

I. CONCEPTOS GENERALES DEL MEJORAMIENTO GENÉTICO FORESTAL Y SU APLICACIÓN A LOS BOSQUES CULTIVADOS DE LA ARGENTINA

Autor: Martín Marcó

Resumen

El desarrollo forestal de un país se basa en la silvicultura intensiva de plantaciones, que en la actualidad significa el cultivo intensivo en gran escala de árboles de especies de rápido crecimiento para la producción de madera industrial (BIRF, 1992), tanto triturable (pastas, tableros, etc.) como sólida (madera aserrada, remanufactura, estructural, muebles, etc.).

El éxito o fracaso de este tipo de silvicultura depende del soporte tecnológico que se disponga para asegurar la adaptabilidad, productividad y sostenibilidad del recurso forestal. En este esquema, tanto la selección de especies, procedencias e individuos, como la disponibilidad del recurso genético (recolección, conservación e intercambio), son quizás las premisas básicas para la producción masiva y continua de material mejorado (semilla y clones).

Las estrategias de mejoramiento dependen de las características biológicas de las especies y poblaciones en las cuales se aplican. Así por ejemplo, las estrategias utilizadas en especies que se multiplican asexualmente difieren de aquellas en donde el material de propagación son las semillas, las cuales están sujetas a recombinación genética.

