

Los programas de mejoramiento de árboles para la salud de los bosques: ¿pueden seguir el mismo ritmo de los cambios climáticos?

A. Yanchuk y G. Allard

¿Pueden los programas de mejoramiento de árboles dar origen a fenómenos de resistencia «genérica» con los que se compensarían los problemas planteados por las nuevas plagas y enfermedades potenciales que podrían surgir más rápidamente con el cambio climático?

En tanto que los genetistas forestales estudian las adaptaciones fisiológicas de las poblaciones arbóreas en diferentes escenarios de cambio climático, también deben tomar en consideración los probables efectos de las nuevas introducciones de plagas de insectos y de enfermedades, además del aumento de las alteraciones naturales de las plagas autóctonas. ¿Qué enseñanzas se pueden extraer de las inversiones realizadas en el pasado en la investigación sobre la resistencia a las enfermedades y a las plagas y en el mejoramiento genético, particularmente con los desafíos planteados por los escenarios del cambio de clima? ¿Se puede desarrollar una mayor resistencia genérica y general para compensar los problemas potenciales de las nuevas plagas y enfermedades que surgirán en menos de diez años?

Los principales programas de mejoramiento comercial elaborados a nivel mundial se han centrado esencialmente en las mejoras de productividad en las primeras

generaciones de material genético, pero algunas veces han incluido un elemento de resistencia a plagas de insectos y a enfermedades. Muchos individuos resistentes a plagas y enfermedades, y aun genes de resistencia específica, se han hallado en las especies arbóreas forestales y actualmente algunos son utilizados en el mejoramiento genético.

El presente artículo resume los resultados de una reciente investigación mundial acerca de la resistencia a los insectos y a las enfermedades que indica que, a pesar de que algunos programas de resistencia bien orientados han tenido efectos importantes en el mejoramiento de la salud de los bosques plantados, los mayores beneficios han sido para un pequeño número de especies de interés comercial particular cuyo desarrollo ha requerido decenas de años. El artículo indica que los métodos utilizados en el pasado pueden ser ineficaces ante los rápidos cambios climáticos, y también identifica cinco desafíos futuros que podrían

*Como se estima que el calentamiento del clima aumenta los casos de banda roja (mostrada en el pino torcido, *Pinus contorta*), valdría la pena buscar los mecanismos de resistencia que pueden reducir la infección provocada por varias especies de hongos*



Alvin Yanchuk trabaja en la Subdirección de Investigaciones del Servicio Forestal de Columbia Británica, Victoria, Columbia Británica (Canadá).

Gillian Allard es Oficial de Protección Forestal de la División de Ordenación Forestal, Departamento Forestal, FAO, Roma.

A. YANCHUK

Lista parcial de los principales programas mundiales de mejoramiento genético que prevén la preparación y plantación de árboles forestales resistentes a las plagas de insectos y a las enfermedades

Especies arbóreas	Ataques de plagas de insectos o de enfermedades	Tipo	País
<i>Pinus monticola</i>	<i>Cronartium ribicola</i>	Hongo	Estados Unidos de América
<i>Pinus taeda</i>	Enfermedad de roya fusiforme (<i>Cronartium quercuum</i>)	Hongo	Estados Unidos de América
<i>Populus</i> spp.	<i>Melampsora</i> spp.; <i>Venturia populina</i> ; <i>Septoria populiicola</i>	Enfermedad, insectos	Estados Unidos de América
		Insectos	China
<i>Salix</i> spp.	Roya de hoja	Enfermedad, insectos	Europa
		Enfermedad, insectos	Suecia
<i>Pinus radiata</i>	Banda roja (<i>Mycosphaerella pini</i>)	Enfermedad	Estados Unidos de América
<i>Picea sitchensis</i>	Árido del abeto (<i>Elatobium abietinum</i>)	Hongo	Nueva Zelanda
<i>Picea glauca</i> y <i>P. sitchensis</i>	Gorgojo pequeño del pino (<i>Pissodes strobi</i>)	Insectos	Dinamarca
		Insectos	Canadá

comprometer el potencial de los programas de mejoramiento forestal para optimizar la sanidad forestal en climas cambiantes.

