

grandes cantidades de semilla. Otras empresas están haciendo lo mismo. Un ejemplo suplementario es el mejoramiento genético bastante eficaz en contra de varias enfermedades foliares de los álamos (Chiba, 1964; Einspahr y colaboradores, 1979; y muchos otros).

La falta de espacio no permite mencionar todas las ganancias obtenidas mediante la aplicación del mejoramiento genético para obtener resistencia a las enfermedades. Grandes áreas de tierras forestales, que originalmente se habían considerado como marginales o submarginales, se han convertido en bosques útiles mediante el uso de árboles resistentes a la enfermedad (Zobel y colaboradores, 1971; Zobel y Zoerb, 1977) (figura 9.4). Las ganancias pronosticadas y obtenidas han sido significativas y de gran valor económico (Bringham, 1967; Porterfield, 1973; Rockwood y Goddard, 1973; y muchos otros). *El mejoramiento genético para obtener resistencia a las enfermedades es económicamente redituable y una necesidad en la mayoría de los programas de mejoramiento genético forestal* (Zobel, 1980b).

INSECTOS

Generalidades

Aunque los daños que causan los insectos en los árboles forestales son a veces catastróficos, se ha avanzado menos en el desarrollo de líneas de árboles forestales resistentes a los insectos que en el caso de las enfermedades. Existen muchas razones para esto, entre las que destacan: la movilidad del insecto, la falta de capacidad para predecir dónde y cuándo ocurrirá un ataque, la falta de conocimiento de la genética del insecto, el desconocimiento de las causas de la resistencia y, en algunos casos, la falta de capacidad para inducir "ataques forzados" cuando son necesarios para efectuar estudios genéticos controlados (Connola y Belskafuer, 1976). Además, algunos insectos pueden controlarse relativamente fácil mediante métodos dasonómicos, y algunos atacan sólo en una fase del ciclo de vida del hospedero. Los brotes epidémicos de los insectos pueden ser muy rápidos y dependen bastante de las variaciones ambientales.

A pesar de lo anterior, mediante el desarrollo de resistencia a los insectos es posible obtener ganancias genéticas, por lo que es necesario efectuar en esta área más investigación y estudio. Un buen ejemplo es la reciente publicación de Trial (1980), en la cual se hace una valoración profunda de la historia de los ataques del gusano barrenador de la yema de la picea (*Choristoneura fumiferana*), miembro de uno de los grupos de insectos más destructivos en dasonomía. Este insecto ha causado enormes pérdidas en los bosques y ha afectado el futuro y destino de comunidades, empresas e incluso gobiernos. Se ha intentado poco mejoramiento genético con vistas a obtener resistencia a este gusano (figura 9.5).

De alguna manera ha surgido la idea de que la resistencia de los árboles forestales a los insectos no es grande y que otros métodos de control son los únicos que deben utilizarse. Esto es tendencioso y, en general, los autores del presente libro no están de acuerdo con este concepto. En su artículo, Soegaard (1964) afirma que tanto las coní-

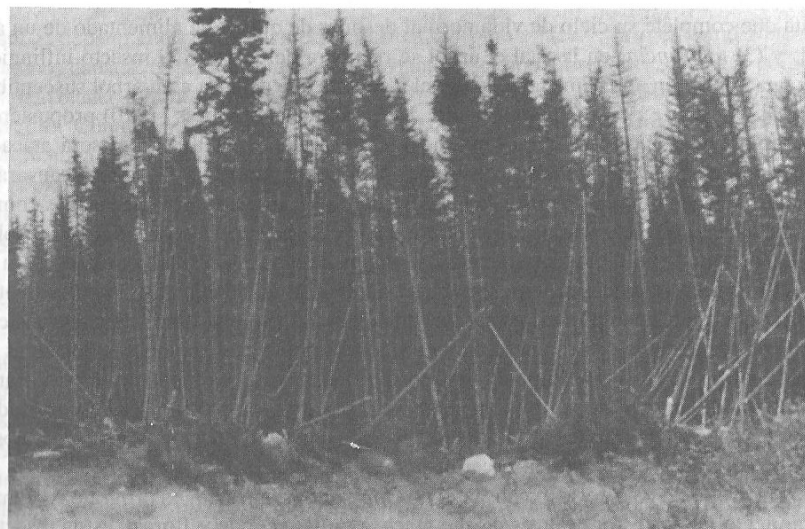


Figura 9.5 En el caso de algunas plagas, es difícil aplicar el mejoramiento genético para conseguir resistencia. La fotografía muestra los daños en *Picea* y *Abies* causados por el gusano barrenador de la picea en Newfoundland, Canadá. Se ha hecho poco mejoramiento genético para obtener resistencia, aunque algunos árboles son atacados menos severamente que otros.

feras como los árboles forestales de hoja ancha han mostrado una resistencia considerable a los ataques por insectos. Se están haciendo intentos por determinar esto, incluso en el caso de los escarabajos de la corteza muy difíciles de estudiar (Waring y Pitman, 1980). Henson y colaboradores (1970), utilizando como ejemplo la resistencia a las moscas sierra (*Neodiprion*), son de la opinión de que a través del mejoramiento genético pueden obtenerse árboles con susceptibilidad comparativamente baja al daño por insectos. En general, esto puede lograrse junto con la selección para el crecimiento y la forma. Según la opinión de los autores de este libro, el uso de aspersiones químicas debe considerarse como un método provisional de mantener intacto el bosque hasta que se hayan obtenido líneas resistentes y/o el control biológico de los insectos. La razón de esto son los efectos potencialmente nocivos de los plaguicidas sobre el ambiente. Algunos insectos parecen ser tan generales en sus hábitos de alimentación que resulta difícil lograr el mejoramiento genético para obtener resistencia. Por ejemplo, el defoliador (*Lymantria dispar* o *Porthetria dispar*) se alimenta del follaje de casi todas las especies latifoliadas, con excepción de unas pocas, incluso se alimenta de coníferas durante los brotes epidémicos.

En general, pueden reconocerse tres tipos de resistencia a los insectos: (1) *no preferencial*, en la cual el insecto no es atraído, o bien es rechazado, para alimentarse y ovipositar en el árbol; (2) *antibiosis*, en la cual el insecto es destruido, dañado o se

evita que complete su ciclo de vida normal después de que se ha alimentado de un árbol; y (3) *tolerancia*, en la cual el árbol se recupera del ataque del insecto inflingido por una población aproximadamente igual a aquella que dañaría a un árbol susceptible normal (Gerhold, 1962). En un artículo, Henson y colaboradores (1970) propusieron el término *susceptibilidad* como una medida del grado al cual el árbol será atacado por el insecto y *vulnerabilidad* como una medida del daño que el insecto causará.

Se han dado muchas razones de la resistencia a los insectos. Una de las más comunes es la cantidad y calidad de la resina producida; se ha sugerido que algunos árboles "eluden" el ataque de los escarabajos. El vapor de algunas resinas es tóxico para el insecto, o bien impide que los escarabajos adultos se alimenten. Los árboles dentro de una especie pueden poseer resinas bastante distintas (Smith, 1966). Factores físicos como el grosor de la corteza parecen también ser importantes, como muchos otros tipos de factores. Waring y Pitman (1980) propusieron que la cantidad de carbohidratos de reserva del hospedero controla la resistencia de éste a los escarabajos descortezadores. Piensan que el vigor del árbol está relacionado con la producción de carbohidratos y que afecta así la resistencia al escarabajo.