Independientemente de la diversidad de los métodos, todas las estrategias de mejoramiento tienen elementos en común. El primero de ellos es la identificación de poblaciones o individuos adaptados a las condiciones ecológicas del área en donde se va a desarrollar el cultivo. Otro elemento en común es la generación de variabilidad genética a través de cruzamientos controlados. Finalmente, las poblaciones obtenidas estarán sujetas a sistemas de evaluación de las características de interés cuyos resultados brindarán las bases para la selección de individuos genéticamente superiores.

A diferencia de los cultivos agrícolas, en donde el proceso de domesticación comenzó hace aproximadamente 10.000 años, los programas de mejoramiento de las principales especies forestales de rápido crecimiento que se cultivan en la Argentina se encuentran en sus primeras etapas de desarrollo.

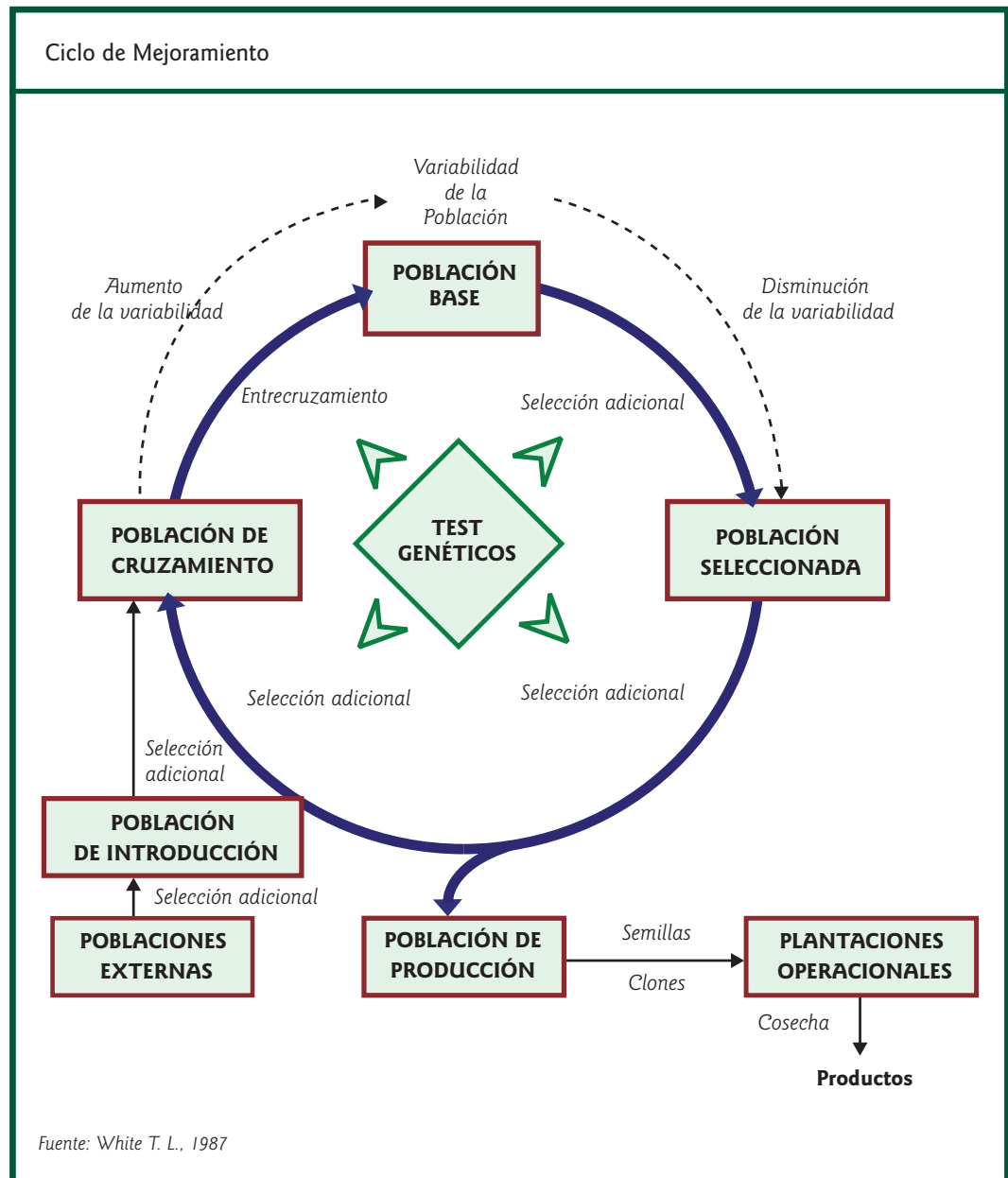
Para pinos y eucaliptos la principal estrategia de mejoramiento se basa en la selección recurrente por aptitud combinatoria general, tal cual fuera descrita por Patto Ramalho y Magno (1993) para Brasil. Mientras que para álamos y sauces las estrategias más utilizadas son los cruzamientos interespecíficos (ej. *Populus deltoides* x *Populus nigra*, *Salix matsudana* x *Salix alba*) y la selección clonal (Bisoffi and Gullberg, 1996). La hibridación interespecífica que combina características favorables de las especies parentales y eventualmente explota el vigor híbrido ha sido también aplicada, aunque en menor escala, en el género *Eucalyptus* (*E. grandis* x *E. urophylla* y *E. grandis* x *E. camaldulensis*) y en el género *Pinus* (*P. elliottii* x *P. caribaea* var. *hondurensis*).