INFLUENCIA DEL CAMBIO CLIMÁTICO EN LOS PROBLEMAS DE PLAGAS Y DE ENFERMEDADES

Se prevé que el cambio climático exigirá u originará movimientos en gran escala de especies y de poblaciones dentro de especies hacia zonas climáticas donde en la actualidad tales especies o poblaciones podrían no existir. Serán necesarias nuevas y sólidas estrategias de ordenación forestal para compensar los desfases de adaptación de las especies y sus poblaciones y mantener la productividad y la salud de los bosques. El vigor y la productividad de los árboles serán la primera línea de defensa contra las plagas de insectos y las enfermedades.

Además, se prevé que las variedades de plagas de insectos se expandirán en diferentes escenarios de establecimiento de modelos del cambio climático (por ejemplo, la mariposa monja, *Lymantria monacha*; la lagarta de la encina, *Lymantria dispar*) (Vanhanen *et al.*, 2007). Las enfermedades y las plagas de insectos siguen siendo introducidas e invaden y amenazan regiones fuera de sus ámbitos de distribución natural (Lovett *et al.*, 2006). Se estima que el recalentamiento del clima es una causa importante de los brotes epidémicos de enfermedades y plagas nativas que están causando problemas relativamente nue-

vos y catastróficos; los ejemplos recientes comprenden, en particular, la banda roja (Woods, Coates y Hamann, 2005) y el escarabajo del pino de montaña (Aukema *et al.*, 2008) en Canadá occidental.

RESULTADOS HASTA HOY DE LOS PROGRAMAS DE MEJORAMIENTO DE LA RESISTENCIA

Un estudio de la literatura especializada para evaluar la eficacia de la investigación de genética forestal para la resistencia a las enfermedades y a las plagas de insectos, llevada a cabo por la FAO con la colaboración del Servicio Forestal de Columbia Británica (Canadá), clasificó las actividades de los programas de mejoramiento genético según cuatro niveles de desarrollo:

- Nivel 1 – grandes programas de mejoramiento genético que han originado

la plantación operativa de material resistente (los huertos semilleros u otros tipos de propágulos);

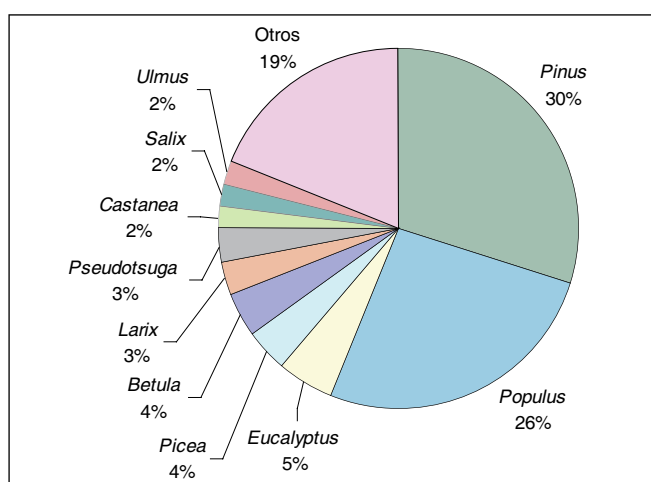
- Nivel 2 – grandes programas de investigación o de mejoramiento genético que no han originado aún plantaciones operativas;
- Nivel 3 – grandes programas de investigación o de mejoramiento genético que han identificado variación genética en la resistencia en los ensayos de genética/proveniencia;
- Nivel 4 – estudios que han identificado variación genética en la resistencia durante ensayos pequeños de plantones de semillas de investigación o pruebas clónicas.