Un grupo de insectos que causan daños muy importantes en los programas de mejoramiento genético forestal, es el que ataca semillas, conos y flores. Estos insectos pueden ser nocivos para la regeneración natural y devastantes para los huertos semilleros. Aun cuando la variación genética es muy evidente entre los clones (Sartor y Neel, 1971), un programa de mejoramiento genético para obtener tolerancia a los insectos sólo en huertos semilleros no es una alternativa conveniente, ya que pueden utilizarse otros métodos para controlar más eficazmente los insectos en esta situación especial. Las áreas son pequeñas y los huertos semilleros están aislados y son manejados en forma intensiva. Ya se han hecho muchas investigaciones sobre el control de insectos en huertos semilleros en general utilizando insecticidas sistémicos combinados con un buen manejo. Estos insecticidas penetran en los tejidos del hospedero, y el insecto es destruido o repelido por los compuestos químicos que se han establecido en los tejidos del árbol. Si se aplican adecuadamente, dichos compuestos muestran pocos efectos adversos sobre el ambiente general. Se han llevado a cabo estudios muy intensivos sobre el uso de insecticidas sistémicos en huertos semilleros, obteniéndose algunos resultados sobresalientes (Drew y Wylie, 1980; van Buijtenen, 1981).

Resistencia a los insectos

La variación en la susceptibilidad a los insectos se ha conocido y reconocido en el caso de numerosas especies de árboles. Por ejemplo, en dos grandes grupos de pinos se encontraron diferencias en los daños cuando los árboles fueron atacados por la palomilla de los brotes (*Rhyacionia*). Este insecto muestra una amplia distribución, ocurre en muchas especies y es una plaga persistente que causa muchos daños y pérdidas en la calidad. Se han encontrado algunas especies de árboles que muestran cierta resistencia (Holst, 1963).

Como en el caso de las enfermedades, la resistencia a los insectos puede estar relacionada a familias individuales o a los orígenes geográficos del árbol hospedero. Por ejemplo, Batzer reportó en 1961 grandes diferencias en el ataque del gorgojo del pino

blanco, dependiendo de la fuente geográfica del pino "jack"; la fuente indígena fue la menos dañada. Se han llevado a cabo bastantes estudios sobre la resistencia al gorgojo del pino blanco (Gerhold, 1962; Garrett, 1970), pero los resultados han sido variables. Por ejemplo, Connola y Belskafuer (1976) han subrayado que los árboles poco atacados por dicho gorgojo pueden ser severamente atacados en otros ambientes, especialmente en el caso de experimentos de enjaulado. Sin embargo, se ha encontrado cierta resistencia útil; uno de varios estudios donde se reporta esta observación es el de Heimburger y Sullivan (1972). Incluso los extensos ataques de la palomilla de las puntas y del gusano de la telaraña en los pinos "loblolly" y "slash" mostraron algunas diferencias con respecto a la fuente de semilla (Hertel y Benjamin, 1975).

La resistencia de árboles individuales es quizá la más importante en el control de los daños por insectos, aunque sólo se han realizado pocos estudios sobre este aspecto. Se han publicado trabajos sobre la resistencia al gorgojo del pino blanco (Garrett, 1970), pero los resultados no han sido determinantes. Heimburger (1963) y Connola y Belskafuer (1976) han subrayado el gran efecto del ambiente en los procesos de selección y prueba para obtener resistencia en árboles individuales. Se han logrado buenos resultados al seleccionar pinos "black" (*P. thunbergii*), cuya descendencia presentaba muchas cicatrices, pero una baja tasa de formación de agallas cuando fue atacada por el jején de la agalla del pino. Este insecto, que habita en muchas regiones del mundo, no daña a ciertos genotipos de árboles.

Los áfidos son otro grupo de insectos importantes que causan grandes daños. En el abeto Douglas, Meinartowicz y Szmidt (1978) encontraron poblaciones infectadas de 0 al 94%, siendo más resistentes aquellas fuentes del abeto Douglas del este de las Montañas Cascadas. Concluyeron que las diferencias parecen estar bajo control genético.

No todos los estudios sobre resistencia a los insectos han sido en coníferas. Se han realizado buenos estudios en álamos; además, Randall (1971) ha encontrado diferencias de susceptibilidad entre los sauces al escarabajo defoliador del álamo (*Chrysomela scripta*). Los estudios han mostrado que la falsa acacia (*Robinia pseudoacacia*) presenta variabilidad en su resistencia a la langosta barrenadora (*Cullene robiniae*) (Soegaard, 1964).

Los insectos son particularmente destructivos para algunas latifoliadas tropicales. Por suerte, la resistencia se ha detectado algunas veces, como en el caso de resistencia en contra del barrenador del brote *Hypsipla* en *Toona cileata* (Grijpma, 1976). Es necesario efectuar muchos estudios en esta área ya que los insectos, tanto defoliadores como barrenadores del brote, son un gran problema cuando se cultivan latifoliadas tropicales en plantaciones. En los eucaliptos son evidentes diferencias de resistencia a los insectos entre especies y fuentes dentro de las especies, pero sólo un número limitado de estudios se han llevado a cabo en lo que se refiere a la resistencia de árboles individuales a escarabajos y larvas que tan frecuentemente atacan a los miembros de este género. Una de las grandes necesidades del mejoramiento genético forestal es obtener una mejor información en lo que se refiere a la resistencia a los insectos.

Como en el caso de las enfermedades, tanto los hospederos como los insectos mismos varían genéticamente. Por ejemplo, Stock y colaboradores (1979) encontraron diferencias genéticas en *Dendroctonus pseudotsugae* de Idaho y la costa de Oregón. Apa-

rentemente, se han desarrollado razas muy destructivas. En el caso del gorgojo del pino blanco, Heimburger (1963) señala que: "el gorgojo es genéticamente un organismo muy versátil". Ataca a varias especies ampliamente distintas de pino, picea y otras especies. Las interacciones hospedero-insecto pueden ser muy importantes, como lo ha determinado Harris (1980) en el caso de *Carya*.

Un grupo de plagas que causan grandes daños en las regiones tropicales y subtropicales son las hormigas cortadoras de hojas. Hasta donde se sabe, no se ha llevado a cabo ninguna prueba de resistencia en lo que se refiere a este tipo de insectos, aunque las hormigas tienen preferencias por especies definidas. Es posible que los procesos de selección y cruzamiento para obtener tolerancia al ataque por hormigas sean útiles. En Venezuela, se ha señalado que dentro de la especie *P. caribaea* las hormigas prefieren y defoliar primero los árboles que poseen las acículas más delgadas y atacan después los árboles con acículas gruesas. El problema que enfrenta el mejoramiento genético para obtener tolerancia al ataque por hormigas es que cuando el alimento escasea, las hormigas parecen alimentarse de todo lo que es verde, por lo que probablemente destruirían también a los árboles resistentes, aun cuando el ataque pudiera ser postergado o atenuado por una línea de árboles resistente.

PLAGAS DIVERSAS

Generalidades

Existe un sinnúmero de plagas, aparte de las enfermedades e insectos, que atacan a los árboles forestales. Algunas de ellas se han estudiado lo suficiente para demostrar que existe resistencia genética en los hospederos, mientras que otros no muestran resistencia alguna. Se mencionó en un principio que el hombre suele considerarse una plaga importante. No es satisfactorio decir "nada puede hacerse", pero la alternativa más próxima a lo imposible es obtener resistencia en los árboles forestales en contra del hombre como plaga. "La plaga humana" tiene arraigados fundamentos sociales y económicos, así como también de naturaleza biológica. Sin embargo, el tema del hombre como plaga no se considerará aquí. Los daños que causa pueden ser grandes, pero su control es muy difícil.

Las demás plagas se mencionarán y estudiarán brevemente, señalando el potencial del mejoramiento genético para obtener resistencia. Algunas plagas que hoy en día parecen ser de importancia menor, pueden adquirir una gran importancia a medida que las actividades dasonómicas se intensifiquen y las presiones de la población humana sean mayores.

Algunas plagas diferentes

Particularmente en Japón, recién se han detectado pérdidas un tanto alarmantes causadas por los nematodos de la madera. Ohba (1980) informa de pérdidas importantes cau-

sadas por nematodos, pero encuentra árboles bastante resistentes para iniciar un programa de mejoramiento genético y los primeros resultados son alentadores.