La selección de los individuos superiores se basa principalmente en aspectos relacionados con el vigor, la forma y la resistencia a plagas, enfermedades y a factores abióticos negativos. Actualmente se tienen en cuenta algunas propiedades de calidad de la madera, tales como densidad básica, características de las fibras y tensiones de crecimiento, entre otros.

La producción comercial de semilla mejorada de pino y eucalipto se basa en la determinación de los orígenes/procedencias más útiles, la introducción de semillas de esos orígenes para propósitos comerciales y de mejoramiento (población base), la habilitación rápida de Áreas de Producción de Semilla (población de producción de primera generación), la selección combinada familiar + individual (población de cruzamiento) y la eventual clo-

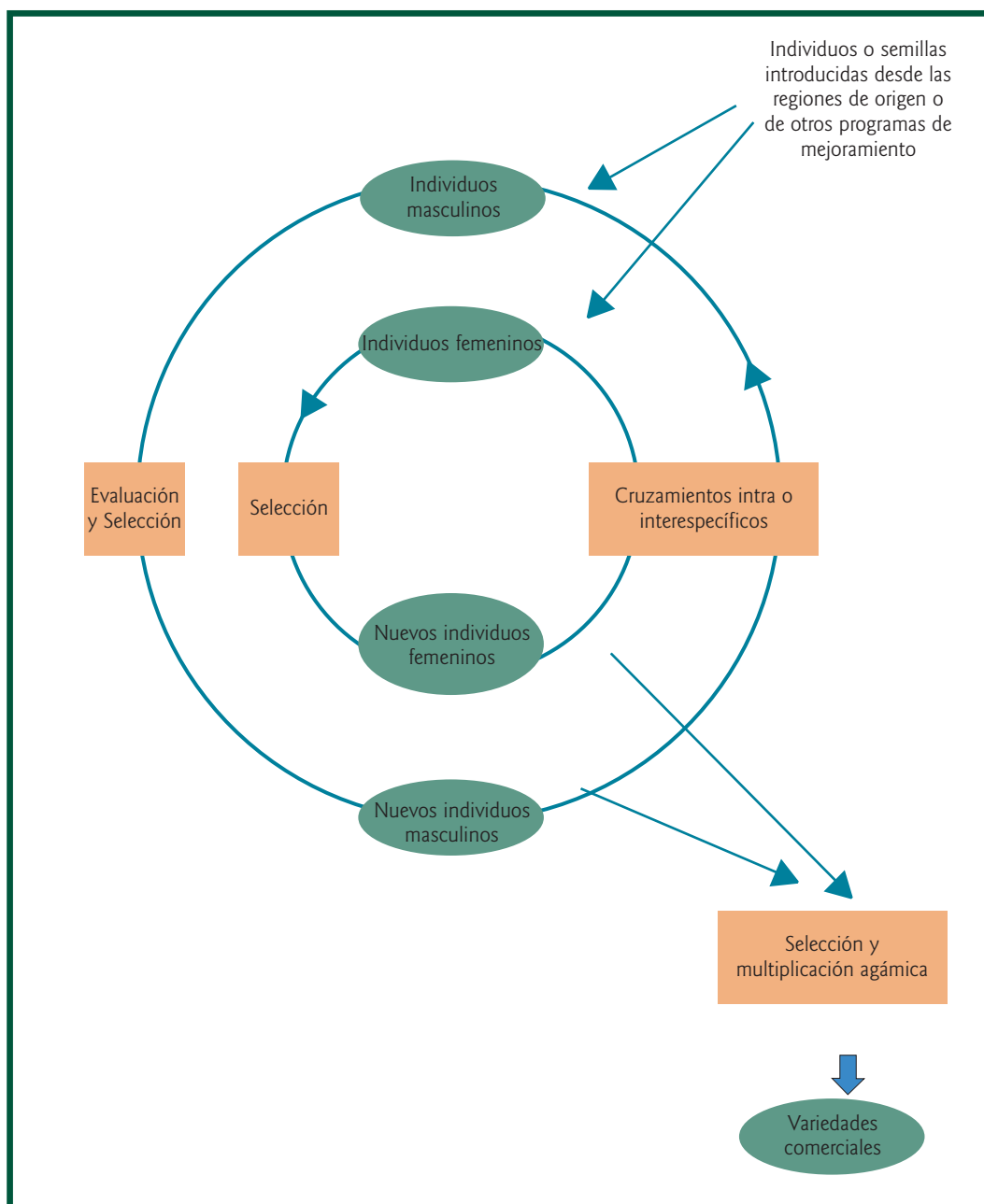
nación de individuos sobresalientes en ensayos experimentales, con el propósito de convertirlos en Huertos de Progenies o Huertos Clonales (población de producción de segunda generación).

La mayoría de los Programas de mejoramiento comprenden ciclos sucesivos de selección y cruzamientos, tal como se aprecia en el siguiente gráfico:



La producción de material de propagación mejorado en álamos y sauces consiste en la instalación de estaqueros de producción de material clonal obtenido por multiplicación agámica de individuos

seleccionados en poblaciones provenientes de semilla de árboles plus, o de cruzamientos intra o interespecíficos, o de clones introducidos desde otros programas de mejora.



Introducción

El Mejoramiento Genético Forestal (MGF) consiste en el desarrollo de poblaciones (poblaciones mejoradas) o individuos (individuos mejorados) genéticamente superiores, a partir de poblaciones amplias y diversas (poblaciones base) de especies forestales y su uso operacional como semillas, a partir de poblaciones de producción o clones mediante multiplicación agámica.

La finalidad de un programa de MGF es la de mejorar las principales características cuantitativas y cua-

litativas de rendimiento y calidad, así como garantizar la seguridad de cosecha a través de la selección de genes deseables y su perpetuación mediante la utilización de semillas o clones mejorados.

Gracias a la mejora genética puede lograrse, entre otras cosas, mayor productividad/ha, mejor calidad del producto, adaptación a áreas marginales de cultivo, reducción del turno de aprovechamiento y de los costos de establecimiento, cosecha y/o procesos industriales. Esto lleva a considerar al MGF como una herramienta operacional de uso corriente tal como las prácticas silviculturales.



Hidroelevador en operaciones en HSP de *E. grandis* en Misiones.

Un programa de MGF utiliza como materia prima la variación, que se manifiesta a través de diferencias entre los individuos de una población. Para la mayoría de las especies forestales de interés existe una gran variabilidad aún no totalmente explotada. Esta variación puede ser continua o clinal (sigue un gradiente ambiental) o discontinua o ecotípica (grupos de individuos con genotipos similares que ocupan un nicho ecológico específico), la que en realidad es la respuesta genotípica de una especie a un hábitat específico. Ambas pueden denominarse variación geográfica.