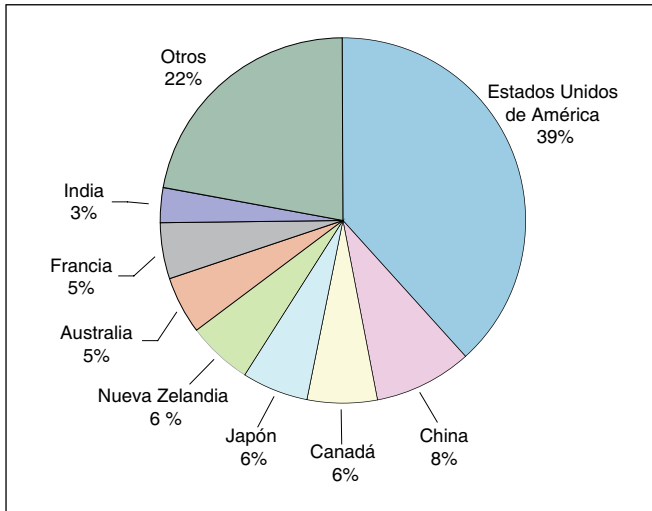
Si bien los métodos técnicos que pueden aplicarse están un tanto predeterminados por estos niveles, también se identificaron tres técnicas para clasificar aún más las iniciativas:

- métodos tradicionales de mejoramiento de plantas;
- métodos de biología molecular;
- ingeniería genética.

En este análisis se registró un total de 260 actividades relativas al mejoramiento de los árboles forestales para la resistencia a las plagas y a las enfermedades (FAO, 2008). La lista no tenía como finalidad considerar todas las publicaciones sobre la resistencia de una especie particular, como algunos programas de resistencia (por ejemplo, el de la resistencia fusiforme en el *Pinus taeda*) de los que han informado cientos de trabajos científicos. La intención fue más bien presentar una muestra de textos relativos a cada esfera del programa. El cuadro resume algunos de los programas que han tenido las mayores repercusiones hasta hoy.

1
Programas de mejoramiento genético para la resistencia a las enfermedades y a las plagas de insectos, por género forestal





2
Programas de mejoramiento genético para la resistencia a enfermedades y plagas de insectos, por país

Resumen del estudio

Por especies arbóreas forestales. Se presentaron treinta y seis géneros. Los géneros más comúnmente investigados fueron los pinos (*Pinus* spp.) y los álamos (*Populus* spp.), representando ambos más de la mitad de las actividades registradas (Figura 1).

Las especies más estudiadas incluyeron *Pinus radiata* (16 registros), *P. taeda* (9 registros) y *P. monticola* y *P. ponderosa* var. *Ponderosa* (6 registros cada una). Otras especies con por lo menos cuatro actividades fueron *Picea abies*, *Pinus contorta*, *Betula pendula*, *Cryptomeria japonica*, *Eucalyptus globulus*, *Hevea brasiliensis*, *Pinus lambertiana* y *Populus deltoides*.

Por tipo y especie de plaga. Aproximadamente 54 por ciento de las actividades citadas en el estudio investigaron la resistencia de los árboles a la especie de enfermedad, 36 por ciento tomaron como objetivo las plagas de insectos forestales y 6 por ciento investigaron ambos tipos de plagas. La resistencia a los mamíferos fue el objetivo de sólo seis actividades (aproximadamente el 2 por ciento) y una actividad se ocupó de la resistencia a los nematodos.

Las especies de plagas de insectos más comúnmente tomadas como objetivo incluyeron *Chrysomela scripta* (cinco actividades) y *Pissodes strobi* y *Thecodiplosis japonensis* (cuatro actividades cada una). Las enfermedades más comúnmente tomadas como objetivo incluyeron *Cronartium ribicola* (18 actividades) y *Cronartium quercuum* (siete actividades). Cuatro actividades se ocuparon cada una de *Diplodia pinea*, *Heterobasidion annosum*, *Melampsora larici-populina* y *Ophiostoma ulmi*.

Por país. La mayoría de las actividades de investigación se publican en los países desarrollados, encabezados por los Estados Unidos de América con casi 39 por ciento de todas las actividades (Figura 2), si bien algunos países emergentes en desarrollo como China (cerca del 8 por ciento), India (3 por ciento) y Brasil (1 por ciento) son activos o por lo menos han publicado y divulgado algunos resultados.

