

EFFECTOS DE LA ENDOGAMIA EN LA ESTIMACIÓN DE PARAMETROS GENÉTICOS DE ESPÉCIES DEL GÉNERO *Eucalyptus*

ENDOGAMY EFFECTS IN THE ESTIMATION OF THE GENETIC PARAMETERS IN *Eucalyptus* SPECIES

Raúl Alberto Schenone¹

Fecha recepción: Octubre 2002
Fecha aceptación: Febrero 2003

1 - Ing. Forestal, MSc., Servicios en Mejoramiento Genético. (3300) Posadas, Argentina. TE: 03752-429219; rsch@arnet.com.ar

SUMMARY

The forest species were considered with an outcross mating system for a long time, with a rate of crossed fecundation is to 95%. However, numerous authors, using isoenzymas or carefully planned experiments in populations and species of the gender *Eucalyptus*, obtained moderate to high levels of endogamy. To the predicted genetic parameters, the main effect of the endogamy is the overestimation of the additive genetic variance and heredity. Some authors, have proposed the adoption of more conservatives relationship coefficients (r) or the incorporation of some indicator of the endogamy in the genetic model, in order to correct estimate of genetic parameters in species with endogamy.

Key words: mating system, endogamy, genetic parameters, *Eucalyptus*

RESUMEN

Durante mucho tiempo las especies forestales fueron consideradas con un sistema de cruzamiento abierto (alógamas), con una tasa de fecundación cruzada mayor al 95 %. Sin embargo, en los últimos años, numerosos autores utilizando isoenzimas o experimentos cuidadosamente planeados, encontraron en diversas especies y poblaciones del género *Eucalyptus*, niveles moderados a altos de endogamia. En la estimación de parámetros genéticos, el principal efecto de la endogamia, es la sobreestimación de la varianza genética aditiva lo que produce valores de heredabilidad individual anormalmente altos. Algunos autores han propuesto para corregir parámetros genéticos en especies con endogamia, la adopción de coeficientes de parentesco (r) más conservadores o la incorporación de algún indicador de la endogamia en el modelo genético utilizado.

Palabras clave: sistema de cruzamiento, endogamia, parámetros genéticos, *Eucalyptus*

INTRODUCCIÓN

Los ensayos de progenie de polinización abierta, son utilizados con frecuencia en especies forestales. La utilización de este tipo de testes fue justificada por su facilidad de instalación, bajo costo y grandes ganancias obtenidas (KAGEYAMA, 1980).

Según ELDRIDGE *et al.*, (1993), el principal objetivo de los ensayos de progenies, es estimar los parámetros genéticos de la población como: heredabilidades, interacción genotipo por ambiente, correlaciones genéticas entre diferentes edades y correlaciones genéticas entre diferentes características.

Estos parámetros, son de fundamental importancia, ya que permiten orientar las estrategias de mejoramiento genético que serán adoptadas a futuro y predecir las ganancias que se obtendrán.

Los modelos genéticos utilizados en la mayoría de los casos, incluyen solamente la varianza genética aditiva, y consideran a las progenies de polinización libre como medio hermanas con un coeficiente de parentesco r igual a $1/4$.

Numerosos estudios utilizando isoenzimas o experimentos bien planeados realizados a partir de progenies de polinización libre y controlada, revelaron la existencia de diferentes niveles de endogamia en especies del género *Eucalyptus* lo que sugiere su clasificación dentro de un sistema de cruzamiento intermedio entre alógamas y autógamas.

El presente trabajo, tiene como objetivos estudiar diferentes aspectos del sistema de cruzamiento de especies del género *Eucalyptus* y su implicancia en la estimación de parámetros genéticos. Se discutirán también las medidas de corrección más utilizadas propuestas por algunos autores.

Sistema de cruzamiento en especies del género *Eucalyptus*

Los sistemas de cruzamiento en plantas con

reproducción sexual varían desde autogamia hasta fecundación cruzada obligatoria. Las especies autógamas poseen una tasa de autofecundación de aproximadamente el 95 %. En las especies alógamas, la tasa de autofecundación es menor que 5 %, ocurriendo principalmente fecundación cruzada (BOREM, 1998).