Las principales causas de la variación observada en los seres vivos son las debidas a la información genética (diferencias en el complejo hereditario que trajeron los individuos cuando comenzaron sus vidas, codificadas en el ADN, que constituyen los cromosomas) y al ambiente (medio al cual estuvieron expuestos en el curso de sus vidas). Las primeras son heredables, las segundas sólo reflejan una respuesta al ambiente circundante.

Cuando observamos los individuos de una determinada población de árboles para alguna característica, por ejemplo altura, notamos que hay árboles bajos y altos, pero que la mayoría presentan alturas intermedias (distribución normal). Ahora bien,

¿cómo inferir si las diferencias o variaciones entre estos individuos son genéticas o ambientales?

Una posibilidad es recolectar semillas de los árboles más altos y del promedio, producir plantas y plantarlas en un mismo ambiente. Al cabo de un tiempo podremos medirlos, si los árboles resultantes son de igual tamaño, la variación original observada es de naturaleza ambiental. Por otro lado, si las progenies resultantes de los árboles más altos son efectivamente más altas que el promedio, la variación observada, al menos parte, es de naturaleza genética. Por tanto, la altura dependerá de la variabilidad que posea la población base, de la diferencia en altura entre los árboles selectos y los promedios (intensidad de selección) y del grado de control genético (heredabilidad) que tenga la característica seleccionada. Cuanto mayores sean estos valores, más altas serán las probabilidades que una proporción importante de las progenies resultantes superen en altura a las progenies de árboles promedios.

Es bien conocido que existe variación en características de interés económico (ej. volumen y forma) entre poblaciones (orígenes geográficos de semilla), particularmente en especies de amplia distribución geográfica. Esto ha llevado a detectar los mejores orígenes para propósitos de plantación, por ejemplo, Marion, Florida, USA, para *P. taeda* en regiones subtropicales y Petford, Queensland, Australia, para *E. camaldulensis* en regiones tropicales. Pero también existe variación dentro de cada población u origen de semilla y que ésta es a menudo bastante considerable (ej. *P. elliotii*). La determinación de la magnitud de la variación entre y dentro de orígenes es clave para delinear la mejor estrategia de mejoramiento. A su vez, las chances de obtener ganancias adicionales a las obtenidas por usar el mejor origen son mayores si los mejores individuos son seleccionados para entrecruzamientos.

Para alguna característica puede no encontrarse la variabilidad deseada en las poblaciones o especies en las cuales se está trabajando. Así por ejemplo, no se dispone de individuos resistentes a cancroisis en poblaciones de *Populus trichocarpa*, la cual debe ser introducida desde otras especies tales como *P. deltoides*. En estos casos los cruzamientos interespecíficos o los métodos no tradicionales de mejora tales como la introducción de genes mediante ingeniería genética o la generación de variabilidad mediante mutagénesis pueden resultar de gran interés.

El criterio de selección uniformemente aplicado a todas las especies forestales es el crecimiento, debido a que es la base biológica del retorno económico de las plantaciones. Otras características ampliamente utilizadas son rectitud del fuste, disposición y características de las ramas, resistencia plagas y enfermedades específicas y a condiciones desfavorables del ambiente (sequías, inundaciones, bajas temperaturas, entre otras). En los últimos años, numerosos programas de mejoramiento han introducido criterios de calidad de madera, siendo la densidad básica la más utilizada independientemente que el objetivo sea madera sólida o pulpa (Pryor and Willing, 1983; Zobel, 1992; Malan *et al.*, 1996). Más recientemente, algunos programas han incorporado otros atributos de gran importancia como tensiones de crecimiento, estabilidad dimensional, colapso, entre otras (Turner, 2001; Raymond and Apiolaza, 2004). Como criterios menos utilizados y específicos de las distintas especies pueden mencionarse también, el contenido de aceites esenciales, la producción de resina y la capacidad de desarrollar raíces adventicias.

Dada la gran variabilidad de criterios que deben ser tenidos en cuenta a la hora de realizar la selección, se han generado distintos métodos. Entre los más empleados se pueden citar:

- Selección masal: la selección de los árboles se basa solamente en su fenotipo (apariencia externa). Resulta efectiva cuando se seleccionan caracteres de alta heredabilidad como la forma y la densidad de la madera.
- Test de progenies: la selección de los árboles se basa en la performance de sus progenies. Es un método muy preciso de selección usado frecuentemente para ralea genéticamente huertos semilleros clonales.
- Selección familiar + intra familiar: se seleccionan primero las mejores familias y luego los mejores árboles dentro de ellas. Es un método efectivo en caracteres de baja heredabilidad como el volumen, usado frecuentemente en programas avanzados de mejoramiento genético.

