



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO

POSTGRADO EN CIENCIAS FORESTALES

**REPETIBILIDAD DE DESCRIPTORES
MORFOLÓGICOS EN CLONES DE
Cedrela odorata L.**

SUSANA OLVERA MORENO

**T E S I S
PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE :**

MAESTRA EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, ESTADO DE MÉXICO

2020

La presente tesis titulada: **Repetibilidad de descriptores morfológicos en clones de *Cedrela odorata* L.** realizada por la alumna: Susana Olvera Moreno bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRA EN CIENCIAS
EN CIENCIAS FORESTALES


CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERO



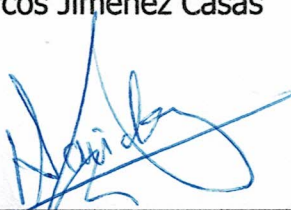
Dr. Javier López Upton

ASESOR



Dr. Marcos Jiménez Casas

ASESOR



MC. Vicente Sánchez Monsalvo

Montecillo, Texcoco, Estado de México, noviembre de 2020

REPETIBILIDAD DE DESCRIPTORES MORFOLÓGICOS EN CLONES DE *Cedrela odorata* L.

Susana Olvera Moreno, M.C.
Colegio de Postgraduados, 2015

RESUMEN

Germoplasma de calidad es uno de los factores para lograr plantaciones forestales comerciales productivas. Este se obtiene a través de evaluaciones que son parte de programas de mejoramiento genético mediante estimación de parámetros genéticos y evaluación de interacción genotipo ambiente. La caracterización morfológica es un factor importante en estos programas, si las características son heredables y estables se pueden distinguir clones o grupos de ellos. Se evaluaron 90 clones producidos por injertación establecidos en dos sitios de evaluación contrastantes (ensayos clonales): San Francisco, Campeche, con suelos calcáreos, e Isla, Veracruz, con suelos arenosos. Se evaluó un banco clonal en El Palmar, Veracruz como referente de caracterización morfológica. A siete años se evaluaron diámetro, altura total, volumen, y características morfológicas de fuste, copa y hojas, para el banco clonal solo se analizaron variables de hojas. Se encontró alto nivel de diversidad fenotípica entre clones dado que la mayoría de los caracteres presentaron coeficientes de variación mayor a 20%. El Análisis de Componentes Principales mostro que los primeros tres componentes cubren el 77, 86 y 96% de la varianza para los ensayos y el banco clonal. Los descriptores que contribuyeron significativamente y resultaron consistentes en los tres sitios de evaluación fueron longitud de hoja, ancho de hoja, longitud del peciolulo y ancho de foliolos secundarios además de diámetro y rectitud del fuste en los dos ensayos. Los grupos formados por el análisis de agrupamiento fueron distintos en los tres sitios, y ningún clon pudo discriminarse de manera consistente entre sitios. El portainjerto diferente en cada rameto pudiera reducir la posibilidad de repetibilidad de los caracteres y el registro de clones superiores. Los valores promedio de las variables evaluadas fueron mayores en San Francisco, pero se obtuvieron valores superiores de heredabilidad en Isla ($0.03 < H^2_i < 0.51$ y $0.16 < H^2_c < 0.80$) que para el sitio San Francisco ($0.02 < H^2_i < 0.17$ y $0.06 < H^2_c < 0.46$), lo que puede atribuirse a la menor supervivencia en San Francisco. Las más altas heredabilidades en ambos sitios se registraron en la longitud del peciolulo, volumen y diámetro según el sitio. Las correlaciones fenotípicas y genéticas entre las características de crecimiento fueron altas y positivas ($r_g > 0.89$), pero, entre las de crecimiento contra las de fuste, copa y hojas fueron de bajas a moderadas tanto positivas como negativas y difirieron en magnitud y sentido. La interacción genotipo ambiente de las características de crecimiento fue baja, mientras las de las morfológicas variaron de nula a alta. La selección por volumen no afectaría negativamente ninguna variable. Con la exclusión de tres de los clones más interactivos para volumen se reduce casi totalmente la GxA de esta característica y del diámetro, altura e inclinación del fuste. Cuatro clones interactivos son los más productivos en San Francisco de uso exclusivo aquí. En ambos sitios las heredabilidades se consideran bajas. El tamaño reducido de repeticiones rametos de cada clon en los ensayos y el uso de patrones para injerto genera alta variación ambiental en relación con la variación genética. Se muestrearon hojas de 17 árboles de cada ensayo y el banco clonal para determinar la cantidad y ubicación de nectarios extraflorales, estos se encuentran principalmente en el raquis de la hoja. No se encontró relación entre el número de nectarios y la altura, diámetro, volumen o inclinación del fuste. Aunque no se demostró estadísticamente, se observó que el número de nectarios es más abundante en sitios sometidos a mayor estrés hídrico o biológico, esto debe confirmarse en futuros estudios utilizando un mayor número de muestras