Otra plaga que causa grandes daños son los muérdagos. Los forestales los asocian comúnmente con sitios pobres y rodales muy viejos, pero en ocasiones son muy abundantes en rodales jóvenes. Cuando los muérdagos atacan las plantaciones, pueden tener un efecto muy adverso. Se han llevado a cabo varios estudios sobre el potencial de resistencia a esta plaga. Autores como Roth (1978) han detectado cierta resistencia a los muérdagos en las coníferas, aunque no es tan grande como la resistencia a muchas otras plagas. Frochot y colaboradores (1978) han encontrado importantes diferencias entre especies de álamos en lo que concierne a la resistencia en contra del ataque por muérdagos. Por ejemplo, encontraron que *P. trichocarpa* es muy susceptible y que *P. nigra* es bastante resistente. Los tipos intermedios entre estas especies mostraron infecciones intermedias. Hawksworth y Wiens (1966) han trabajado en la proliferación anormal de brotes conocida como escoba de bruja y hospederos del género *Phoradendron*. Dentro y entre las especies del hospedero y del parásito ocurren diferentes patrones, pero es más difícil determinar si existe resistencia verdadera.

Aparte de los muérdagos, otras plantas parásitas causan problemas. Sin embargo, no se sabe que haya estudios relativos a la resistencia del hospedero a estas plantas problema. Sin embargo, se mencionan aquí debido a que su efecto sobre el mejoramiento genético forestal está relacionado con la prueba de progenie. Si no se toman en cuenta, pueden alterar seriamente la prueba de progenie e incluso hacer que la selección sea incorrecta debido a que los árboles que no están parasitados crecen mucho más rápido que los que sí lo están. Si el árbol no es infectado porque es resistente, esto sería bueno; pero con frecuencia los árboles no parasitados son sólo escapes, por lo que esto hace que el proceso de selección sea impreciso en lo que respecta a seleccionar los árboles con superioridad genética. Existen varios grupos de plantas parásitas que infectan árboles forestales. Dos ejemplos son: *Agalinis purpurea* que parasita al sicomoro, liquidámbar y pino "loblolly" (Musselman y colaboradores, 1978), y *Seymeria cassioedes* a los pinos del sureste de Estados Unidos (Fitzgerald y colaboradores, 1977).

Los animales frecuentemente se vuelven plagas importantes. Osos, venados, alces, conejos y castores en el oeste de los Estados Unidos y en varias otras regiones pueden causar grandes daños a los bosques jóvenes (Marquis, 1974). Se han llevado a cabo pocos estudios sobre el mejoramiento genético de los árboles para obtener resistencia a estos animales, salvo en el caso del venado y los conejos (Radwan, 1972). Es evidente que existe una marcada preferencia por ciertas familias sobre otras; asimismo, las plántulas cultivadas en el vivero se prefieren en general más que las regeneradas naturalmente. No se han realizado estudios formales sobre el mejoramiento genético de los árboles para obtener resistencia a animales, debido a que los métodos de control se han centrado en reducir las poblaciones de animales o en utilizar sustancias repelentes. Un esquema de mejoramiento genético que ayudaría a reducir la depredación por animales sería desarrollar árboles que empiecen a crecer rápidamente de modo que muy pronto queden fuera del alcance del animal. Esta característica se ha utilizado como criterio para llevar a cabo el proceso de selección en varios programas de mejoramiento genético forestal.

Un tipo de daño que resulta difícil categorizar como plaga es el que ocurre cuando una especie de árbol "envenena" el ambiente de crecimiento, sea el propio o el de otra especie (Fisher, 1980). El término utilizado para describir este fenómeno es el de *alelopatía*, definida como "la influencia de plantas, no de microorganismos, entre sí, que resulta de los productos de su metabolismo". Una definición más sencilla la da Webster (Webster y McKetchnie, 1980). La alelopatía es "el efecto supuesto de una planta viva sobre otra debido a la secreción de sustancias tóxicas". Algunas especies envenenan el ambiente; en consecuencia, no pueden cultivarse en plantaciones puras o con otras especies. Se sospecha que entre las especies de árboles forestales tropicales existe alelopatía; la especie mejor conocida del área templada es *Juglans nigra* (el nogal) (Gabriel, 1975), que produce la sustancia tóxica *juglona*. Por ejemplo, cuando se plantan pinos donde crecen nogales, aquéllos suelen morir o quedan atrofiados; tendencias alelopáticas similares se han mencionado en el caso del roble "cherrybark" (DeBell, 1971). Muchas especies, como las del género *Eucalyptus*, e incluso algunos pinos, parecen mostrar efectos alelopáticos debido a los cambios que causan en el ambiente. Muchas especies de malezas son alelopáticas, y causan mayores daños que los que resultan de la simple competencia. No se ha iniciado ningún programa de mejoramiento genético dentro de las especies para superar la alelopatía, aunque la selección de la especie y cómo se cultivará ésta muchas veces dependerán del conocimiento de este fenómeno. Algunos de los impedimentos para cultivar algunas latifoliadas tropicales en plantaciones puras pueden ser de origen alelopático.

CONTAMINACIÓN ATMOSFÉRICA Y LLUVIA ÁCIDA

Generalidades

La mayoría de las plantas obtienen parte de sus nutrientes esenciales del aire: bióxido de carbono para la fotosíntesis, nitrógeno y azufre para la síntesis de proteínas, oxígeno para la respiración y muchos de los micro y macronutrientes (Witwer y Bukowac, 1969). La absorción de los nutrientes de la atmósfera es especialmente importante en los bosques, ya que los nutrientes de otras fuentes son escasos y la fertilización es todavía un procedimiento de manejo poco frecuente.

Sin embargo, estos procesos de absorción hacen también que las plantas sean susceptibles de sufrir daños por los contaminantes del aire. La mayoría de las sustancias tóxicas existen como gases o finas partículas de aerosol (humo o smog) que se difunden rápidamente a través de los estomas abiertos de los árboles y matan a las hojas. En algunas áreas, especialmente en torno a fundidoras de metal, los daños pueden ser severos y los bosques no crecerán sino hasta que se pueda disponer de árboles resistentes o la fuente de contaminación haya disminuido.

Los contaminantes atmosféricos pueden causar muerte, deformación o disminución del crecimiento. Algunos de estos efectos son muy evidentes (Berry, 1961). Las pérdidas más engañosas, más ampliamente distribuidas y más importantes son las de-

bidias a una disminución del crecimiento. Esto no suele ser percibido por los forestales y se acepta sin discusión.

En algunas partes del mundo se ha estudiado la resistencia de los árboles forestales a los contaminantes del aire, y existe suficiente variación en la resistencia a dichos contaminantes para permitir la selección y cruce de los individuos, razas o incluso especies más tolerantes. Sin embargo, dicho mejoramiento genético es difícil y engañoso y no se ha continuado con la intensidad necesaria. La mayor parte de los esfuerzos se han centrado en disminuir las fuentes de contaminación, en vez de desarrollar árboles que crezcan normalmente en una atmósfera contaminada.

Daños causados por humos

Muchos compuestos químicos diferentes son liberados en la atmósfera por fábricas, automóviles, volcanes y muchas otras fuentes. Numerosos gases distintos pueden dañar a los bosques; los más predominantes y nocivos son: ozono, bióxido de azufre, óxido de nitrógeno y los fluoruros, pero en ocasiones participan un sinnúmero de otros com-



Figura 9.6 Los daños por humos pueden ser severos; los árboles resistentes permanecen sanos y los susceptibles mueren. Con frecuencia, los resultados del daño por humos consisten en una disminución del crecimiento. La fotografía muestra una hilera de árboles provenientes de un progenitor susceptible, que sólo ha alcanzado la mitad del tamaño de la hilera de la familia resistente que se encuentra junto. Cuando crecen en un ambiente no contaminado, ambas familias crecen a la misma velocidad.

puestos. Las pérdidas, especialmente las relacionadas con el crecimiento, están aumentando, por lo que cuando se estima el área de los terrenos forestales afectados por la contaminación atmosférica, se comprueba que el monto de las pérdidas de productos forestales es asombroso (figura 9.6). Las pérdidas observadas en una especie (*Pinus ponderosa*) fueron descritas por Cobb y colaboradores (1970). Subrayaron no sólo las pérdidas directas debidas a contaminantes, sino también los problemas secundarios causados por enfermedades e insectos que atacan a árboles debilitados por dichas poluciones.