Por método. Cerca del 68 por ciento de la investigación se centró en los métodos para el mejoramiento genético de las plantas tradicionales. La ingeniería genética fue el objetivo prioritario de casi 15 por ciento de las actividades y la biología molecular casi el 13 por ciento. Aproximadamente 5 por ciento utilizó una combinación de los tres métodos.

Por nivel del programa de mejoramiento genético. Aproximadamente el 63 por ciento de todas las actividades de investigación corresponde al Nivel 4, 22 por ciento al Nivel 3 y sólo 6 por ciento al Nivel 2. Sólo 9 por ciento de las actividades registradas corresponden al Nivel 1, es decir, la etapa de la plantación operacional de material resistente; además, muchas de estas actividades, si bien llevadas a cabo por diferentes organizaciones, representan los trabajos realizados sobre las mismas especies arbóreas y son relativos a los mismos problemas causados por las plagas de insectos o las enfermedades.

Efectos de los trabajos sobre la resistencia en los bosques plantados

En general, el estudio indica claramente que, a pesar de la gran cantidad de investigación publicada a lo largo de más de 50 años, de cientos de iniciativas o programas de investigación realizados a nivel mundial, relativamente pocos son los programas que han desarrollado material resistente para la plantación operacional. Las repercusiones prácticas de los programas de mejoramiento genético para la resistencia han sido documentadas sólo para cuatro o cinco problemas de plagas y de enfermedades principales de interés comercial.

Un programa relativamente exitoso de resistencia a la enfermedad toma como objetivo la roya de vesícula del pino blanco (*Cronartium ribicola*) en América del Norte; una compleja reacción de la corteza mata los tejidos alrededor de la infección en *Pinus strobus*, un árbol con tolerancia a la enfermedad





Cedro colorado del oeste (Thuja plicata) en bolsas de aislamiento

Respecto a la resistencia a las enfermedades, los dos programas que han tenido más éxito parecen ser el relativo al mejoramiento de la resistencia a la roya fusiforme en *Pinus taeda* y *Pinus elliottii* en el sur de los Estados Unidos de América y los programas de resistencia a la roya vesicular del pino blanco en la región del Imperio Interior del sur de California y el noroeste de América del Norte. La resistencia de *Pinus lambertiana* a la roya vesicular, en California y el sur de Oregón (Estados Unidos de América), es también notable. La documentación más abundante corresponde a la resistencia fusiforme; el valor promedio de plantaciones establecidas con *P. taeda* resistentes a la enfermedad se incrementó de 6 a 40 por ciento respecto a las plantaciones establecidas con existencias susceptibles, mientras que las mejoras para *P. elliottii* variaron de 40 a 90 por ciento (Brawner *et al.*, 1999).

Los avances obtenidos en los programas de primera generación respecto a líneas de genes resistentes no principales en *Pinus strobus* oscilan de 3 a 70 por ciento de supervivencia (con un raro ejemplo de gen de elevada resistencia en *Pinus lambertiana* y *P. monticola* que produjo 100 por ciento de supervivencia en la situación más simple [Kinloch *et al.*, 1999]). Estas cifras pueden estar subestimadas dado que la tasa de supervivencia del material de reciente plantación puede ser más alta; no obstante, los resultados indican claramente que los avances genéticos son posibles e importantes.

Varios programas (por ejemplo, sobre la resistencia del castaño al chancro) parecen estar a punto de tener nuevos materiales listos para utilizar; sin embargo, se necesitará mucho tiempo antes de que su efecto económico o

ambiental pueda evaluarse. Se ha desarrollado material genético resistente a banda roja en *Pinus radiata*, pero el problema ha sido en gran medida tratado mediante prácticas silviculturales (Mead, 2005).