Palabras clave: Análisis de componentes principales, descriptores morfológicos, heredabilidad, interacción genotipo-ambiente, nectarios extraflorales.

REPEATABILITY OF MORPHOLOGICAL DESCRIPTORS IN CLONES OF *Cedrela odorata* L.

Susana Olvera Moreno, M.C.
Colegio de Postgraduados, 2015

ABSTRACT

Quality germplasm is one of the factors in achieving productive commercial forest plantations. This is achieved through evaluations that are part of genetic improvement programs through estimation of genetic parameters and evaluation of environment genotype interaction. Morphological characterization is an important factor in these programs, if the characteristics are heritable and stable they can distinguish clones or groups of them. Ninety clones produced by grafting were established in two contrasting evaluation sites (clonal trials): San Francisco, Campeche, with calcareous soils and Isla, Veracruz, with sandy soils. A clonal bank was evaluated in El Palmar, Veracruz as a reference for morphological characterization. At 7 years age, diameter, total height, volume, and morphological characteristics of stem, crown and leaves were evaluated. A clonal bank was evaluated as a reference for morphological characterization. A high level of phenotypic diversity was found among clones since most of the characters presented variation coefficients greater than 20%. Principal Component Analysis showed that the first three components cover 77, 86 and 96% of the variance for the trials and the clonal bank. The descriptors that contributed significantly and were consistent in the three evaluation sites were leaf length, leaf width, petiole length and width of secondary leaflets as well as diameter and stem straightness in the clonal two trials. The clusters formed by the cluster analysis were distinct at the three sites, and no clone could be consistently discriminated between sites. The different rootstock in each ramet could reduce the possibility of repeatability of the characters and the registration of superior clones. The average values of the variables evaluated were higher at the San Francisco, but higher heritability values were obtained at Isla ($0.03 < H^2_i < 0.51$ and $0.16 < H^2_c < 0.80$) than for site 1 ($0.02 < H^2_i < 0.17$ and $0.06 < H^2_c < 0.46$), which can be attributed to the lower survival in Campeche site. The highest heritabilities in both sites were recorded in the length of the petiole, volume and diameter according to the site. The phenotypic and genetic correlations between the growth characteristics were high and positive ($r_g > 0.89$), but, between growth variables versus stem, crown and leaf variables, they were low to moderate, both positive and negative, and differed in magnitude and direction. The genotype-environment interaction of the growth characteristics was low, while those of the morphological ones ranged from null to high. Selection by volume does not negatively affect none evaluated variable. With the exclusion of three of the most interactive clones for volume, the GxE of this characteristic and of the diameter, height and inclination of the stem is almost totally reduced. Four interactive clones are the most productive in San Francisco for exclusive use here. In both sites heritabilities are considered low. The reduced size of ramethic repeats of each clone in the tests and the use of graft standards generates high environmental variation in relation to genetic variation. Leaves were sampled from 17 trees from each trial and the clonal bank to determine the number and location of extrafloral nectaries. No relationship was found between the number of nectaries and the height, diameter, volume or inclination of the stem. Although it was not statistically demonstrated, it was observed that the number of nectaries is more abundant in sites subjected to greater water or biological stress, this should be confirmed in future studies using a greater number of samples

Keywords: extrafloral nectaries, heritability, genotype-environment interaction, , morphological descriptors, principal component analysis.