Muchas publicaciones tratan del mejoramiento genético de la resistencia a los contaminantes atmosféricos; un ejemplo es Patton (1981), quien reportó los efectos del ozono y el bióxido de azufre sobre el crecimiento y la calidad de la madera de híbridos del álamo. Este tema se ha incluido en un simposio (Bialobok, 1980), y el interés por el mejoramiento genético de la resistencia a los contaminantes atmosféricos parece estar aumentando. Bialobok critica el procedimiento simple de la selección masal y señala que debe comprenderse mejor la base genética de la resistencia a la contaminación del aire.

El mejoramiento genético de la resistencia a los contaminantes atmosféricos es tan complicado como lo es el mejoramiento genético de la resistencia a las enfermedades. Los árboles resistentes al ozono pueden ser susceptibles al bióxido de azufre, o viceversa. Los árboles que son resistentes tanto al ozono como al bióxido de carbono por separado pueden sucumbir o sufrir daños cuando se exponen a la acción combinada de estos compuestos. El que los árboles resulten afectados por los contaminantes atmosféricos, y el grado de afección de aquéllos, depende de la edad del árbol, la época del año y la condición fisiológica (Berry, 1973). No existe área alguna del mejoramiento genético forestal en la que sea necesario un mayor esfuerzo. Líneas de árboles con tolerancia razonable a los contaminantes atmosféricos son necesarias en muchas partes del mundo.

Lluvia ácida

Otra posible amenaza para los árboles forestales es la lluvia ácida; se utiliza el término *posible* debido a que aún no existen pruebas claras acerca del balance entre los efectos benéficos y nocivos de los materiales ácidos y acidificantes en el aire. Los óxidos de azufre y de nitrógeno son gases tóxicos, pueden matar árboles individuales o bosques enteros. Pero cuando son transportados a grandes distancias, son transformados químicamente en la atmósfera húmeda en ácidos nítrico y sulfúrico. Estos ácidos pueden depositarse en el suelo y en los árboles. En solución acuosa, los ácidos se disocian (se separan) en iones H^+ , NH_4^+ , NO_3^- y SO_4^{2-} que a veces son nocivos o benéficos para las plantas, dependiendo del estado de los nutrientes de éstas, de la concentración y de la condición fisiológica de los árboles.

La cuestión de los efectos de la lluvia ácida en los bosques es tan reciente, la variabilidad entre los árboles forestales y los suelos es tan grande, y las respuestas de crecimiento son a tan largo plazo, que aún no se han cuantificado sus efectos reales sobre el crecimiento del bosque (Cowling, 1979; Cowling y Davey, 1981; Hornbeck, 1981).

Se han sugerido varios mecanismos distintos de los efectos adversos causados por la lluvia ácida (Tamm y Cowling, 1977). Algunas de estas ideas se han verificado me-

dante experimentos, pero siempre en pruebas de invernadero o de campo con lluvia ácida simulada. Estas pruebas muestran que la lluvia ácida *puede* dañar a los árboles forestales bajo algunas condiciones, pero aún no hay pruebas directas que demuestren que dicho fenómeno *daña* a los bosques.

Las ideas que se han propuesto incluyen lo siguiente: erosión de las ceras protectoras de las hojas (Shriner, 1976) y muerte de las raíces alimentadoras por el aluminio movilizado por los ácidos (Ulrich y colaboradores, 1980), ambos procesos predispondrían a los árboles a la sequía. Se ha demostrado que los daños por el ozono son mayores en plantas que reciben lluvia ácida simulada que en aquéllas expuestas a lluvia normal. Las acículas maduras del pino "loblolly" se vuelven pardas prematuramente cuando son expuestas a la lluvia ácida simulada por pH 3.2 (Shriner, 1976). La lixiviación de nutrientes del follaje y suelos por lluvia ácida simulada ha sido descrita por Wood y Bormann (1974).

No se ha llevado a cabo todavía ningún estudio de selección o cruzamiento para determinar la resistencia a la lluvia ácida. Una vez que se hayan demostrado los principales mecanismos de los daños producidos por la lluvia ácida, será posible encontrar y utilizar la variación en la resistencia de la misma manera que con otras "plagas".

Algunos autores (Lee y Weber, 1979) piensan que los efectos de la lluvia ácida serán más severos en la etapa de regeneración en la vida del bosque. Ambos investigadores encontraron que la lluvia ácida reducía en gran parte la germinación de las semillas en el suelo del bosque en el caso de algunas especies y que el desarrollo de la raíz de las plántulas se inhibían.

El mejoramiento genético relativo a aspectos de deficiencia de nutrientes como los que resultarían de la lluvia ácida, ya se ha intentado y ha dado buenos resultados (van Buijtenen e Isbell, 1970). La solución es tener control sobre las fuentes de este contaminante, de modo que no siga empeorando la situación. Tarde o temprano se llegará a un límite más allá del cual el mejoramiento genético ya no podrá garantizar ni la sanidad ni el crecimiento razonables de los árboles establecidos en suelos alterados por la lluvia ácida. Ésta es un área que requiere investigación intensiva y urgente.

AMBIENTES ADVERSOS

Quizá el mayor éxito de todos los esfuerzos del mejoramiento genético de los árboles ha sido producir árboles mejor adaptados a ambientes adversos. A medida que la población humana crezca, la necesidad de más tierra para cultivar plantas alimenticias aumentará considerablemente. Existe ya una tendencia cada vez mayor a transformar los mejores sitios forestales y destinarlos a usos agrícolas. Conforme la necesidad de un mayor número de productos forestales aumenta, una manera de producir más madera es cultivar económicamente árboles en sitios que se consideran ahora como marginales o submarginales para la producción forestal.

Los ambientes adversos pueden ser causados por condiciones que son demasiado secas, demasiado húmedas, demasiado cálidas o demasiado frías, para el crecimiento normal del árbol. Pueden deberse también a otros factores como suelos deficientes en nutrientes, vientos fuertes o exceso de sales en el suelo. Todos estos factores se han detectado

en las investigaciones del mejoramiento genético forestal y se han obtenido muy buenos resultados en el mejoramiento genético de la resistencia a aquéllos. Por ejemplo, Monk y Wiebe (1961) encontraron diferencias de tolerancia a las sales en plantas leñosas de ornato. Aunque no se ha efectuado mejoramiento genético alguno a nivel de árboles individuales, la tolerancia de varias fuentes dentro de especies a daños por vientos o hielo es a veces sorprendente (Kerr, 1972; Williston, 1974). No es raro encontrar en huertos semilleros que han sido dañados por el hielo, algunos clones que han resultado dañados mucho más severamente que otros.

Se han obtenido grandes ganancias con el mejoramiento genético de la resistencia de los árboles a la sequía y al frío. Existen numerosas publicaciones donde se dan los resultados obtenidos tanto en coníferas como en latifoliadas. Por ejemplo, Kriebel (1963) seleccionó líneas del arce "sugar" tolerantes a la sequía, mientras que van Buijtenen y colaboradores (1976) reportaron después pinos resistentes a ese mismo factor ambiental. Las líneas de árboles forestales resistentes a la sequía son relativamente comunes. La resistencia a la sequía ocurre tanto en especies como en individuos dentro de la especie. Mediante la selección de las procedencias pueden obtenerse bastantes beneficios (Ferrell y Woodward, 1966); esto es aplicable a la mayoría de las características del "ambiente adverso", y usualmente es el primer paso que debe darse después de que la especie se ha seleccionado para utilizarla en ambientes adversos.