Las especies del género *Eucalyptus*, poseen flores hermafroditas, son polinizadas por animales (pájaros o insectos) y la polinización cruzada es promovida por mecanismos tales como la protándria (ELDRIGE, 1993). Sin embargo, numerosos autores han relatado diversos casos de endogamia moderada a alta en especies del género *Eucalyptus* (BURGESS et al., 1996; GAIOTO et al., 1998; GRIFING & COTTERILL, 1987; HARDNER & POTTS, 1995; HARDNER et al., 1997; HODGE et al., 1996; HOUSE & BELL, 1996; MARTINS-CORDER & LOPEZ, 1997; MARTINS-CORDER et al., 1998; POTTS & JORDAM, 1994; SAMPSON et al., 1995; VAN WYK et al., 1981; VILJOEM et al., 1997).

Los efectos más comunes de la endogamia en especies preferencialmente alógamas son: deficiencias de clorofila que genera plantas albinas, formación de semillas estériles, enanismo y pérdida de vigor generalizada (BOREM, 1998).

Según GAIOTTO, BRAMUCCI & GRATTAPAGLIA, (1997), los programas de mejoramiento de *Eucalyptus*, son conducidos en los primeros estadios a partir de ensayos de progenie de polinización libre. El control parental es realizado solamente sobre las madres, por lo que no se tiene conocimiento sobre los niveles de fecundación cruzada y grado de endogamia. Este conocimiento es de fundamental importancia para la manutención de adecuados niveles de variabilidad genética que aseguren ganancias continuas a través de las generaciones de mejoramiento genético.

En un principio las descripciones de los sistemas de cruzamiento fueron basadas en la morfología de las flores y en ensayos de autoesterilidad (Frixel citado por ROBINSON, 1998)

Una manera útil de estudiar los sistemas de cruzamiento es a través del coeficiente de fecundación cruzada t . El coeficiente de fecundación cruzada representa la frecuencia con que ocurren fecundaciones cruzadas en una población. La estimación de t puede ser realizada mediante marcadores isoenzimáticos.

La diferencia entre la media de las estimaciones de t realizadas con base en genotipos simples, que utilizan la información de un solo locus enzimático (t_i), y la estimación realizada a partir de genotipos compuestos, que utilizan la información de varios locus enzimáticos (t_m), indica la presencia de es-

tructura interna en la población. Esta estructura, se debe a los cruzamientos producidos no al azar dentro de la población, y afectan cada locus de manera diferente. Los cruzamientos no al azar se deben entre otras causas a la formación de estructuras de vecindad genética o falta de sincronización en la floración entre otros. Estos factores aumentan la probabilidad de cruzamientos entre individuos con determinado grado de parentesco (ROBINSON, 1998).

Algunos autores, proponen la utilización de otros tipos de marcadores para estimar valores de t_i y t_m . Así GAIOTTO, BRAMUCCI & GRATTAPAGLIA (1997), utilizaron con éxito marcadores basados en PCR (Polymerase Chain Reacción), AFLP y RAPD. Mediante un procedimiento empírico, los autores determinaron que dieciocho sería el número mínimo marcadores necesarios para la obtención de valores precisos de t_m .

Numerosos autores, estudiando diferentes especies y poblaciones del género *Eucalyptus* determinaron en algunos casos, cuales son los factores que condicionan la ocurrencia de endogamia.

HOUSE y BELL (1996), utilizando izoenzimas, estimaron los valores de t_m para tres poblaciones de *Eucalyptus pellita*. En una de las poblaciones se obtuvo un valor de t_m de 0,73. Las otras dos poblaciones, presentaron valores de t_m de 0,45 y 0,49 respectivamente. Estos valores muy bajos de t_m fueron explicados por los autores por el pequeño tamaño de las poblaciones, las cuales ocurren en fajas de dos a siete kilómetros y la presencia de otras especies intercaladas que podrían limitar el flujo de polen y aumentar la autofecundación. Los autores citan como causas posibles de la disminución de los coeficientes de t_m : i) falta de sincronía en la floración dentro de las poblaciones; ii) limitaciones en el movimiento de polen asociadas por ejemplo a la ausencia de polinizadores; iii) condiciones inusuales de tiempo durante la floración.

En poblaciones de *Eucalyptus globulus*, en el área natural de distribución de la especie, fueron observados altos niveles de endogamia donde la agricultura tubo un efecto intenso dejando poblaciones pequeñas y aisladas expuestas a los efectos de autofecundación (POTS & JORDAM, 1994).