AGRADECIMIENTOS

Al Colegio de Postgraduados y al Posgrado en Ciencias Forestales por brindarme la oportunidad de continuar con mi formación profesional y personal.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por otorgarme apoyo económico para la realización de mis estudios de posgrado dándome la oportunidad de contribuir a la investigación en el sector forestal.

Al Dr. Javier López Upton, por formar parte de importante de mi formación académica, por el apoyo brindando a través a través de sus valiosos aportes y consejos para la realización la presente investigación.

Al M. C. Vicente Sánchez Monsalvo por brindarme las facilidades para la toma de datos, indispensable para la realización de este trabajo, así como sus revisiones, sugerencias y aportes a la presente investigación.

Al Dr. Marcos Jiménez Casas por su apoyo, revisión y sugerencias en cada uno de los capítulos de la tesis.

A la Dra. Claudia Méndez Espinoza por el apoyo y orientación brindados en la toma de datos del Capítulo III.

A la empresa Agropecuaria Santa Genoveva y al Ing. Máximo Molina Velázquez, por permitir el establecimiento de los experimentos en su propiedad y brindar el personal de apoyo para la toma de datos de campo.

DEDICATORIA

A mis padres Benancio e Irene: Por haberme formado como la persona que soy, por apoyarme en todo momento y de manera incondicional por sus sabios consejos.

A mis hermanos: Elena y Marcelino

Por su cariño y apoyo de toda la vida.

A Yael:

Por hacernos felices con tu inocencia, cariño y hacernos ver el mundo desde otra perspectiva.

A mi tía: Estela

Por ser parte mi formación como persona y como profesional, por el apoyo incondicional y confianza.

A mi tío: Isidro (Q.E.P.D.)

Por todo su apoyo y su cariño, vivirás siempre en nuestros corazones.

A Gabriel

Por compartir tu tiempo conmigo, por tu comprensión, apoyo, por motivarme a mejorar cada día y sobre todo por tu motivación constante.

A mis amigos Abigail, Monserrat, Francisco por su amistad, apoyo y por compartir gratos momentos conmigo.

CONTENIDO

RESUMEN.....	iii
ABSTRACT.....	iv
LISTA DE CUADROS	ix
LISTA DE FIGURAS	xi
LISTA DEL APÉNDICE	xiii
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	1
CAPITULO I. REPETIBILIDAD DE CARACTERÍSTICAS ÚTILES COMO DESCRIPTORES MORFOLÓGICOS EN CLONES DE <i>Cedrela odorata</i> L.....	6
1.1 RESUMEN.....	6
1.2 ABSTRACT.....	7
1.3 INTRODUCCIÓN	8
1.4 MATERIALES Y MÉTODOS	10
1.4.1 Descripción del área de estudio.....	10
1.4.2 Variables evaluadas	12
1.4.3 Análisis estadístico	16
1.5 RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	17
1.5.1 Frecuencias de caracteres cualitativos.....	18
1.5.2 Análisis de Componentes Principales	20
1.5.3 Análisis de agrupamiento	23
1.6 CONCLUSIONES	33
CAPITULO II. PARÁMETROS GENÉTICOS E INTERACCIÓN GENOTIPO- AMBIENTE EN ENSAYOS CLONALES DE <i>Cedrela odorata</i> L.	34
2.1 RESUMEN.....	34
2.2 ABSTRACT.....	35
2.3 INTRODUCCIÓN	36
2.4 MATERIALES Y MÉTODOS	38
2.4.1 Descripción del área de estudio.....	38
2.4.2 Diseño y establecimiento de los ensayos clonales	38
2.4.3 Variables evaluadas	40
2.4.4 Análisis estadístico	41