En comparación con la resistencia a las enfermedades, los programas de resistencia a las plagas se hallan sin duda menos desarrollados y han originado menos material utilizable en los programas de reforestación en gran escala, aunque existen importantes trabajos realizados en esta esfera (como se muestra en el cuadro). El estudio reveló que sólo dos programas que utilizaban métodos tradicionales de mejoramiento genético en plantas podrían clasificarse como Nivel 1, uno para la resistencia al pulgón del abeto (*Elatobium abietinum*) (Harding, Rouland y Wellendorf, 2003) en Europa y el otro para la resistencia al gorgojo del pino (*Pissodes strobi*) en Columbia Británica (Canadá) (King *et al.*, 1997). Está aumentando el trabajo sobre material transgénico para

la resistencia a los insectos taladro y los insectos filófagos; la plantación operacional de este material se halla en los primeros estadios, pero se informa que ha sido realizada en álamos en China (Ewald, Hu y Yang, 2006). Está aumentando la labor sobre la resistencia del *Eucalyptus* a un cierto número de insectos-hoja, pero según el conocimiento de los autores, la resistencia no ha sido incorporada en materiales que se plantan con fines comerciales.

Se han invertido considerables recursos y tiempo para obtener genotipos resistentes, adquirir experiencia en su utilización y lograr efectos en la mejora de la salud de la plantación. La iniciación de un programa de mejoras para una especie arbórea, aun para unas pocas características, necesita ciertamente más años que para una especie cultivada. Con un largo proceso que comprende la selección de germoplasma para el ensayo sobre el terreno, la creación de material para ensayo, el establecimiento del ensayo y las medidas pertinentes a las edades apropiadas, la selección del mejor material y el establecimiento en semillas o huerto de setos, no debe sorprender que los programas exitosos hayan tomado una, dos o más décadas para identificar y desarrollar resistencias genéticas útiles en la práctica silvicultural.

DESAFÍOS PARA OBTENER RESULTADOS EFICACES EN CLIMAS QUE CAMBIAN

Dificultad de hallar mecanismos específicos que expliquen la resistencia de las plantas o árboles

Si bien muchas características de la resistencia a la enfermedad y a las plagas de insectos pueden señalarse con relativa

Las larvas del gorgojo del pino blanco (*Pissodes strobi*) que migran hacia el brote apical para rodear y matar la copa del árbol; un programa de mejora genética contra esta plaga presente en el oeste de Canadá es uno de los pocos programas elaborados para la resistencia a los insectos que ha alcanzado la etapa de la plantación operacional





Unos pocos árboles sobrevivientes de pino torcido resistentes al barrenillo de los pinos, en una familia joven (20 años); los altos niveles de ataque en las operaciones de investigación sobre el terreno a largo plazo representan una importante primera «pantalla genética» para la resistencia a los insectos devoradores de la corteza

facilidad mediante la observación de la presencia o ausencia de la plaga o enfermedad en un árbol individual, se requieren evaluaciones fenotípicas detalladas de la reacción del huésped o el comportamiento de la plaga (por ejemplo, posarse en un árbol y después dejarlo) para comprender mejor cuáles son los mecanismos generales de resistencia que se hallan en actividad.

Décadas de investigación sobre los insectos fitófagos en *Betula pubescens* (por ejemplo, Haukioja, 2003) han descubierto una amplia gama de variaciones en el abedul que pueden conferir resistencia. Por ejemplo, hay un gran espectro de compuestos de las hojas que cambia durante la estación de crecimiento; el nivel de resistencia varía según las especies fitófagas; y se hallaron cambios simples en nutrientes, contenido de agua y resistencia de las hojas que son tan importantes como cualquiera de los más complejos perfiles químicos o anatómicos detallados en los genotipos del abedul (Ripii *et al.*, 2005). Para identificar mecanismos de resistencia que pueden conferir algunas resistencias generales a clases de plagas de insectos y de enfermedades e incorporar este conocimiento a los programas que potencialmente pueden distribuir germoplasma resistente será difícil pero sumamente valioso. El desarrollo de la resistencia general se

vuelve más crítico si no es posible prever qué especies de plagas de insectos o agentes patógenos futuros se encontrarán con el cambio climático.