La tolerancia al frío es una característica muy importante a la que se le ha dado una gran importancia en lo que respecta al mejoramiento genético. Por ejemplo, en el abeto Douglas, Szöny y Nagy (1968) han descrito la relación existente entre la resistencia a las heladas y el crecimiento. Una característica fundamental para extender el área de distribución de *Eucalyptus* es desarrollar líneas tolerantes al frío (Boden, 1958; Hunt y Zobel, 1978). Se han efectuado algunos trabajos excelentes sobre la selección de eucaliptos jóvenes para obtener resistencia a las heladas (Marien, 1980). La capacidad para resistir el frío es de gran valor en las especies que crecen en climas fríos, y se han llevado a cabo muchas investigaciones también en esta área, algunas de ellas datan de hace muchos años (Bates, 1930). En los países escandinavos se han logrado grandes avances en el mejoramiento genético de la resistencia al frío. Como uno de los muchos ejemplos, cabe citar que Schummann y Hoffman (1968) probaron plántulas de picea de un año de edad en busca de resistencia a las heladas, y varios investigadores reportan que existe una buena correlación entre el contenido de materia seca de las acículas y la resistencia al frío. En ocasiones se ha encontrado poca variación genética, como en el caso de *Pinus radiata*, donde no se encontraron diferencias de tolerancia al frío con base en el origen del rodal (Hood y Libby, 1980).

Si se desea mejorar inteligentemente los árboles para que sean resistentes, por ejemplo a la sequía, es importante conocer las posibles causas de resistencia. En un artículo, van Buijtenen y colaboradores (1976) mencionan que la resistencia a la sequía está determinada únicamente por unos cuantos mecanismos de prevención o tolerancia. Dichos autores enumeraron los mecanismos de prevención como sigue:

1. Control estomático, observándose que las plántulas resistentes a la sequía transpiran rápidamente cuando hay agua disponible, pero la conservan cuando es-

casea. (Se ha descrito un patrón similar para algunas especies de *Eucalyptus*).

2. Morfología de la raíz, los árboles resistentes poseen sistemas radicales más profundos y más fibrosos.
3. Morfología de las acículas, en la que los árboles resistentes a la sequía poseen aberturas estomáticas más pequeñas y profundas.
4. Número de estomas por unidad de longitud de las acículas.

Los efectos fisiológicos de la sequía y de inundación suelen ser similares; la inundación provoca que las raíces se desarrollen deficientemente, y en consecuencia los árboles son menos eficientes para absorber los nutrientes y el agua, de modo que se vuelven muy susceptibles cuando llegan los períodos de sequía (Kormanik y McAlpine, 1971). Como en el caso de la inundación y la sequía, la fisiología de la resistencia al frío y a la sequía también parece ser similar. Esto ha sido descrito por Shirley (1937), Pisek y Larcher (1954), y Schönbach y colaboradores (1966).

Aunque podrían escribirse más páginas acerca de la resistencia a los ambientes adversos, poco es lo que necesita decirse aquí para convencerse de las ganancias que pueden obtenerse con el mejoramiento genético de árboles apropiados para dichas condiciones. Esta actividad es de vital importancia y es parte integral del desarrollo de razas geográficas introducidas. Gran parte de los esfuerzos del mejorador forestal en el futuro se centrarán en el mejoramiento genético intensivo de la resistencia a ambientes adversos. Las fases aplicadas del mejoramiento genético han aventajado mucho a la información fundamental necesaria. Sin un logro continuo tanto en las fases aplicadas como fundamentales de este tipo de mejoramiento genético, la dasonomía no mejorará en el futuro como debe hacerlo.

BIBLIOGRAFÍA

- Bates, C. G. 1930. The frost hardiness of geographic strains of Norway pine. *Jour. For.* **29**:327—333.
- Batzer, H. O. 1961. "Jack Pine From Lake States Seed Sources Differ in Susceptibility to Attack by the White-Pine Weevil." Technical Note No. 595, Lake States Forest Experiment Station.
- Berry, C. R. 1961. "White Pine Emergence Tipburn, A Physiogenic Disturbance." U.S. Forest Service, Southeastern Experiment Station Paper No. 130.
- Berry, C. R. 1973. The differential sensitivity of eastern white pine to three types of air pollution. *Can. Jour. For. Res.* **3**(4):543—547.
- Bjalobok, S. 1980. "Forest Genetics and Air Pollution Stress." Symp. Effects of Air Pollutants on Mediterranean and Temperate Forest Ecosystems, Riverside, Calif., pp. 100—102.
- Bingham, R. T., 1963. "Problems and Progress in Improvement of Rust Resistance of North American Trees." First World Con. For. Gen. and Tree Impr., Estocolmo, Suecia.
- Bingham, R. T. 1967. "Economical and Reliable Estimates of General Combining Ability for Blister Rust Resistance Obtained with Mixed-Pollen Crosses." U.S. Forest Service Research Note INT-60.

- Bjorkman, E. 1964. Breeding for resistance to disease in forest trees. *Unasylva* 18(2-3):73-81.
- Blair, R. L. 1970. "Quantitative Inheritance of Resistance to Fusiform Rust in Loblolly Pine." Ph.D. thesis, North Carolina State University, Raleigh.
- Boden, R. W., 1958. Differential frost resistance within one *Eucalyptus* species. *Aust. J. Sci.* 2(3):84-86.
- Borlaug, N. E. 1966. Basic concepts which influence the choice of methods for use in breeding for disease resistance in cross-pollinated and self-pollinated crop plants. En *Breeding Pest-Resistant Trees*, pp. 327-348, Pergamon Press, Oxford, Inglaterra.
- Boyer, M. G. 1964. "The Incidence of Apparent Recovery from Blister Rust in White Pine Seedlings from Resistant Parents." 9th Comm. For. Tree Bredd. in Canada, Part II.
- Boyer, M. G. 1966. Auxin in relation to stem resistance in white pine blister rust. In *Breeding Pest-Resistant Trees*, pp. 179-184, NATO and NSF Adv. Study Inst. on Gen. Impr. for Dis. and Insect Res. of For. Trees, Pergamon Press, Oxford, Inglaterra.
- Bridgen, M. R. y Hanover, J. W. 1980. "Biochemical Aspects in Resistance Breeding. Indirect Selection of Pest Resistance Using Terpenoid Compounds." Workshop on Genetics of Host-Parasite Inter. in For., Wageningen, Holanda.
- Bryan, W. C. 1965. "Testing Shortleaf Pine Seedlings for Resistance to Infection by *Phytophthora cinnamomi*." U.S. Forest Service Research Note SE-50.
- Callahan, R. Z. 1966. "Tree Breeding for Pest Resistance." Sexto Congreso Forestal Mundial, Madrid.
- Carson, M. J. 1977. "Breeding for Resistance to *Dothistroma pini*. Breeding *Pinus radiata*." IUFRO Working Party Newsletter No. 1., pp. 2-4.
- Carson, M. 1982. "Breeding for Resistance to Fusiform Rust in Loblolly Pine." Ph.D. thesis, North Carolina State University, Raleigh.
- Chiba, O. 1964. "Studies on the Variation and Susceptibility and the Nature of Resistance of Poplars to the Leaf Rust Caused by *Melampsoralacicpopulina*." Bull. Govt. For. Expt. Stat., Japan, No. 166, pp. 85-157.
- Cobb, F. W. t Stark, R. W. 1970. Decline and mortality of smog-injured ponderosa pine. *Jour. For.* 68(3):147-149.
- Coggeshall, M. V., Land, S. B., Ammon, V. D., Cooper, D. T. y McCarcken, F. I. 1981. Genetic variation in resistance to canker disease of young American sycamore. *Plant Dis.* 65(2):140-142.
- Conkle, M. T. 1979. "Amount and Distribution of Isozyme Variation in Various Conifer Species. 17th Meet. Can. For. Tree Assoc., Gander, Newfoundland, pp. 109-117.
- Connola, D. y Belskafuer, K. 1976. "Large Outdoor Cage Tests with eastern white pine being tested in field plots for white pine weevil resistance." Proc. 23rd Northeast. For. Tree Impr. Conf., State College, Pa., pp. 57-64.
- Cowling, E. B. 1979. Effects of acid precipitation and atmospheric deposition on terrestrial vegetation. *Environ. Prof.* 1:293-301.
- Conwling, E. B. Davey, C. B. 1981. Acid precipitation: Basic principles and ecological consequences. *Pulp Pap.* August:182-185.
- Day, P. R. 1972. "The Genetics of Rust Fungi. Biol. of Rust Resis. in For. Trees." NATO-IUFRO Adv. Study Inst. on Gne. Impr. for Dis. and Insect Res. of For. Trees, pp. 3-17.
- DeBell, D.S. 1971. Phytotoxic effects of cherrybark oak. *For Sci.* 17(2):180-185;
- Dietrichson, J. 1968. Provenance and Resistance to *Scleroderris lagerbergii* (*Crumenula abietina*). The International Scots Pine Prov. Expt. of 1938 at Matrand. Rep. *Norw. For. Res. Inst.*, No. 92 25(6):398-410. (Meddelelser fra Det Norske Skogforsoksvesen nr 9225 (6):398-410.)