2.4.5 Estimación de parámetros genéticos	42
2.5 RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	44
2.5.1 Heredabilidad por sitio individual y clonal	45
2.5.2 Correlaciones genéticas y fenotípicas	47
2.5.3 Estabilidad genética entre sitios	52
2.5.4 Parámetros de estabilidad y nivel de interacción de los clones.....	53
2.5.5 Impacto de la exclusión de los clones más interactivos	55
2.5.6 Implicaciones para el mejoramiento genético	56
2.6 CONCLUSIONES	58
CAPÍTULO III. NECTARIOS EXTRA FLORALES EN CLONES DE <i>Cedrela odorata</i>	
L.....	59
3.1 RESUMEN.....	59
3.2 SUMMARY	60
3.3 INTRODUCCIÓN	61
3.4 MATERIALES Y MÉTODOS	62
3.4.1 Descripción del área de estudio.....	62
3.4.2 Variables evaluadas	63
3.4.3 Análisis estadístico	64
3.5 RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	65
3.6 CONCLUSIONES	73
DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES.....	74
LITERATURA CITADA	77
APÉNDICE.....	85

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1.1. Genotipos sobresalientes de <i>Cedrela odorata</i> L. establecidos en dos ensayos clonales en Santa Genoveva, Campeche e Isla, Veracruz y un banco clonal en El Palmar, Veracruz evaluados para determinar marcadores morfológicos.....	11
Cuadro 1.2. Valores medios, mínimos, máximos y coeficientes de variación para los caracteres cuantitativos en dos ensayos y un banco clonal de <i>Cedrela odorata</i> L.	17
Cuadro 1.3. Porcentaje de frecuencias de caracteres cualitativos evaluados en de dos ensayos clonales y un banco clonal de <i>Cedrela odorata</i> L.	19
Cuadro 1.4. Proporción y varianza acumulada de cada componente principal en el Análisis de Componentes Principales de caracteres morfológicos evaluados en dos ensayos y un banco clonal de <i>Cedrela odorata</i> L.....	20
Cuadro 1.5. Vectores propios de variables morfológicas en los dos primeros componentes para dos ensayos clonales, su análisis conjunto y un banco clonal de <i>Cedrela odorata</i> L.....	21
Cuadro 1.6. Clones que integran los grupos formados por en dendrograma por similitud para dos ensayos clonales, su análisis conjunto y un banco clonal de <i>Cedrela odorata</i> L.	26
Cuadro 1.7. Valores promedio y moda de 16 caracteres morfológicos y variables de crecimiento de los grupos formados por los dendrogramas por similitud de dos ensayos de <i>Cedrela odorata</i> L.	27
Cuadro 1.8. Valores promedio y moda de 13 caracteres morfológicos de los grupos formados por los dendrogramas por similitud un banco clonal de <i>Cedrela odorata</i> L.	28
Cuadro 2.1. Genotipos de <i>Cedrela odorata</i> L. establecidos en dos ensayos en Santa Genoveva, Campeche e Isla, Veracruz evaluados para determinar parámetros genéticos.....	39
Cuadro 2.2. Valores medios, mínimos y máximos para variables evaluadas en <i>Cedrela odorata</i> L. en dos ensayos clonales en San Francisco, Campeche (Sitio 1) e Isla, Veracruz (Sitio 2).....	44