Transferencia de la investigación sobre los árboles silvestres a los árboles genealógicos en los programas de mejoramiento genético

Los estudios llevados a cabo en ambientes naturales no necesariamente ayudarán a los programas de mejora genética a desarrollar más germoplasma resistente. Gran parte de la investigación sobre la interacción entre las plagas de insectos o las enfermedades y los árboles hospedantes en el ambiente silvestre es importante para el propósito de establecer un modelo (por ejemplo, sobre las tasas de propagación y repercusiones en los bosques silvestres) y es de interés evolutivo, pero puede ser imposible transferir los resultados a especies o poblaciones que han sido trasladadas artificialmente en el marco de las estrategias de adaptación al cambio climático (Millar, Stephenson y Stephens, 2007). El trabajo con materiales genealógicos de los programas de mejora genética, si están disponibles y son adecuadamente expuestos a diversas plagas o enfermedades, también pueden proporcionar la información básica necesaria para los modelos de impacto en el paisaje o en el rodal.

Recursos en disminución para el mejoramiento genético tradicional en los árboles forestales

A pesar del notable progreso realizado hasta hoy mediante algunos programas, es probable que en el futuro haya menos recursos disponibles para el estudio de las interacciones específicas del huésped-plaga en los programas clásicos de mejora de árboles. A nivel mundial, la capacitación tradicional en genética cuantitativa –un conjunto de habilidades necesarias para la mejora de árboles forestales– ha estado disminuyendo (Eisen, 2008; Knight, 2003; Morris, Edmeades y Pehu, 2006). Además, muchos de los mayores y más exitosos programas de mejora genética forestal, en la actualidad, tropiezan con dificultades debidas a los profundos cambios financieros y estructurales en la industria forestal (Byram, Miller y Raley, 2006). Los recursos disponibles para la investigación necesitarán destinarse mayormente al ensayo, desarrollo y utilización de caracteres de

resistencia que pueden ayudar a bloquear los factores de amenaza desconocidos, tanto actuales como futuros. La resistencia cruzada, es decir, la resistencia contra muchas clases de plagas o enfermedades (por ejemplo, Andrew *et al.*, 2007), si puede identificarse y verificarse adecuadamente, podrá tener una importante utilidad en el futuro.

Adaptando las inversiones en la investigación de biología molecular y genómica

Las enormes inversiones en la biología molecular en muchos países, si bien de gran importancia para la investigación científica, deben alinearse mejor con los programas aplicados. El estudio señaló que aproximadamente 13 por ciento de las iniciativas utilizaron métodos de biología molecular. La información genómica evoluciona a paso rápido y es probable que muchos productos o instrumentos sean de sumo interés para los genetistas. Puede llegar a ser posible estrechar los elementos clave operativos (por ejemplo, familias de genes) en la resistencia tales como compuestos de la biosíntesis de la resina terpenoide y la producción, los alcaloides, la producción de resina tras un trauma recibido por el árbol, la formación

Ensayo de procedencia del pino torcido a 30 años de edad; los ensayos sobre el terreno como éstos han sido importantes para estudiar las repercusiones del cambio climático sobre la variación genética de adaptación del crecimiento potencial y la resistencia a las enfermedades y a las plagas entre las poblaciones de árboles forestales





Cortes de *Populus trichocarpa* levantados en un vivero para plantaciones de investigación en experimentos sobre el terreno; los álamos son ampliamente utilizados en genómica y transgénesis, pero los estudios de campo básicos a largo plazo son aún necesarios para investigar los niveles naturales de resistencia y adaptación al cambio climático

de conductos de resina o barreras físicas como el espesor de la corteza y las células endurecidas. Sin embargo, el mayor desafío será crear los vínculos apropiados entre los marcadores, las medidas de expresión de genes y las expresiones fenotípicas de la característica en las grandes poblaciones de árboles forestales genealógicos, y luego determinar de qué manera las reacciones o las características de los árboles afectan a las reacciones de la plaga o del agente patógeno.