Para *Eucalyptus rameliana*, SAMPSON, HOPPER & JAMES (1995), encontraron diferencias para el coeficiente de cruzamiento t_m desde valores muy bajos hasta valores próximos al cruzamiento completo. Los valores bajos de t_m fueron explicados por la baja floración de algunas de las poblaciones y la posición marginal de las mismas, lo que afecta la acción de los polinizadores aumentando los niveles de endogamia.

HARDNER, VAILLANCOURT & POTTS, (1996), estudiaron el efecto de la densidad de las po-

blaciones sobre la tasa de fecundación cruzada de *Eucalyptus globulus*. Los autores diferenciaron cuatro tipos de densidad variando desde la aparición de árboles aislados hasta bosque cerrado. Las clases fueron caracterizadas por medio de fotografías. En cuatro localidades del área de distribución de la especie, fue cosechada semilla para la instalación de ensayos de progenie. Cada árbol cosechado fue caracterizado según la densidad por medio de la escala desarrollada desde 1 árbol aislado hasta 4 árboles creciendo en bosque cerrado. Por medio de marcadores isoenzimáticos fueron estimados los valores de t_m para progenies de árboles tipo 1 y 4. Los resultados obtenidos se presentan en la Tabla 1.

Tabla 1 – Estimación de coeficientes de fecundación cruzada (t_m) para árboles individuales clasificados por tipos de densidad

Localidad	Tipo de densidad	Nº loci	t_m
Moogara	1 - árbol aislado	6	0,81
	4 - bosque cerrado	7	1,00
Central Flinders Island	1 - árbol aislado	5	0,68
	4 - bosque cerrado	8	0,98
West Cape Barren Island	1 - árbol aislado	7	0,81
	4 - bosque cerrado	6	0,99
King Island	1 - árbol aislado	5	0,48
	3 - bosque abierto	4	0,63

Fuente: HARDNER, VALLANCOURT & POTTS, (1996).

Como puede observarse en la tabla 1, en todos los casos, la tasa de fecundación cruzada para progenies derivadas de árboles aislados fue menor. Poblaciones con poco número de árboles o poblaciones poco densas con árboles aislados serían según los autores más susceptibles a presentar niveles de endogamia altos.

Efectos de la endogamia en especies del género *Eucalyptus*

Los efectos de la endogamia pueden manifestarse en especies forestales desde los primeros estadios del desarrollo de la semilla, primeras etapas en el ciclo de vida, hasta el estado adulto.

KENNINGTON & JAMES (1997), estudiaron el sistema de cruzamiento de 7 poblaciones de *Eucalyptus argutifolia*. La especie es endémica del oeste de Australia y ocurre en poblaciones pequeñas. La polinización es predominantemente entomófila y la floración abundante. Es capaz de producir nódulos y lignotubérculos como mecanismos de propagación vegetativa. En un experimento de polinización controlada fueron medidos el número de óvulos penetrados por tubos polínicos. El número de óvulos penetrados en el tratamiento de autofecundación, no resultó significativamente diferente del de fecundación cruzada, por lo que ningún mecanismo prezigótico actuaría como mecanismo de control de la endogamia. Sin embargo, en el tratamiento de autofecundación fue constatado un 50 % de semilla abortada, por lo que en este caso actuaría un mecanismo postzigótico de eliminación de individuos endogámicos.

En *Eucalyptus spathulata*, SEDGLER & GRANGER (1996), observaron diferencias significativas en la penetración de óvulos para tres tipos de cruzamientos, autopolinización, polinización cruzada y polinización interespecífica con *Eucalyptus platipus*. En este caso el mecanismo preventivo de la endogamia sería prezigótico.

HARDNER & POTTS (1995), estudiando progenies de autofecundación, fecundación cruzada y fecundación libre de *Eucalyptus globulus ssp. globulus*, observaron una depresión por endogamia del 74 % para número de semillas por cápsula en el tratamiento autofecundado. Para la característica sobrevivencia de plantas, los tratamientos fecundación cruzada y libre, tendieron a disminuir sus diferencias y diferenciarse aun más del de autofecundación, a los 43 meses de edad. Para las variables de crecimiento, los autores remarcan que la endogamia, tubo un efecto importante aumentando la variabilidad entre y dentro de las familias. Las progenies de fecundación cruzada presentaron un mayor crecimiento seguidas de las de polinización libre. Las progenies originadas por autofecundación se encontraron en la última posición presentando valores de depresión por endogamia de 26 % para altura, 24 % para diámetro y 48 % para volumen a los 43 meses de edad.