Existen además otros métodos para la selección de varios caracteres simultáneos. Entre los más usados pueden mencionarse:

- Selección por mínimos independientes: en la cual se establecen valores mínimos para cada carácter de interés. Es muy usado en programas de mejoramiento.
- Índice de selección: es una forma de seleccionar

Ensayo de Orígenes/Procedencias de *E. grandis* y *E. saligna* de 8> meses de edad en Concepción del Uruguay (Entre Ríos)



características múltiples, combinando información de todas ellas en un solo índice.

Los índices de selección en general son los más eficientes, aunque suele ser difícil establecer el peso que se le debe asignar a cada una de las variables consideradas. En la práctica los mejoradores utilizan una mezcla de estrategias definidas en base a criterios biológicos y logísticos. Así por ejemplo, es posible seleccionar adecuadamente individuos resistentes a enfermedades en etapas tempranas, retrasando la selección por velocidad de crecimiento, forma y características de la madera. La existencia de alta correlación genética entre edades juvenil-adulta, posibilita la selección temprana de caracteres, tales como ciertos atributos de la madera empleando métodos no destructivos rápidos y efectivos (Greaves *et al.*, 1995; Turner, 2001; Atwood *et al.*, 2002; Bailleres *et al.*, 2002; Gwaze *et al.*, 2002; Raymond and Apiolaza, 2004). A futuro, la selección asistida por marcadores moleculares podrá reducir el tiempo necesario para iniciar estas evaluaciones.

Una mención especial merece el sistema de evaluación de poblaciones de Salicáceas, pues debido a la posibilidad de producir grandes cantidades de individuos y capturar la variación genética total (efectos aditivos y no aditivos) mediante clonación, es necesario aplicar un sistema multietapa a través de las generaciones de multiplicación vegetativa. (Riemenschneider *et al.*, 2001).

Primero se evalúan los individuos producidos por polinización abierta o controlada durante dos o tres años, sobre la base del crecimiento y la resistencia a factores abióticos negativos. Los individuos seleccionados son clonados y evaluados en estaqueros, considerando como criterios principales la resistencia a plagas y enfermedades, la capacidad de producir raíces adventicias, las características de las guías (ramificación, rectitud, etc) y el vigor inicial.

Los clones seleccionados son instalados en ensayos comparativos de crecimiento con testigos locales, utilizándose diseños apropiados a cada sitio, con varias repeticiones y parcelas de 4 a 9 plantas. En estos ensayos además de las características antes mencionadas, se incluyen parámetros sobre calidad de madera. Aquellos que presentan buen comportamiento son testeados nuevamente en ensayos de productividad, donde se utilizan parcelas de mayor tamaño instaladas en distintos sitios. A través de los ensayos de pro-

ductividad a campo, además de la evaluación del rendimiento de madera aprovechable, se realizan estudios para caracterizar calidad industrial de los rollizos obtenidos.

Excepto en el caso de la selección masal, todos los métodos de selección recurrente incluyen tres fases: 1) Selección de individuos de la población que se desea mejorar para la obtención de progenies (familias). 2) Evaluación de las progenies obtenidas en experimentos repetidos en varios sitios. 3) Intercruzamiento de las progenies superiores para formar la población base del próximo ciclo de selección (Paterniani & Miranda Filho, 1987; Hallauer, 1992, citados por Patto Ramalho, 1993). El éxito del proceso es medido a través de la ganancia genética entre las dos poblaciones y en general está relacionado con la concentración y recombinación de alelos favorables (efectos aditivos).

Otro método ampliamente utilizado es la producción de híbridos F1, resultante del primer cruzamiento entre poblaciones (Nickles, 1992). En especies forestales, un híbrido es el producto del cruzamiento entre especies (híbridos interespecíficos) y algunas veces entre orígenes bien diferentes dentro de una misma especie (híbridos intraespecíficos) (Zobel *et al.*, 1987). Así podría hablarse de híbridos de *Populus x euroamericana* resultantes del cruzamiento de *P. deltoides* originaria de Estados Unidos y *P. nigra* originaria de Europa, o de híbridos de *Eucalyptus grandis* a partir del cruzamiento de individuos de Atherton, Queensland (extremo norte de la distribución natural) y de Bulahdelah, New South Wales (extremo sur de la distribución natural).