- Dimitri, V. L. y Frochlich, M.H. J. 1971. Some questions for resistance breeding with red rot of spruce caused by *Fomes annosus*. *Sil. Gen.* 20(5-6):184-191.
- Dinus, R. J. 1969. "Testing Slash Pine for Rust Resistance in Artificial and Natural Conditions." Proc. 10th South. For. Tree Impr. Conf., Houston, Tex., pp. 98-106.
- Dinus, R. J., Snow, G. A., Kais, A. G. y Walkinshaw, C. H. 1975. "Variability of *Cronartium fusiforme* Affects Resistance Breeding Strategies." Proc. 13th South. For. Tree Imp. Conf., Raleigh, N.C., pp. 193-196.
- Drew, L. K. y Wylie, F. R. 1980. "Tree Injection with Systemic Insecticide to Control Leaf-Eating and Sap Sucking insects." Advisory Leaflet No. 13, Dept. For., Queensland, Australia.
- Einspahr, D. W., Wyckoff, G. W. y Harder, M. L. 1979. "Hypoxylon Resistance in Aspen and Aspen Hybrids." Proc. 1st North Cent. Tree Imp. Conf., Madison, Wis., pp. 114-122.
- Elgersma, D. M. 1980. "Resistance Mechanisms of Elms to Dutch Elm Disease." Workshop Gen. Host-Parasite Interactions in For. Wageningen, Holanda.
- Ferrell, W. K. y Woodard, E. S. 1966. Effects of seed origin on drought resistance of Douglasfir (*Pseudotsuga menziesii*). *Ecology* 43(3):499-502.
- Filer, T. H. y Randall, W. K. 1978. Resistance of twenty-one sweetgum families to *Botryosphaeria ribis*. *Plant Dis. Rptr.* 62(1):38-39.
- Fisher, R. F. 1980. Allelopathy: A potential cause of regeneration failure. *Jour. For.* 78(6):346-348.
- Fitzgerald, C. H., Schultz, R. C., Forton, J. C. y Terrell, S. 1977. Effects of *Seymeria cassioides* infestation on pine seedling and sapling growth. *South Jour. App. For.* 1(4):26-30.
- Ford-Robertson, F. C. 1971. *Terminology of Forest Science Technology Practice and Products*. The Multilingual Forestry Terminology Series No. 1, Soc. Amer. For., Washington, D.C.
- Forrest, G. I. 1980. "Preliminary Work on the Relation between Resistance to *Fomes annosus* and the Monoterpene Composition of Sitka Spruce Resin." Workshop Gen. of Host-Parasite Interaction in For., Wageningen, Holanda.
- Frochot, H., Pitsch, M. y Wharlen, L. 1978. "Susceptibility Differences of Mistletoe (*Viscum album*) to Some Poplar Clones (*Populus* sp.)." Congrèsdes Sociétés Savantes, Nancy, Francia, pp. 317-380.
- Gabriel, W. J. 1975. Allelopathic effects of black walnut on white birches. *Jour. For.* 73(4):234-237.
- Garrett, P. W. 1970. "Early Evidence of Weevil Resistance in Some Clones and Hybrids of White Pine." U.S. Forest Service Research Note NE-117.
- Gerhold, H. D. 1962. "Testing White Pines for Weevil Resistance." 9th Northeast. For. Tree Impr. Conf., Syracuse, N.Y., pp. 44-53.
- Gerhold, H. D., Schreiner, E. J., Dermott, R. E. Winieski, J. A. 1966. *Breeding Pest-Resistant Trees*. Pergamon Press, Oxford, Inglaterra.
- Grijpma, P. 1976. Resistance of *Meliaceae* against the shoot borer *Hypsipyla* with particular reference to *Toona ciliata* var. *australis*. *Tropical Trees*, No. 2:69-77.
- Hare, R. C. 1966. Physiology of resistance to fungal diseases in plants. *Bot. Rev.* 32(2):95-137.
- Harris, M. K. 1980. "Genes for Resistance to Insects, Emphasizing Host-Parasite Interactions." Workshop Gen. of Hos-Parasite Inter. in For., Wageningen, Holanda.
- Hattemer, H. H. 1972. Persistence of rust resistance En *Biol. of Rust Res. in For. Trees.*, NATO-IUFRO Advanced Study Institute, pp. 561-569.
- Hawkworth, F. G. y Wiens, D. 1966. Observations on witches-broom formation, autoparasitism, and new hosts in *Phoradendron*. *Madrono* 18(7):218-224.
- Henson, W. R., O'Neil, L. C. y Mergen, F. 1970. "Natural Variation in Susceptibility of *Pinus* to *Neodiprion* Sawflies as a Basis for Development of a Breeding Program for Resistant trees." Yale Univ. Bull. No. 78.

- Heimbürger, C. 1962. Breeding for disease resistance in forest trees. *For. Chron.* 38(3):356—362.
- Heimbürger, C. C. 1963. "The Breeding of White Pine for Resistance to Weevil." 1st World Cons. For. Gen. and Tree Impr., Estocolmo, Suecia.
- Heimbürger, C. C. y Sullivan, C. R. 1972. Screening of *Haploxydon* pines for resistance to the white pine weevil. II. *Pinus strobus* and other species and hybrids grafted on white pine. *Sil. Gen.* 21(6):210—215.
- Hertel, G. D. y Benjamin, D. M. 1975. "Tip Moth and Webworm Attacks in Southern Pine Seed Source Plantations." U.S. Forest Service Research Note SE—221.
- Heybroek, H. M. 1980. "Monocultuer versus Mixture: Interactions Between Susceptible and Resistant Tress in a Mixed Stand." Workshop Gen. of Host-Parasite Inter. in For., Wageningen, Holanda.
- Holst, M. 1963. "Breeding Resistance in Pines to *Rhyaciona* Moths" 1st World Cons. For. Gen. and Tree Impr., Estocolmo, Suecia.
- Hood, J. W. y Libby, W. J. 1980. "A clonal study of intraspecific variability in radiata pine. I. Cold and animal damage. *Aust. For. Res.* 10:9—20.
- Hornbeck, J. W. 1981. Acid rain—facts and fallacies. *Jour. For.* 79(7):438—443.
- Horsfall, J. G., and Cowling, E. B. 1980. *Plant Disease*. Academic press. Nueva York.
- Hunt, R. y Zobel, B. 1978. Frost hardy eucalypts grow well in the southeast. *South. Jour. Appl. For.* 2(1):6—10.
- Kerr, E. 1972. Trees that resist hurricanes, *Prog. Farmer* (March 1972):628.
- King, J. P. y Nienstaedt, H. 1965. Variation in needle cast susceptibility among 29 jack pine seed sources. *Sil. Gen.* 14(6):194—198.
- Kinloch, B. B. y Kelman, A. 1965. Relative susceptibility to fusiform rust of progeny lines from rust-infected and noninfested loblolly y pines. *Plant Dis. Repr.* 49(10):872—874.
- Kinloch, B. B. y M. H. Zoerb. 1971. "Genetic Variation in Resistance to Fusiform Rust Among Selected Parent Clones of Loblolly Pine and Their Offspring." Proc. 11th South. For. Tree Impr. Conf., Atlanta, Ga., pp. 76—80.
- Kormanik, P. P. y McAlpine, R. G. 1971. The Response of Three Random Clones of Yellow-Poplar to Simulated Drought and Flooding." 11th Conf. on South. For. Tree Impr., Atlanta, Ga., pp. 18—19.
- Kriebel, H. B. 1963. "Selection for Drought Resistance in Sugar Maple." 1st Wold Cons. on For Gen. and Tree Impr., Estocolmo Suecia.
- Kuhlman, E. G. 1972. "Susceptibility of Loblolly and Slash Pine Progeny to *Fomes annosus*." U.S. Forest Service Research Note SE 176.
- Ladeitschikova, E. I. 1980. "Biochemical Aspects of Resistance to Root Rot in Scots Pine." Workshop Gen. of Host-Parasite Inter. in For., Wageningen, Holanda.
- LaFarge, T. y Kraus, J. F., 1980. A progeny test of (shortleaf × loblolly) × loblolly hybrids to produce rapid-growing hybrid resistant to fusiform rust. *Sil. Gen.* 29(5—6):197—200.
- Lee, J. J. y Weber, D. E. 1979. The effect of simulated acid rain on seedling emergence and growth of eleven woody species. *For. Sci.* 25(3):393—398.
- MacDonald, R. D., Thor, E. y Andes, J. O. 1962. "American Chestnut Breeding Program at the University of Tennessee." 53rd Ann. Meet. North. Nut Growers Assoc., Purdue, Ind.
- Marien, J. N. 1980. Juvenile selection of frost resistant *Eucalytus*. *AFOCEL*, pp. 225—253.
- Marquis, D. A. 1974. "The Impact of Deer Browsing on Allegheny Hardwood Regeneration." U.S. Forest Service Research Paper NE-308.
- Matinsson, O. 1979. "Breeding Stratey in Relation to Disease Resistance in Introduced Forest Trees. Sveriges Lantbruksuniversitet, Inter. Rep. NR3.
- Martinsson, O. 1980. Stem rusts in lodgepole pine provenance trials. *Sil. Gen.* 29(1):23—26.