En una experiencia similar, HARDNER & POTTS (1997), observaron para *Eucalyptus*

regans, una diferencia marcada de sobrevivencia a los 15 años de edad entre progenies generadas por autofecundación y fecundación cruzada. Fueron observados dos estadios en los cuales la mortalidad ocasionada por la endogamia fue manifestada de manera clara. El primero, más leve ocurrió entre la etapa de implantación y el primer año de edad. La segunda, de mayor intensidad se produjo después del cuarto año, coincidiendo con el cierre de copas y aumento de competencia entre los árboles. En la Figura 1, se presentan los valores de sobrevivencia total a los 15 años de edad para dos orígenes considerando diferentes tipos de cruzamiento: fecundación cruzada, fecundación libre y autofecundación.

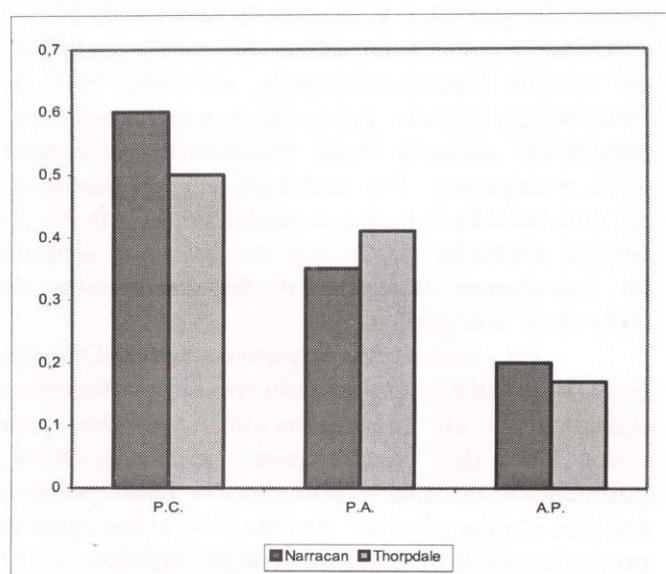


FIGURA 1 – Sobrevivencia a los 15 años para diferentes tipos de cruzamientos: polinización cruzada (P.C.), polinización abierta (P.A.) y autopolinización (A.P.). Fuente: POTTS & JORDAM (1994).

Como puede observarse en la Figura 1, la tendencia de aumento de la mortalidad en las progenies autofecundadas resulta clara. Las progenies de polinización abierta poseen valores intermedios, lo que evidencia la posible existencia de algún nivel de endogamia asociado a causas naturales.

BURGESS et al (1995), estudiaron los coeficientes de cruzamiento de 10 procedencias de la región de Coffs Harbour, New South Wales. En cada población fueron seleccionados 2 árboles con alto y dos con bajo valor de t_m . De cada árbol selecto fue cosechada semilla e instalada en un ensayo de progenie. A los 2,5 años de edad fueron encontrados menores valores de sobrevivencia y crecimiento en las progenies de árboles con bajos valores de t_m .

POTTS & JORDAM (1994), detectaron diferencias en la proporción de anomalías verificadas

durante la germinación, mortalidad y crecimiento en volumen, en una amplia colección de progenies de *Eucalyptus globulus* spp *globulus*. Las progenies fueron cosechadas en 3 situaciones diferentes: i) una zona continua de distribución del *E. globulus* al este de Tasmania ii) una zona degradada en King Island, Flinders Island y Sur de Tasmania y iii) una zona constituida por poblaciones relicto al oeste de Tasmania. En las poblaciones remanentes de King Island se observó la mayor proporción de anomalías en la semilla cosechada, mientras que en la zona de distribución continua de la especie, solo se observó un 0,14 % de anomalías. En la zona constituida por poblaciones relicto al oeste de Tasmania, el porcentaje de anomalías fue menor que en King Island, pero resulto el doble respecto a la zona continua de distribución de la especie. Por otro lado a los 4 años de edad, las progenies provenientes de la zona continua de distribución, fueron más productivas al ser comparadas con las provenientes de áreas degradadas. Estas diferencias, fueron explicadas por lo autores, por la existencia de niveles de endogamia mayores en las poblaciones degradadas y relicto.