Los híbridos combinan las características de sus padres de una manera intermedia. Dado que se hereda tanto lo bueno como lo malo, es muy recomendable utilizar los mejores genotipos como padres, por lo cual es crucial la existencia de programas de mejoramiento para las especies puras (Denison y Kietzka, 1992). Asociado aparece el concepto de superioridad híbrida, para indicar complementariedad (debida a genes de acción aditiva) cuando el híbrido combina características deseadas de ambos padres y heterosis o vigor híbrido (debida a genes de acción no aditiva), toda vez que el híbrido es superior, generalmente en términos de crecimiento, a la media de los dos padres (ej. híbrido F1 de *P. elliottii x P. caribaea var. hondurensis* en el sudeste de Queensland, Australia).

Si el cultivo va a ser propagado mediante semillas, solamente podrán aprovecharse, al igual que en el caso de la selección recurrente, los efectos aditivos. Los efectos no aditivos no se pueden mantener en especies propagadas por semillas, a menos que se establezcan sistemas de producción de semillas híbridas a partir de líneas endocriadas, como en el caso del maíz, pero pueden ser capturados mediante clonación. Un ejemplo de ello lo constituyen los híbridos de *Populus x interamericana*, donde la heterosis observada para la variable crecimiento puede ser explicada por la acción complementaria de alelos dominantes en altura y en diámetro provenientes de *P. trichocarpa* y *P. deltoides* respectivamente (Bradshaw and Stettler, 1995)

Los híbridos tienen un gran potencial como exóticas toda vez que pueden generarse árboles para ambientes específicos o ambientes marginales (sitios de baja productividad con algún elemento de riesgo, Van Wyk *et al.*, 1988), con mayor resistencia a heladas, plagas y enfermedades, o con ciertas propiedades de madera. En la mayoría de los casos la disponibilidad y accesibilidad de material floral y la facilidad con que se propaguen vegetativamente los materiales híbridos, contribuye de gran manera a su utilización operacional.

Desafíos

La silvicultura intensiva de plantaciones constituye un gran desafío para los mejoradores porque implica reemplazar la selección natural por la humana, en un proceso conocido como domesticación de las especies forestales. El proceso de domesticación implica desviar el consumo de energía en sistemas que presentan ventajas adaptativas para la supervivencia en rodales naturales, hacia la producción de madera en sistemas estrictamente controlados (Bradshaw and Strauss, 2001).

Árboles con una arquitectura de copa que le permitan capturar la luz de forma más eficiente, que concentren la producción de fotosintatos en el tallo, que presenten menor cantidad de ramas, mayor largo de entrenudos, mejor aptitud y comportamiento en los procesos de transformación de la madera para fines específicos, entre otras características, mejorarán la calidad y cantidad del producto final.

Para lograrlo, será necesario: 1) desarrollar nuevos protocolos de muestreo y métodos no destructivos

que puedan ser utilizados a gran escala a efectos de explorar y evaluar la diversidad genética de las actuales poblaciones de mejoramiento, 2) reintroducir algunas coníferas y latifoliadas de reconocido alto valor maderable y 3) incrementar la utilización de las herramientas generadas recientemente por la biotecnología para entender y manipular la información genética en los programas de mejoramiento. En este sentido, la utilización de marcadores moleculares permitirá caracterizar y cuantificar la diversidad genética en poblaciones forestales, detectar las fuentes de variación entre y dentro de orígenes, razas y familias e identificar a los genes involucrados en las características de interés (QTLs, genes candidatos).

Asimismo, la disponibilidad de mapas de ligamiento y de programas de secuenciación del genoma de las principales especies forestales de interés junto a estudios comparativos entre especies, están permitiendo entender el funcionamiento de características complejas tales como crecimiento, resistencia a enfermedades y plagas, tolerancia a frío, sequía, etc.

Los genes una vez caracterizados podrán ser manipulados y las ganancias genéticas logradas a través de su incorporación a genotipos de alto valor, perpetuadas mediante propagación vegetativa.

Programa de Producción de Material de Propagación Mejorado

Este Programa denominado PPMPM fue concebido por la SAGPyA en el año 1996, como parte del PFD financiado por el Banco Mundial y la SAGPyA. El mismo se instrumentó operativamente a través de INTA, mediante el Convenio 23/96 firmado entre estos dos organismos.