La función de los árboles transgénicos

La tecnología transgénica puede abordar temporalmente algunos problemas específicos de las plagas, pero aún debe ser considerada sólo un instrumento dentro de los programas de mejora genética bien elaborados. Dado que los árboles se plantan en los paisajes, ahora por las complejidades suplementarias que impondrá el cambio climático, se necesitará un adecuado ensayo sobre el terreno en el espacio y en el tiempo para garantizar que la expresión genética sea estable en diferentes genotipos. Sin embargo, para especies de rotación breve como el álamo, puede ser posible ordenar árboles transgénicos utilizando métodos similares a los que se usan actualmente en los cultivos agrícolas.

RESUMEN Y CONCLUSIONES

Los resultados del estudio destacan tres temas. Primero, dado que el «tiempo de reacción» para el desarrollo de opciones genéticas para resistencia a plagas de insectos y enfermedades se ha dado generalmente en el orden de décadas, ¿será este método útil en un mundo con rápidos cambios climáticos? En la opinión de los

autores, probablemente no. Por lo tanto puede ser necesario elaborar estrategias que puedan proporcionar algunas resistencias «preventivas» o generales.

Segundo, dado que puede haber poco o ningún tiempo para saber qué plagas o enfermedades ocasionarán amenazas en el futuro, ¿existen mejores formas o clases «genéricas» de resistencia que pudieran desarrollarse por anticipado contra las diversas clases de insectos o enfermedades? Sería sumamente deseable, si fuese posible, identificar los mecanismos de resistencia que puedan ser más asequibles económicamente y permitan un cambio de acción y un tiempo de desarrollo más breve que en el presente.

Tercero, ¿podrán los mecanismos de resistencia utilizados en la actualidad garantizar alguna protección contra las plagas y enfermedades nuevas o contra las plagas y enfermedades relacionadas con éstas?

Aunque no debería esperarse que un tipo más general de resistencia cruzada sea una característica típica de la mayoría de los mecanismos de resistencia (Panda y Khush, 1995; Riipi *et al.*, 2005), puede ahora ser importante procurar entender el grado de variación presente en las estirpes de genitores arbóreos selectos creando una producción de semillas y poblaciones de material genético. El efecto de la reducción del número de genotipos con los que los investigadores debieran y pueden efectivamente trabajar debe verse moderado por la dificultad de dar cabida a más características (Verry, 2008), en particular si están presentes correlaciones genéticas negativas entre las características de interés. Además, la resistencia no siempre acarrea un coste fisiológico (por ejemplo,

King *et al.*, 1997), por lo tanto sería deseable buscar los mecanismos de resistencia que se correlacionan positivamente con el crecimiento.

Resumiendo, después de cinco décadas de investigación sobre resistencia a las plagas de insectos y a las enfermedades, la mejora genética para la resistencia ha tenido un significativo impacto a nivel local; sin embargo, los éxitos son en gran medida para unos pocos programas principales de orden comercial que han contado con recursos y estructuras significativas que permitieron obtener beneficios.

En el futuro, los organismos de financiación y los investigadores pueden necesitar centrarse en los recursos y en las capacidades de investigación en disminución sobre especies para las cuales son limitadas las opciones silviculturales para mitigar las pérdidas causadas por las plagas de insectos y las enfermedades. La investigación debería concentrarse en los genotipos que ya están en los programas de mejora de árboles forestales o que pudiesen formar la base de un programa.

Se necesitará un mejor alineamiento de los programas de investigación en materia de genética forestal y de salud forestal si los programas tradicionales de mejora forestal van a capitalizar inversiones anteriores sobre resistencia a las plagas de insectos y a las enfermedades y han de contribuir a mitigar los impactos negativos proyectados del cambio climático sobre la productividad y la salud de los bosques. Es probable que esto se vuelva imperativo con las previsiones de riesgos en aumento provocados en el futuro por las plagas y las enfermedades. ♦



Bibliografía

- Andrew, R., Wallis, I., Harwood, C., Henson, M. y Foley, W. 2007. Heritable variation in the foliar secondary metabolite sideroxylonal in *Eucalyptus* confers cross-resistance to herbivores. *Oecologia*, 153(4): 891–901.
- Aukema, B.H., Carroll, A.L., Zheng, Y., Zhu, J., Raffa, K.F., Moore, D., Stahl, K. y Taylor, S.W. 2008. Movement and outbreak populations of mountain pine beetle: influences of spatiotemporal patterns and climate. *Ecography*, 31: 348–358.

