción considerable con los diferentes genotipos de latifoliadas, pero es difícil de clasificar. El crecimiento de latifoliadas plantadas sin fertilización (excepto en los mejores sitios) es por lo general tan bajo que la diferenciación de familias carece esencialmente de sentido. En sitios demasiado estériles para ser considerados normalmente adecuados para la siembra de latifoliadas en el sur de los Estados Unidos, una familia ocasional crecerá bastante bien cuando es fertilizada, mientras que la mayoría de las demás familias mostrarán tasas de crecimiento totalmente inaceptables.

Un área que requiere estudio intensivo es la interacción de los genotipos con la preparación, cultivo o, en las regiones tropicales, limpieza del sitio. Los resultados obtenidos indican que a medida que aumenta la intensidad de preparación del sitio y los métodos de cultivo, existe una mayor incidencia de la roya fusiforme en los pinos "slash" y "loblolly" (Miller, 1977). Sin embargo, no se sabe con certeza si existe alguna interacción entre el crecimiento inherentemente rápido del árbol y la infección por la roya fusiforme. La experiencia señala que las interacciones existentes entre el crecimiento del árbol y la intensidad de preparación del sitio son mayores con las latifoliadas que con los pinos, pero esto no ha sido cuantificado.

La experiencia obtenida en 4,000 acres de pruebas genéticas con pinos del sur muestra que la preparación moderada del sitio y el mantenimiento de la prueba no cambian los comportamientos relativos de la familia. Este descubrimiento ha dado como resultado el cuidado intensivo de las pruebas genéticas, de modo que pueden obtenerse estimaciones confiables del rendimiento a nivel de familia varios años antes que en el caso donde no se aplica dicho cuidado intensivo.

Una de las mayores necesidades del manejo operativo del bosque, es determinar la magnitud de la interacción de familias genéticamente mejoradas con la preparación o el cultivo del sitio, o ambos. Cuando se utiliza la preparación intensiva del sitio, va seguida de cultivo, y especialmente cuando se practica también la fertilización, el potencial para que se produzcan interacciones importantes aumenta considerablemente. Dichas pruebas son complejas y costosas, pero los efectos de la interacción pueden ser tan importantes que es necesario hacer un mayor esfuerzo para determinar su presencia.

Quizá el error más grave cometido en el manejo del bosque sea ignorar la interacción genotipo-ambiente. Por ejemplo, no tiene sentido plantar un genotipo que no responde a la fertilización en una plantación donde ésta es un procedimiento estándar. Es económicamente injustificable plantar una familia en un terreno que se ha preparado intensivamente si ésta no responde favorablemente. En términos más generales, cuando se establecen plantaciones exóticas es absolutamente necesario utilizar especies o

procedencias dentro de la especie que sean adecuadas para el nuevo ambiente. Ignorar el efecto potencial de la interacción genotipo-ambiente suele significar crear un desastre en el manejo operativo del bosque.