El Programa tuvo como objetivo principal el de contribuir al abastecimiento de material de propagación mejorado, semillas y clones, de las principales especies cultivadas en las regiones forestales más importantes del país, en concordancia con la Ley 25.080, la cual establece un régimen de promoción para las inversiones forestales y forestoindustriales.

El programa se compone de siete Subprogramas: pinos en Mesopotamia (*Pinus elliottii* y *P. taeda*, entre las exóticas, incluyendo también a *Araucaria angustifolia*, entre las nativas), eucaliptos en Mesopotamia (*Eucalyptus grandis* y *E. dunnii*), álamos en el Delta (*Populus deltoides*, *P.*

nigra, *P. x euroamericana*), sauces en el Delta (*Salix alba*, *S. amygdaloides*, *S. babylónica*, *S. fragilis*, *S. humboldtiana*, *S. matsudana* y *S. nigra*), coníferas en la región Andino patagónica (*Pinus ponderosa* y *Pseudotsuga menziesii*, entre las exóticas, incluyendo también a latifoliadas tales como *Nothofagus nervosa* y *N. obliqua*, entre las nativas), eucaliptos en la región pampeana (*Eucalyptus globulus*, *E. dunnii* y *E. viminalis*), pinos y eucaliptos en el NOA (*Pinus taeda* y *P. patula*: complejo *patula-tecunumanii-greggii* y *Eucalyptus grandis*).

En cada región participaron también, mediante acuerdos específicos con el INTA, referentes calificados tales como Universidades Nacionales, Direcciones de Bosques y Servicios Forestales Provinciales, otros organismos nacionales, empresas individuales o asociadas, CIEF, CIEFAP, grupos de productores y ONG's como se han detallado en la introducción del presente libro.

La denominada Fase I del PFD priorizó a través del PPMPM la producción de semillas y clones mejorados por volumen y forma resistentes a plagas y enfermedades, de las principales especies forestales de cultivo adaptadas a las distintas regiones ecológicas del país. La premisa básica era maximizar ganancias genéticas en áreas de multiplicación vegetativa, rodales y huertos semilleros, para su inmediata utilización operacional, lo cual fue logrado, en mayor o menor medida, en las diferentes regiones del país.

En una segunda fase, el PPMPM debería incorporar el criterio de "calidad de madera" dentro de una estrategia que permita dar respuesta a la incidencia de factores bióticos (plagas y enfermedades), abióticos (cambios climáticos, adaptación a nuevas regiones de cultivo, etc.) y a las demandas de la industria en constante evolución. Todo esto

significa definir la orientación de un programa de Genética y Mejoramiento hacia el suministro de recursos genéticos forestales de alto valor para el establecimiento de plantaciones más estables y productivas, con material de propagación de alta competitividad, a los que tengan acceso todos los beneficiarios, en particular los pequeños y medianos productores. Hacia esta finalidad, la estrategia de intervención se basa en:

1. Desarrollar programas de mejoramiento para incrementar velocidad de crecimiento, calidad del fuste y de los rollizos, adaptación, y otras mejoras en especies forestales que esencialmente posean buena calidad de madera. En este sentido, gran parte de las especies introducidas y algunas nativas cumplen con este requisito.
2. Incorporar criterios de selección para mejorar la calidad de madera para usos específicos (densidad, tensiones de crecimiento, estabilidad dimensional, módulo de elasticidad, características de los elementos fibrosos, etc.) del material mejorado por forma y volumen que fue generado por los distintos Subprogramas durante la Fase I del PFD.
3. Generar poblaciones biparentales a partir de cruzamientos controlados entre individuos contrastantes para determinadas características evaluadas. Las progenies así obtenidas, maximizarán la segregación de los caracteres involucrados y mediante la aplicación de metodologías moleculares y ensayos biológicos adecuados, será posible identificar las regiones cromosómicas involucradas, conocidas como QTL. A su vez, estas mismas poblaciones, serán el material de estudio que permitirá la verificación de la participación de determinados genes (genes candidatos) en la expresión de dichos caracteres. En una etapa futura es deseable que esta información permita asistir la selección para calidad de madera.