- Brawner, J.T., Carter, D.R., Huber, D.A. y White, T.L.** 1999. Projected gains in rotation-age volume and value from fusiform rust resistant slash and loblolly pines. *Canadian Journal of Forest Research*, 29: 737–742.
- Byram, T.D., Miller, L.G. y Raley, E.M.** 2006. *Fifty-fourth progress report of the cooperative forest tree improvement program*. College Station, Texas, EE.UU. Texas Forest Service, Texas A&M University.
- Eisen, E.J.** 2008. Can we rescue an endangered species? *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 125: 1–2.
- Ewald, D., Hu, J. y Yang, M.** 2006. Transgenic forest trees in China. En M. Fladung y D. Ewald, eds. *Tree transgenics: recent developments*, pp. 25–45. Berlín y Heidelberg, Alemania, Springer-Verlag.
- FAO.** 2008. *Selection and breeding for insect and disease resistance*. Documento en Internet. Disponible en: www.fao.org/forestry/26445
- Harding, S., Rouland, H. y Wellendorf, H.** 2003. Consistency of resistance by the spruce green aphid in different ontogenetic stages of Sitka spruce. *Agricultural and Forest Entomology*, 5(2): 107.
- Haukioja, E.** 2003. Putting the insect into the birch–insect interaction. *Oecologia*, 136: 161–168.
- King, J.N., Yanchuk, A.D., Kiss, G.K. y Alfaro, R.I.** 1997. Genetic and phenotypic relationships between weevil (*Pissodes strobi*) resistance and height growth in spruce populations of British Columbia. *Canadian Journal of Forest Research*, 27: 732–739.
- Kinloch, B.B., Snieszko, R.A., Barnes, G.D. y Greathouse, T.E.** 1999. A major gene for resistance to white pine blister rust in western white pine from the western Cascade Range. *Phytopathology*, 89: 861–867.
- Knight, J.** 2003. Crop improvement: a dying breed. *Nature*, 421: 568–570.
- Lovett, G.M., Canham, C.D., Arthur, M.A., Weathers, K.C. y Fitzhugh, R.D.** 2006. Forest ecosystem responses to exotic pests and pathogens in eastern North America. *Bioscience*, 56: 395–405.
- Mead, D.J.** 2005. Opportunities for improving plantation productivity – how much? how quickly? how realistic? *Biomass and Bioenergy*, 28: 249–266.
- Millar, C.I., Stephenson, N.L. y Stephens, S.L.** 2007. Climate change and forests of the future: managing in the face of uncertainty. *Ecological Applications*, 17: 2145–2151.
- Morris, M., Edmeades, G. y Pehu, E.** 2006. The need for plant breeding capacity: what roles for the public and private sectors. *HortScience*, 41: 30–39.
- Panda, N. y Khush, G.S.** 1995. *Host plant resistance to insects*. Wallingford, Reino Unido, CAB International.
- Riipi, M., Kause, A., Haukioja, E., Ossipov, V., Ossopova, S. y Pihlaja, K.** 2005. Variable responses of folivorous sawflies to leaf quality of mountain birch. *Canadian Journal of Forest Research*, 35: 189–198.
- Vanhanen, H., Veteli, T.O., Pailinen, S., Kellomaki, S. y Niemala, P.** 2007. Climate change and range shifts in two insect defoliators: gypsy moth and nun moth – a model study. *Silva Fennica*, 41: 621–638.
- Verry, S.D.** 2008. Breeding for wood quality – a perspective for the future. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 38: 5–13.
- Woods, A., Coates, K.D. y Hamann, A.** 2005. Is an unprecedented Dothistroma needle blight epidemic related to climate? *Bioscience*, 55: 761–769. ♦