Efectos de la endogamia en la estimación de parámetros genéticos

Como puede visualizarse en el ítem anterior, para las especies del género *Eucalyptus*, el grado de endogamia varía de acuerdo a la influencia de factores bastante variados. La existencia de la misma, condiciona los métodos a ser utilizados en la estimación de parámetros genéticos.

Para HODGE & WHITE (1992), la estimación de parámetros genéticos es crucial para la toma de decisiones en varias etapas de los programas de mejoramiento genético.

Según ELDRIDGE, et al. (1993), el principal objetivo de los ensayos de progenies, es estimar los parámetros genéticos de la población como: heredabilidades, interacción genotipo por ambiente, correlaciones genéticas entre diferentes edades y correlaciones genéticas entre diferentes características.

En forma general, durante mucho tiempo, para el cálculo de estos parámetros el modelo genético utilizado considera la ausencia de endogamia. En el caso de utilizar progenies de polinización libre, el modelo genético a testar considera a la varianza genética aditiva como el principal factor que diferencia a las progenies. En el caso de progenies de polinización controlada, se agregan los efectos de dominancia y epistásis.

Uno de los efectos producidos por el aumento de la endogamia, es el aumento de la variancia entre progenies, lo que incrementaría los valores de heredabilidad individual (σ^2) y consecuentemente las ganancias genéticas obtenidas.

Según GRIFFIN & COTTERILL, (1988),

la existencia de endogamia, complica la interpretación genética en los ensayos de progenie de polinización libre.

POTTS & JORDAN, (1994), encontraron valores anormalmente elevados para progenies del área natural de distribución del *Eucalyptus globulus*. En áreas degradadas, donde se encontraron poblaciones pequeñas, se obtuvieron valores altos de heredabilidad, que asociados a una baja performance de las progenies, la presencia de un alto número de anomalías y mortalidad, indican el efecto de un alto nivel de endogamia. Para áreas de distribución continua de la especie, sin efectos evidentes de endogamia, los valores de heredabilidad resultaron mas bajos.

Para HODGE et al (1996), en el área de origen de *Eucalyptus globulus* y *Eucalyptus nitens*, los valores de heredabilidad para volumen, llegaron a 0,53 y 0,37 respectivamente. Cuando las progenies fueron generadas por cruzamientos controlados entre árboles no emparentados, se obtuvo el valor de 0,23 para las dos especies consideradas.

En forma usual, los valores de coeficiente de parentesco utilizados en la estimación de heredabilidades individuales es de $\frac{1}{4}$. Esta consideración es solo válida, para progenies de medio hermanos y ausencia de endogamia. Algunos autores, proponen la utilización de coeficientes de parentesco más conservadores, como una medida correctiva del nivel de endogamia normalmente detectado en ensayos de progenie de polinización libre. En la Tabla 2, se presentan como ejemplo, valores de parentesco (r), utilizados por diferentes autores.

Como se observa en la Tabla 2, los valores de (r) adoptados para las áreas naturales de distribución de las especies, resultaron en general

más conservadores. Esto puede deberse a que los factores que determinan la presencia de endogamia, son muchos en condiciones naturales. En el caso de huertos semilleros clonales, la uniformidad en el espaciamiento y la distribución de rametos de cada clon, se realiza de manera de favorecer el cruzamiento no emparentado.

Otra forma de corrección fue propuesta por BORRALHO & POTTS (1996). Los autores trabajaron con una colección de progenies de *Eucalyptus globulus* muy amplia. La colecta de semilla en condiciones ambientales totalmente diferenciales (áreas continuas de distribución, áreas degradadas, pequeños grupos de árboles y hasta árboles aislados), generaban condiciones diferenciales de endogamia. Fue realizada una clasificación de condiciones en las que se cosechaban los árboles. Las clases variaron de 1 (bosque denso) a 4 (árbol aislado). Estos valores se incorporaron al modelo de análisis, obteniendo una corrección de los valores de varianzas. De esta manera los valores de heredabilidad utilizando esta metodología resultaron un 13 % menores.

Otros autores como HARDNER et al (1996), proponen como medida de corrección, la incorporación del coeficiente de fecundación cruzada (t) de cada árbol en el modelo de análisis.