## BIBLIOGRAFÍA

- Becker, W. A. 1975. *Manual of Quantitative Genetics*. Student Book Corporation, Washington State University, Pullman, Washington.
- Bergman, A. 1968. "Variation in Flowering and Its Effect on Seed Cost— A Study in Seed Orchards of Loblolly Pine." Tech. Rept. 38, School of For. Res., North Carolina State University, Raleigh.
- Binet, F. 1963. An instance of interaction of genotype and environment at the population level. *Gen. Today* 1:1-47.
- Burdon, R. 1971. Clonal repeatabilities and clone-site interactions in *Pinus radiata*. *Sil. Gen.* 20 (1-2):33-39.
- Burdon, R. D. y Shelbourne, C. J. A. 1971. Breeding populations for recurrent selection: Conflicts and possible solutions. *N. Z. Jour. For. Sci.* 1:174-193.
- Burdon, R.D., Shelbourne, C.J.A. y Wilcox, M.D. 1977. "Advanced-Generation Strategies." 3rd World Cons. on For. Tree Breed, Canberra, Australia.
- Chuntanaparb, L. 1973. "Inheritance of Wood and Growth Characteristics and Their Relationships in Loblolly Pine (*Pinus taeda*)." Ph.D. Thesis, School of Forest Resources, North Carolina State University, Raleigh.
- Cochran, W. G. y Cox, G. M. 1950. *Experimental Designs*. John Wiley & Sons, Nueva York.
- Eberhart, S. A., y Russell, W. A. 1966. Stability parameters for comparing varieties. *Crop. Sci.* 6:36-40.
- Falconer, D. S. 1960. *Introduction to Quantitative Genetics*. Ronald Press, Nueva York.
- Fielding, J. 1968. Genotype-site interaction in *Pinus radiata*. *Newsletter* 1:14-15. (Research Working Group No. 1, Res. Comm., Aust. For Council.)
- Finlay, K. W. y Wilkinson, G. N. 1963. The analysis of adaptation in a planting breeding programme. *Aust. J. Agri. Res.* 14:742-754.
- Fuentes, J. 1971. "Interaction Between Planting Site and Seed Source of Loblolly Pine." 7th World For. Cong., Buenos Aires, Argentina.
- Goddard, R. 1977. "Genotype  $\times$  Environment Interaction in Slash Pine." 3rd World Cons. on For. Tree Breeding. Canberra, Australia.
- Goddard, R., Zobel, B. y Hollis, C. 1975. Response of southern pines to varied nutrition. En *Tree Physiology and Yield Improvement* (M.G.A. Cannell y F.L. Last, eds). pp. 449-462. Academic Press, Nueva York.
- Hallauer, A. R. y Miranda, J. B. 1981. *Quantitative Genetics in Maize Breeding*. Iowa State University Press, Ames.
- Jahromi, S., Smith, W. y Goddard, R. 1976. Genotype- $\times$ -fertilizer interactions in slash pine: Variation phosphate ( $33_p$ ) incorporation. *For. Sci.* 22:21-30.
- King, J. 1965. Seed source- $\times$ -environment interactions in Scotch pines. *Sil. Gen.* 14:141-148.
- Kraus, J. 1970 "Progeny- $\times$ -Planting Location Interactions in Five-Year-Old Slash and Loblolly Pine Tests in Georgia." 1st North American For. Biol. Workshop, Michigan State University, East Lansing.
- Libby, W. J. y Cockerham, C. C. 1981. Random non-contiguous plots in interlocking field design layouts. *Sil. Gen.* 29:183-190.
- Matziris, D. y Zobel, B. 1976. Effects of fertilization on growth and quality characteristics of loblolly pine. *For. Ecol. Man* 1:21-30.
- McKeand, S. E. y Beineke, 1980. Sublining for half-sib breeding populations for forest trees. *Sil. Gen.* 29(1):14-17.
- Miller, T. 1977. "Fusiform Rust Management Strategies in Concept: Site Preparation." Proc. Management of Fusiform Rust in Southern Pines Symp., University of Florida, Gainesville, pp. 110-115.
- Morgenstern, E. K. y Teich, A. H. 1969. Phenotypic stability of height growth of jack pine provenances. *Can. J. Genet. Cytol.* 11:110-117.
- Namkoong, G. 1977. "Choosing Strategies for the Future." 3rd World Consul. on For. Tree Breeding, Canberra, Australia.
- Pederick, L. A. 1972. "Genotype-Environment Interactions Calculated for Height Growth of Young *radiata* Pine Families at Three Locations." 3rd Mtg. Res. Comm. of the Australian For. Council, Mt. Gambier. Sur de Australia.
- Powers, H. y Zobel, B. 1978. Progeny of specific loblolly pine clones vary in fusiform rust resistance according to seed orchard of origin. *For. Sci.* 24(2):227-230.
- Roberds, J., Namkoong, G. y Davey, C. 1976. Family variation in growth response of loblolly pine to fertilizing with urea. *For. Sci.* 22(3):291-299.
- Shelbourne, C. 1972. "Genotype-Environment Interaction, Its Study and Its Implications in Forest Tree Improvement." IUFRO Genetics-SABRAO Joint Symposia, Tokio.
- 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." U.S. Forest Service Research Paper 50-140, Southern Forest Experiment Station.
- Squillace, A. 1969. Field experiences on the kinds and sizes of genotype-environment interaction. *Sil. Gen.* 18:195-197.
- 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. L. 1973 "Inheritance Patterns of Loblolly Pines from a Nonselected Natural Population." Tech. Bull. No. 220, North Carolina State University, Raleigh.
- Suassuna, J. 1977. A cultura do Pinus—uma perspectiva e uma preocupação [The culture of pine—A perspective and a concern]. *Brasil. Flor.* 29(8):27-36.
- van Buijtenen, J. P. 1976. "Mating Designs." Proc. IUFRO Joint Meeting Genetic Working Parties on Advanced-Generation Breeding, Bordeaux, Francia, pp. 11-20.
- van Buijtenen, J. P. y Lowe, W. J. 1979. "The Use of Breeding Groups in Advanced-Generation Breeding." Proc. 15th Southern For. Tree Imp. Conf., Starkville, Miss., pp. 59-65.
- Wright, J. 1973. Genotype-environment interaction in the north-central United States. *For. Sci.* 19:113-123.
- Wright, J. W. 1976. *Introduction to Forest Genetics*. Academic Press, Nueva York.