Referencias

- Atwood, A.; White, T. L. and Huber, D. A. 2002. Genetic parameters and gains for growth and wood properties in Florida source loblolly pine in the southern United State. *Can. J. For. Res.* 32: 1025-1038
- Banco Internacional de Reconstrucción y Fomento/Banco mundial. 1992. El Sector Forestal. Documento de Política del Banco Mundial. Washington, DC, USA, p. 88.
- Bailleres, H.; Davrieux, F. and Ham-Pichavant, F. 2002. Near infrared analysis as a tool rapid screening of some major wood characteristics in a Eucalyptus breeding program. *Ann. For. Sci.* 59: 479-490
- Bisoffi, S., and Gullberg, U. 1996. Poplar breeding and selection strategies. In biology of Populus and its implications for management and conservation. Part I. Chapter 6. Edited by R.F. Stettler, H.D. Bradshaw, Jr., P.E. Heilman, and T.M. Hinckley. NRC Research Press, National Research Council of Canada. Ottawa, Ontario, Canada: 139-158.
- Bradshaw, H.D., Jr., and Stettler, R.F. 1995. Molecular genetics of growth and development in *Populus*. 4. Mapping QTLs with large effects on growth, form, and phenology in a forest tree. *Genetics*, 139: 963-973.
- Bradshaw, H.D., Jr., and Strauss, S.H. 2001. Breeding strategies for the 21st Century: domestication of poplar. In *Poplar Culture in North America*. Part B, Chapter 14. Edited by D.I. Dickmann, J.G. Isebrands, J.E. Eckenwalder, and J. Richardson. NCR Research Press, National Research Council of Canada. Ottawa, Ontario, Canada: 383-394.
- Denison, N.P. and J. E. Kietzka. 1992. The use and importance of hybrid intensive forestry in South Africa. IUFRO Conference: Resolving Tropical Forest resource Concerns Through Tree Improvement, Gene Conservation and Domestication of New Species. Cartagena and Cali, Colombia, 348-358.
- Greaves, B.L.; Borralho, N.M.G. and Raymond, C.A. 1995. Use of Pilodyn for indirect Selection of basic density in *Eucalyptus nitens*. CRCTHF-IUFRO Conference, Hobart, Australia 19-24 February: 106-109
- Gwaze, D.P; Harding, K.J.; Purnell, R.C. and Briggwater, F.E. 2002. Optimun selection age for wood density in loblolly pine. *Can. J. For. Res.* 32: 1393-1399.
- Malan, F.S., Retief, R.J. and Dyer, S.T. 1996. Improvement of South African Timber Resource: Concerns and Propuosed Strategies. *South African Forestry Journal* 175: 61-65.
- Nickles, G. D. 1992. Hybrids of forest trees: The bases of hybrid superiority and a discussion of breeding methods. I The use and importance of hybrid intensive forestry in South Africa. IUFRO Conference: Resolving Tropical Forest resource Concerns Through Tree Improvement, Gene Conservation and Domestication of New Species. Cartagena and Cali, Colombia, 333-347.
- Patto Ramalho, Magno A. 1993. Emprego da Selecao Recorrente no Melhoramento de essencias Florestais. *Anais do I Simposio Brasileiro de Pesquisa Florestal*. Belo Horizonte, MG, Brasil: 21-37. 56 pp.
- Pryor, L.D. and R.R. Willing. 1983. Growing and breeding poplars. Canberra Publishing and Printing Co.
- Raymond, C. A. and Apiolaza, L. A. 2004. Incorporating wood quality and deployment traits in *Eucalyptus globulus* and *Eucalyptus nitens*. In: *Plantation Forest Biotechnology for the 21st Century*. Editors: Christian Walter and Mike Carson. ISBN: 81-7736-228-3.: 87-89
- Riemenschneider, R.E.; Stanton, B.J., Vallée, G. and Périnet, P. 2001. Poplar breeding strategies. Ed: Dickmann, D.I., Isebrand, J.G., Eckenwalde, J.E. and Richardson, J. *Poplar culture in North America*. NRC Research Press, National Research Council of Canada. Ottawa, Ontario, Canada: 43-76.
- Turner, P. 2001. Strategic and tactical options for managing the quality and value of eucalypt plantation resource. IUFRO Conference "Developing the Eucalypt of the future". *Actas en CD*: 17 p.
- Van Wyk, G., A.P.G. Schonau and P.P. Schon. 1988. Growth potential and adaptabilty of young eucalypt hybrids in South Africa. *Proceedings "Breeding Tropical Trees"* IUFRO, Pataya, Thailand. P.348-358.
- White, T. L. 1987. A conceptual framework for tree improvement programs. *New Forest* 4:325-342.
- Zobel, B. 1992. Silvicultural effects on wood properties. IPEF International. Piracicaba, S.P. Brazil. 2: 31-38.