CONCLUSIONES

Las especies del género *Eucalyptus*, pueden considerarse intermediarias, respecto a su sistema de cruzamiento. Los coeficientes de endogamia pueden variar de manera considerable entre las diferentes especies, poblaciones y árboles dentro de las poblaciones.

Para aumentar la precisión en la estimación de los parámetros genéticos, es necesario obtener el

TABLA 2 – Coeficientes de parentesco (r) utilizados por diferentes autores para la determinación de heredabilidad

Especie	Condición	Coefficiente de parentesco (r)	Fuente
<i>Eucalyptus globulus</i>	Área natural	0,40	POTTS & JORDAN (1994)
<i>Eucalyptus globulus</i>	Área natural	0,50	HODGE et al (1996)
<i>Eucalyptus globulus</i>	Área natural	0,50	LOPEZ et al (1997)
<i>Eucalyptus regans</i>	Área natural	0,40	GRIFIN & COTTERILL (1987)
<i>Eucalyptus nitens</i>	Área natural	0,50	HODGE et al (1996)
<i>Eucalyptus nitens</i>	Área natural	0,50	GEA et al (1996)
<i>Eucalyptus saligna</i>	Área natural	0,30	VILJOEN et al (1997)
<i>Eucalyptus grandis</i>	Huerto semillero clonal	0,30	VERRYN et al (1997)
<i>Eucalyptus urophylla</i>	Huerto semillero clonal	0,33	GAIOTTO et al (1997)
<i>Eucalyptus urophylla</i>	Huerto semillero clonal	0,25	FREITAS et al (1997)

mayor número posible de informaciones de las poblaciones estudiadas. De esta manera será posible, realizar la elección de coeficientes de parentesco (r) más apropiados a cada caso.

Se deberá considerar, sin embargo, que en el caso de poblaciones amplias, formadas por un número muy alto de progenies provenientes de áreas contrastantes, puede ser necesaria la utilización de modelos de análisis que consideren algún parámetro directamente asociado a la existencia de endogamia.