- McNabb, H. S., Hall, R. B. y Ostry, M. 1980. "Biological and Physical Modifications of the Environment in Short Rotation Tree Crops and the Resulting Effect upon the Host-Parasite Interactions." Workshop Gen. of Host-Parasite Inter. in For., Wageningen. Holanda.
- Meinartowicz, L. E. y Szmids, A. 1978. Investigations into the resistance of Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii*) populations to the Douglas fir woolly aphid (*Gilletteella cooleyii*). *Sil. Gen.* 27(2):59—62.
- Miller, T. 1977. "Fusiform Rust Management Strategy in Concept: Site Preparation." Symp. Management of Fusiform Rust in Southern Pines, South. For. Dis. and Insect Res. Coun., Gainesville, Fla., pp. 110—115.
- Miller, T., Cowling, E. B., Powers, H. R. y Blalock, T. E. 1976. Types of resistance and compatibility in slash pine seedlings infected by *crontium fusiforme*. *Phytopathology.* 66:1229—1235.
- Monk, R. W. y Wiebe, H. H. 1961. Salt tolerance and protoplasmic salt hardness of various woody and herbaceous ornamental plants. *Plant Physiol.* 36(4):478—482.
- Musselman, L. J., Harris, C.S. y Mann, W.F. *Agalinis purpurea*: A parasitic weed on sycamore, sweetgum and loblolly pine. *Tree Plant. Notes*, Fall edition, 1978, pp. 24—25.
- Nelson, R. R. 1980. "Host-parasite Interactions and Genetics on the Individual Plant Level. Strategy of Breeding for Disease Resistance." Workshop Gen. of Host-Parasite Inter. in For., Wageningen, Holanda.
- Nicholls, T. H. 1979. "Dangers of Red Pine Monocultur." Proc. 1st North-Central Tree Imp. Conf., Madison, Wis., pp. 104—108.
- Ohba, K. 1980. "Breeding of Pines for Resistance to Wood Nematodes (*Bursaphelenchus lignicolus*)." Workshop Gen. of Host-Parasite Inter. in For., Wageningen, Holanda.
- Patton, R. L. 1981. "Effects of Ozone and Sulfur Dioxide on Height and Stem Specific Gravity of *Populus* Hybrids." U.S. Forest Service Research Paper NE 471.
- Patton, R.F. y Spear, R.N. 1980. "Stomatal Influences on White Pine Blister Rust Infection." Proc. IUFRO Work. Group, Rusts of Hard Pines, Florence, Italy, pp. 1—7.
- Phelps, W. R. 1977. Screening center for fusiform rust. *For. Farmer* 36(3):11—14.
- Pisek, A. y Larcher, W. 1954. Zusammenhang zwischen Austrocknungsresistenz und Forst-Härte bei Immergrünen [Relationship between drought resistance and forst hardness in evergreens]. *Protoplasma* 44(1):30—46.
- Porterfield, R. L. 1973. "Predicted and Potential Gains from Tree Improvement Programs—A Goal-Programming Analysis of Program Efficiency." Ph. D. thesis, Yale University, New Haven, Conn.
- Powers, H.R. 1975. Relative susceptibility of five southern pines to *Cronartium fusiforme*. *Plant Dis. Rep.* 59(4):312—314.
- Powers, H. R. y Duncan, H. J. 1976. Increasing fusiform resistance by intraspecific hybridization. *For. Sci.* 22(3):267—268.
- Powers, H. R., Jr., Matthews, F. R. y Dwinell, L. D. 1978. The potential for increased virulence of *Cronartium fusiforme* on resistant loblolly pine. *Phytopathology* 68:808—810.
- Powers, H. R., and Zobel, B. J. 1978. Progeny of specific loblolly pine clones vary in fusiform rust resistance according to seed orchard of origin. *For. Sci.* 24(2):227—230.
- Radwan, M. A. 1972. Differences between Douglas-fir genotypes in relation to browsing preference by black-tailed deer. *Can. Jour. For. Res.* 2(3):250—255.
- Randall, W. K. 1971. "Differences Among Willows in Susceptibility to Cottonwood Leaf Beetle." 11th Conf. South. For. Tree Impr., Atlanta, Ga.
- Riker, A. J. y Patton, R. F. 1961. Breeding trees for disease resistance. *Recent. Adv. Bo* 2(14):1687—1691.