Cuadro 2.3. Heredabilidad a nivel individual (H_i^2) a nivel clonal (H_c^2) y coeficiente de variación genética (CVG) por sitio en dos ensayos clonales de <i>Cedrela odorata</i> L. de 7 años.	46
Cuadro 2.4. Correlaciones genéticas (debajo de la diagonal) y fenotípicas (sobre la diagonal) de variables evaluadas en un ensayo clonal de <i>Cedrela odorata</i> L. a los 7 años en Santa Genoveva, Campeche (Sitio 1).....	50
Cuadro 2.5. Correlaciones genéticas (debajo de la diagonal, error estándar de las correlaciones genéticas) y fenotípicas (sobre la diagonal) de variables evaluadas en un ensayo clonal de <i>Cedrela odorata</i> L. a los 7 años en Isla, Veracruz (Sitio 2).	51
Cuadro 2.6. Correlaciones genéticas Tipo B (r_B) y componentes de varianza para sitios de evaluación de dos ensayos clonales de <i>Cedrela odorata</i> L. de 7 años.	53
Cuadro 3.1. Clones de <i>Cedrela odorata</i> L. evaluados en el conteo de nectarios extra florales provenientes de tres sitios de evaluación.	63
Cuadro 3.2. Registro del número de nectarios extra florales presentes en cada parte de la hoja en árboles de <i>Cedrela odorata</i> L. provenientes de tres sitios de evaluación.	65
Cuadro 3.3. Análisis de varianza para el número de nectarios extra florales en árboles de dos ensayos y un banco clonal de <i>Cedrela odorata</i> L.	68
Cuadro 3.4. Estadísticos descriptivos para el número de nectarios extra florales en árboles de dos ensayos y un banco clonal de <i>Cedrela odorata</i> L.....	69
Cuadro 3.5 Coeficientes de correlación de Pearson y significancia del número de nectarios de partes de la hoja y total con variables de crecimiento evaluadas en dos ensayos clonales de <i>Cedrela odorata</i> L. a los 7 años en Santa Genoveva, Campeche (Ensayo 1) e Isla, Veracruz (Ensayo 2).....	70

LISTA DE FIGURAS

Figura 1.1. Categorías de forma del fuste en clones de <i>Cedrela odorata</i> L. (1) Semicircular, (2) Romboide, (3) Deltoide, (4) Elipsoide, (5) Ovada, (6) Pentagonal y (7) Circular.....	13
Figura 1.2. Categorías de tipo de copa en clones de <i>Cedrela odorata</i> L. (1) Monopódica, (2) Simpódica, (3) Dicotómica y (4) Policotómica.	13
Figura 1.3. Categorías de Orientación de los folíolos secundarios en clones de <i>Cedrela odorata</i> L. (1) Hacia arriba, (2) Hacia afuera y (3) Hacia abajo.....	14
Figura 1.4. Categorías de Arreglo de los folíolos secundarios clones de <i>Cedrela odorata</i> L. (1) Alternos, (2) Opuestos y (3) Alternos-Opuestos.....	14
Figura 1.5. Categorías de forma del folíolo secundario clones de <i>Cedrela odorata</i> L. (1) Falcada, (2) Lanceolada, (3) Ovada, (4) Elíptica y (5) Oblonga.	15
Figura 1.6. Categorías de forma de la base del folíolo secundario clones de <i>Cedrela odorata</i> L. (1) Oblicua, (2) Redondeada y (3) Atenuada.	15
Figura 1.7. Categorías de forma del ápice del folíolo secundario clones de <i>Cedrela odorata</i> L. (1) Agudo, (2) Mucronado, (3) Cuspidado, (4) Caudado y (5) Aristado.	15
Figura 1.8. Diagrama de dispersión de los clones de acuerdo con los dos primeros componentes principales para el análisis conjunto de dos ensayos clonales de <i>Cedrela odorata</i> L.....	22
Figura 1.9. Dendrograma de agrupamiento de clones de <i>Cedrela odorata</i> L. en un análisis conjunto de dos ensayos clonales mediante el método de enlace promedio (AVERAGE) a distancia media entre conglomerados de 0.5.....	29
Figura 1.10. Dendrograma de agrupamiento de procedencias clones de <i>Cedrela odorata</i> L. en un análisis conjunto de dos ensayos clonales mediante el método de enlace promedio (AVERAGE) a distancia media entre conglomerados de 0.5.....	30
Figura 2.1. Relación entre la contribución relativa a la varianza de GxA (ecoivalencia, W_i en %) y el valor promedio del clon en diámetro normal, altura, volumen e inclinación del fuste a los 7 de edad en dos ensayos clonales de <i>Cedrela odorata</i> L. En la figura se identifican los clones que tienen una contribución a la varianza de la GxA mayor a 4 % en la característica respectiva.	54