BIBLIOGRAFÍA

- BOREM, A. Melhoramento de plantas. 2.ed. Viçosa: UFV, 1998. 453p.
- ELDRIDGE, K. *et al.* Eucalypt domestication and breeding. Oxford: Clarendon, 1993. 288p.
- BORRALHO, N.M.G., POTTS, B.M. Accounting for native stand characteristics in genetics evaluations of open-pollinated progeny from an *Eucalyptus globulus* base population. New Forest, n. 11, p.53-64, 1996.
- BURGESS, I. P. *et al.* The effect of outcrossing on the growth of selected families of *Eucalyptus grandis*. Silvae Genética (Frankfurt), n.45, v.2-3. p.207-212, 1996.
- GAIOTTO, F.A., BRAMUCCI, M., GRATTAPAGLIA, D. Estimation of outcrossing rate in a breeding population of *Eucalyptus urophylla* with dominant RAPD and AFLP markers. Theoretical and Applied Genetics. v. 95, n.1, p. 842-849, 1997.
- FREITAS, M. L. M. *et al.* Variação genética em progênies de *Eucalyptus urophylla* S.T. Blake na região de Selvíria - MS. In: CONFERÊNCIA IUFRO SOBRE SILVICULTURA E MELHORAMENTO DE EUCALIPTOS, 1, 1997, Salvador. Anais ... Salvador: EMBRAPA, 1997 p.403-407.
- GEA, L. D. Variance component differences for first and second generation *Eucalyptus nitens* progenies. In: CONFERÊNCIA IUFRO SOBRE SILVICULTURA E MELHORAMENTO DE EUCALIPTOS, 1, 1997, Salvador. Anais... Salvador: EMBRAPA, 1997. p.408-415.
- GRIFFIN, A. R.; COTTERILL, P. P. Genetics variation growth of outcrossed, selfed and open-pollinated progenies of *Eucalyptus regans* and some implications for breeding strategy. Silvae Genética (Frankfurt), v.37, n.3-4, p.124-130, 1988.
- HARDNER, C. M., POTTS B. M. Inbreeding depression and changes in variation after selfing in *Eucalyptus globulus* spp. *globulus*. Silvae Genética, Frankfurt, 44,1 p. 46-54, 1995.
- HARDNER, C. M.; VAILLACOURT, R. E.; POTTS, B. M. Stand outcrossing and growth of open-pollinated families of *Eucalyptus globulus*. Silvae Genética (Frankfurt), v. 45, n. 4, p.226-228, 1997.
- HARDNER, C. M. & POTTS, B. M. Postdispersal selection following mixed mating in *Eucalyptus regans*. Evolution 51 (1). The Society for the study of evolution. P. 103-111, 1997.
- HODGE, G. R., VOLKER, P. W., POTTS, B. M. A comparison of genetics information from open-pollinated and control-pollinated progeny test in two eucalypts species. Theoretical and Applied Genetics. n. 92 p. 43-63, 1996.
- HODGE, G. R., WHITE, T. L. Handbook of quantitative forest genetics. Netherlands: Kluswer Academic Publishers, 1992. cap. 5, p.140-188.
- HOUSE, A. P. N., BELL, J. C. Genetics diversity, mating system and systematic relationships in two red mahoganies, *Eucalyptus pellita* and *E. scias*. Aust. J. Bot. n. 44, p. 157-174, 1996.
- KAGEYAMA, P.Y. Variação genética em progênies de uma população de *Eucalyptus grandis* (Hill) Maiden. Piracicaba,1980. 125p. Tese (Doutorado em Ciências Florestais) - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo.
- KENINGTON & JAMES, H.J. The effect of small population size on the mating system of rare clonal malle, *Eucalyptus argutifolia*. hereditary n 78. Ed. The genetical society of Great Britain. P. 252-260, 1997.
- LOPEZ, G. ; TRAVERSO, J. R.; ESPARRACH, C.; GALETTI, M. Análisis preliminar de 250 progenies de *E. globulus* ssp *globulus* en dos localidades de la provincia de Buenos Aires, Argentina. In: CONFERÊNCIA IUFRO SOBRE SILVICULTURA E MELHORAMENTO DE EUCALIPTOS,1, 1997, Salvador. Anais ... Salvador: EMBRAPA, 1997. p.77-82.
- MARTINS-CORDER, M. P., LOPES, C. R. Isozyme characterization of *Eucalyptus urophylla* (S.T. Blake) and *Eucalyptus grandis* (Hill ex Maiden) populations in Brazil. Silvae Genética (Frankfurt),v. 46, n. 4, p.192-197, 1997.
- MARTINS-CORDER, M. P.; MORI, E. S.; CARVALHO, M. T. V.; DERBYSHIRE, E. Genetic diversity of three size classes of seeds of *Eucalyptus globulus* ssp. *globulus*. Silvae Genética (Frankfurt), v. 47, n.1, p.6-14, 1998.
- POTTS, B. M., JORDAM, G. J. The spatial pattern and scale of variation in *Eucalyptus*

- globulus* spp. *globulus* : variation in seedling abnormalities and early growth. Aust. J. Bot. v. 42, p.471 - 492. 1994.
- ROBINSON, L.P. Electroforese de isoenzimas e proteínas afins. Viçosa: Universidade Federal de Viçosa, ed: Acelino Couto Alfenas, 1998. cap.7, p.329-380.
- SAMPSON, J. F., HOPPER, S. D., JAMES, S. H. The mating system and genetic diversity of the Australian arid zone mall, *Eucalyptus rameliana*. Can. J. For, n. 43, p.461-474. 1995.
- SEDGLEY, M. & GRANGER, L. Embryology of *Eucalyptus spathulata* and *Eucalyptus platypus* following selfing, crossing an reciprocal interespecific pollination. Can. J. For. n 46 p. 661-671, 1996.
- SIDNEY, H. J., KENNINGTON, W. J. Selection against homozigotes and resource allocation in the mating system of *Eucalyptus camaldulensis* Dehnh. Can. J. For, n. 41, p.381-391. 1993.
- Van WYK, W.J. Inbreeding effects in *Eucalyptus grandis* in relation to degree of relatedness. South African Forestry Journal, n.116. p.568-571. mar., 1981.
- VILJOEN, T. A. CASE, W.M.; VERRY, S.D.; FIELD, C. Test for genotype by environment interaction in *Eucalyptus saligna* on 7 sites in South Africa. In: CONFERÊNCIA IUFRO SOBRE SILVICULTURA E MELHORAMENTO DE EUCALIPTOS, 1, 1997, Salvador. Anais ... Salvador: EMBRAPA, 1997. p.361-367.