- Rockwood, D. L. y Goddard, R. E. 1973. "Predicted Gains for Fusiform Rust Resistance in Slash Pine." Proc. 12th South. For. Tree Impr. Conf., Baton Rouge, La., pp. 31—37.
- Roth, L. R. 1978. "Genetic Control of Dwarf Mistletoe." Symp. Mistletoe Control Through Forest Management, Pacific Southwest Forest and Range Experiment Station General Technical Report PSW-31.1, pp. 69—72.
- Sartor, G. F. y Neel, W. W. 1971. "Variable Susceptibility to *Dioryctria amatella* Among Pines in Clonal Seed Orchards." Proc. 11th Conf. South. For. Tree Imp., Atlanta, Ga., pp. 91—94.
- Schmidt, R. A. 1978. "Diseases in Forest Ecosystems: The Importance of Functional Diversity." *En Plant Disease—An Advanced Treatise*, Vol. II. *Hon Disease develops in Populations*, pp. 287—315.
- Schönbach, H., Bellman, E. y Schumann, W. 1966. *Die Jugendwuchsleistung. Dürre—und Frostresistenz verschiedener Provenienzen der Japanischen Lärche (Larix Leptolepis)* [Early growth and resistance to drought and frost in provenances of Japanese larch]. *Sil. Gen.* 15(5/6):141—147.
- Schreiner, E. J. 1959. "Rating poplars for *Melampsora* Leaf Rust Infection." U.S. Forest Service, Northeastern Forest Experiment Station, Forest Research Note no. 90.
- Schreiner, E. J. 1963. "Improvement of Disease Resistance in *Populus*." 1st World Con. on For. Gen. and Tree Impr., Estocolmo, Suecia.
- Schumann, W. y Hoffman, K. 1968. Routine testing of frost resistance of year-old spruce seedlings. *Arch. Forstw.* 16(6/9):701—705.
- Shigo, A. L. 1980. "Trees Resistant to Spread of Decay Associated with Wounds." Workshop Gen. Host-Parasite Inter. in For., Wageningen, Holanda.
- Shirley, H. L. 1937. The relation of drought and cold resistance to source of seed stock. *Minn. Hortic.*, pp. 1—1.
- Shriner, D. S. 1976. "Effects of Simulated Rain Acidified With Sulfur Acid on Host-Parasite Interactions." Proc. 1st Symp. on Acid precipitation and the Forest Ecosystem., U.S. Forest Service General Technical Report NE-23, pp. 919—925.
- Smith, R. H. 1966. "Resin Quality as a Factor in the Resistance of Pines to Bark Beetles." *Breeding Resistant Trees*. NATO and NSF Advanced Study Institute, Pennsylvania State University, pp. 189—196.
- Snow, G. A. y Griggs, M. M. 1980. "Relative Virulence of *Cronartium quercuum* f. sp. *fusiforme* from Seven Resistant Families of Slash Pine." Proc. IUFRO Work. Group. Rusts of Hard Pines, Florencia, Italia, pp. 13—16.
- Søegaard, B. 1964. Breeding for resistance to insect attack in forest trees. *Unasylva* 18(2—3):82—88.
- Søegaard, B. 1969. "Resistance Studies in *Thuja*." *Soertryk Det forslige Forsøgsvoesen Danmark beretning* 245(31).
- Squillace, A. E. y Wilhite, L. P. 1977. "Influence of Oak Abundance and Distribution on Fusiform Rust." Symp. Management of Fusiform Rust in the Southern Pines, Gainesville, Fla., pp. 59—70.
- Stephan, B. R. 1973. Über Anfälligkeit und Resistenz von Douglasien Herkunftne gegenüber *Rhabdocline pseudotsugae* [Susceptibility and resistance of Douglas-fir provenance to *Rhabdo cline pseudotsugae*]. *Sil. Gen.* 22(5—6):149—153.
- Stern, K. 1972. "The Theoretical Basis of Rust Resistance Testing—concept of Genetic Gain in Breeding Resistant Trees." Biol. of Rust Res. in For. Trees, Proc. NATO-IUFRO Advanced Study Institute, pp. 299—311.

- Stock, M. W., Pitman, G. B. y Guenther, J. D. 1979. Genetic differences between Douglas-fir beetles (*Dendroctonus pseudotsugae*) from Idaho and Coastal Oregon. *Ann. Entomolog. Soc. Ammer.*, pp. 394—397.
- Szöny, L. y Nagy, I. 1968. Klimaresistenz Photosynthese und Stoff Production [Frost resistance and growth of Douglas fir]. Sonderdruck Tagungsberichte, No. 100:65—67.
- Tamm, C. O. y Cowling, E. B. 1977. Acid precipitation and forest vegetation *Water, Air Soil Pollu.* 7:503—511.
- Thielges, B. A. y Adams, J. C. 1975. Genetic variation and heritability of *Melampsora* leaf rust resistance in eastern cottonwood. *For. Sci.* 21(3):278—282.
- Trial, H. 1980. A cartographic history of the spruce budworm in Quebec, Maine and New Brunswick. *Manine For. Rev.* 13:1—52.
- Toole, E. R. y Hepting, G. H. 1949. Selection and propagation of *Albizia* for resistance to *Fusarium* with. *Phytopathology* 39(1):63—70.
- Ulrich, B., Mayer, B. y Khanna, P. K. 1980. Chemical changes due to acid precipitation in a loess derived soil in central Europe. *Soil Sci.* 130:193—199.
- van Buijtenen, J. P. e Isbell, R. 1970. "Differential Response of Loblolly Pine Families to a Series of Nutrient Levels. 1st North Amer. For. Biol. Workshop, Michigan State University, East Lansing.
- van Buijtenen, J. P., Bilan, V. y Zimmerman, R. H. 1976. Morphophysiological characteristics related to drought resistance in *Pinus taeda*. *En Tree Physiology and Yield Improvement*, pp. 349-359. Academic Press, Nueva York.
- van Buijtenen, J. P., 1981. Insecticides for seed orchards—a case study in applied research. *South Jour. Appl. For.* 5(1):33—37.
- Walkinshaw, C. H., Dell, T. R. y Hbbard, S. D. 1980. "Predicting Field Performance of Slash Pine Families from Inoculated Greenhouse Seedlings." U.S. Forest Service, Southern Forest Experiment Station Research Paper SO-160.
- Walkinshaw, C. y Bey, C. 1981. Reaction of field resistant slash pines to selected isolates of *Cronartium quercuum* f. sp. *fusiforme*. *Phytopathology.* 71:1090—1092.
- Waring, R. H. y Pitman, G. B. 1980. "A Simple Model of Host Resistance to Bark Beetles." For. Res. Lab. Research Note 65, Oregon State University, School of Forestry.
- Waters, W. E. y Cowling, E. B. 1976. Integrated forest pest management. A silvicultural necessity. *Integ. Pest Mgt.*, pp. 149—177.
- Webster, N. y McKechnie, J. L. 1980. *Webster's Nes Twentieth Century Dictionary—Unabridged Second Edition*. William Collins Publishers, Inc.
- Wells, O. O. y Switzer, G. L. 1975. "Selecting Populations of Loblolly Pine for Rust Resistance and Fast Growth." 13th South. For. Tree Imp. Conf., Raleigh, North Carolina, pp. 37—44.
- Williston, H. L. 1974. Managing pines in the ice-strom belt. *Jour. For.* 72:580—582.
- Witwer, S. H. y Buckovac, M. J. 1969. The uptake of nutrients through leaf surfaces. *En Handhuch der Pflanzenernährung und Dungung.*, pp. 235—261. Springer-Verlag, Nueva York.
- Wood, T. y Bormann, F. H. 1974. The effects of an artificial acid mist upon the growth of *betula alleghaniensis*. *Environ Pollut.* 7:259—268.
- Zobel, B. J. 1980a. "Developing Fusiform-Resistant Trees in the Southeastern United States." Workshop Gen. of Host—parasite Inter. in For., Holanda. Wageningen, Holanda.
- Zobel, B. J. 1980b. "The World's Need for Pest-Resistant Forest Trees." Workshop Gen. of Host—parasite Inter. in For., Wageningen, Holanda.

- Zobel, B., Blair, R. y Zoerb, M. 1971. Using research data—disease resistance, *Jour. For.* 69(8):486—489.
- Zobel, B. J. y Zoerb, M. 1977 "Reducing Fusiform Rust in Plantations Through Control of the Seed Source." Symp. Man. of Fusiform Rust in Southern Pines, South For. Dis. and Insect. Res. Coun., Gainesville, Fla., pp. 98—109.
- Zsuffa, L. 1975. "Some Problems and Aspects of Breeding for Pest Resistance." 2nd World Consul. on For. Dis. and Insects, India. (Artículo especial).

Propagación vegetativa

USOS DE LA PROPAGACIÓN VEGETATIVA MÉTODOS DE PROPAGACIÓN VEGETATIVA

Injertos

Estacas enraizadas

Enraizamiento de fascículos aciculares

Acodos aéreos

Cultivo de tejidos y órganos

CRECIMIENTO ANORMAL

Respuestas plagiotrópica y ortotrópica

Efectos de la edad y del sitio dentro del árbol

donde se obtienen los propágulos

PROPAGACIÓN VEGETATIVA Y MEJORAMIENTO GENÉTICO FORESTAL

USO OPERATIVO DE LA PROPAGACIÓN VEGETATIVA

¿Cuántos clones deben utilizarse?

¿Cómo deben distribuirse los clones?

Consideraciones especiales acerca

del uso de la propagación vegetativa

RESTRICCIÓN DE LA BASE GENÉTICA Y EL MONOCULTIVO

¿Qué es un monocultivo?

Restricción de la base genética

Riesgos de una base genética restringida

¿Hasta qué grado puede reducirse la base genética?

BIBLIOGRAFÍA