Figura 2.2. Cambio en el valor de la correlación Tipo B (r_B) al eliminar progresivamente los tres clones más interactivos para volumen del fuste (120, 85 y 61) a los siete años en dos ensayos clonales de <i>Cedrela odorata</i> L.	55
Figura 4.1 Vista de nectarios extra florales en árboles en hojas de <i>Cedrela odorata</i> L (1) Raquis primario, (2) Pecíolo, (3) Nervadura primaria del foliolo secundario, y (4) Nervadura secundaria del foliolo	67
Figura 4.2. Relación entre altura, diámetro, volumen, inclinación con el número de nectarios extraflorales en árboles de dos sitios de evaluación de <i>Cedrela odorata</i> L.....	72

LISTA DEL APÉNDICE

Figura A1. Diagrama de dispersión de los 90 clones de <i>Cedrela odorata</i> L. de un ensayo clonal en Santa Genoveva, Campeche, de acuerdo con los dos primeros componentes principales.....	85
Figura A2. Diagrama biplot de dispersión de 90 clones de <i>Cedrela odorata</i> L. de un ensayo clonal en Isla, Veracruz, de acuerdo con los dos primeros componentes principales.....	86
Figura A3. Diagrama biplot de dispersión de 90 clones de <i>Cedrela odorata</i> L. en un banco clonal en El Palmar, Veracruz, de acuerdo con los dos primeros componentes principales.....	87
Figura A4. Dendrograma de agrupamiento de 90 clones de <i>Cedrela odorata</i> L. en un ensayo clonal en Santa Genoveva, Campeche (Ensayo 1), mediante el método de enlace promedio (AVERAGE) a distancia media entre conglomerados de 0.5.....	88
Figura A5. Dendrograma de agrupamiento de 21 procedencias de 90 clones sobresalientes de <i>Cedrela odorata</i> L. en un ensayo clonal en Santa Genoveva, Campeche (Ensayo 1), mediante el método de enlace promedio (AVERAGE) a distancia media entre conglomerados de 0.5.....	88
Figura A 6. Dendrograma de agrupamiento de 90 clones de <i>Cedrela odorata</i> L. en un ensayo clonal en Isla, Veracruz (Ensayo 2), mediante el método de enlace promedio (AVERAGE) a distancia media entre conglomerados de 0.5.....	89
Figura A7. Dendrograma de agrupamiento de 21 procedencias de 90 clones de <i>Cedrela odorata</i> L. en un ensayo clonal en Isla, Veracruz (Ensayo 2) mediante el método de enlace promedio (AVERAGE) a distancia media entre conglomerados de 0.5.....	89
Figura A8. Dendrograma de agrupamiento de 90 clones de <i>Cedrela odorata</i> L. en un banco clonal en El Palmar, Veracruz, mediante el método de enlace promedio (AVERAGE) a distancia media entre conglomerados de 0.5.....	90
Figura A9. Dendrograma de agrupamiento de 21 procedencias de 90 clones de <i>Cedrela odorata</i> L. en un banco clonal en El Palmar, Veracruz, mediante el método de enlace promedio (AVERAGE) a distancia media entre conglomerados de 0.5.....	90

INTRODUCCIÓN GENERAL

Existe una creciente demanda de productos forestales, en especial de maderas preciosas, tal es el caso de *Swietenia macrophylla* King y *Cedrela odorata* L., que no es cubierta con la producción local y nacional (Wightman *et al.*, 2005). Es necesario que las plantaciones forestales comerciales maximicen sus rendimientos, produzcan materia prima uniforme, y así disminuyan el excesivo impacto sobre los bosques naturales.

En este sentido, es necesario considerar aspectos importantes como la selección del sitio, manejo con prácticas silvícolas y contar con germoplasma de calidad evaluado genéticamente (Ward *et al.*, 2008). Además, se deben realizar actividades de mejoramiento genético a través de la selección de árboles superiores y de su evaluación en ensayos de procedencias o de progenie, o bien en ensayos clonales, así como lograr su propagación masiva (White *et al.*, 2007).

Cedrela odorata L. (Cedro rojo) pertenece a la familia *Meliaceae*, fue descrito en 1759 por Lineo. Presenta una amplia distribución, desde la latitud 26°N en la costa del Pacífico en México, hasta los 27°S en Argentina en bosques tropicales o subtropicales (Cintron, 1990). En la República Mexicana se distribuye en la vertiente del Golfo, en Tamaulipas, San Luis Potosí, Veracruz, Puebla e Hidalgo y la Península de Yucatán, y en la vertiente del Pacífico, desde Sinaloa hasta la depresión central y la costa de Chiapas (Pennington y Sarukhán, 2005).

Es una especie de gran importancia forestal en el país. Su madera posee gran valor comercial (Patiño, 1997) y es muy apreciada por su aroma, resistencia a las termitas y facilidad para trabajar, por lo que es usada en construcción, fabricación de muebles de lujo, artículos torneados y chapa decorativa (Cintron, 1990). Presenta excelente aceptación social e interés por parte de los productores (Sánchez Monsalvo *et al.*, 2003).

Pese a ser una especie con usos importantes, sus poblaciones naturales han sido reducidas considerablemente (Patiño, 1997), a causa de sobreexplotación y falta de éxito en la regeneración (Cintron, 1990). Se encuentra enlistado tanto en la NOM-059 con la categoría de Sujeta a protección especial (SEMARNAT, 2010), así como en el apéndice de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas (CITES, 2007).

El éxito en plantaciones forestales comerciales de dicha especie se ve limitado debido al ataque de *Hypsipyla grandella* (Zeller) (barrenador de yemas) que ovoposita en los meristemos apicales

(Cornelius y Watt, 2003), lo que ocasiona el rompimiento de la dominancia apical y da lugar a que el individuo se bifurque (Wightman *et al.*, 2005) y retarda el crecimiento (Cornelius y Watt, 2003). Se han observado individuos atacados que parecen ser estimulados y presentan mayor crecimiento, sin embargo, aún no se tiene claro este fenómeno.

El daño a los árboles por *H. grandella* es muy común en las plantaciones forestales comerciales, ya que, al ser un ambiente homogéneo, facilita el ataque por parte del barrenador limitando su desarrollo y productividad (Calixto *et al.*, 2015), reduciendo o perdiendo por completo el valor económico del árbol, incluso la incidencia de ataque llega a 100% (Cornelius y Watt, 2003). El mayor daño ocasionado por este insecto es principalmente durante los primeros tres años de vida y durante la época de lluvia, cuando las plantas producen rebrotes tiernos que son susceptibles de ser atacados (Newton *et al.*, 1999). *C. odorata* tiene poco umbral de tolerancia, ya que *H. grandella* es capaz de ocasionar daño severo a un individuo, sin necesidad de que el ataque se dé por grandes poblaciones (Hilje y Cornelius, 2001).

Existen alternativas para controlar el efecto causado por el barrenador como el manejo nutrimental mediante fertilización (Calixto *et al.*, 2015), control orgánico con *Azadirachta indica* A. Juss. (Mancebo *et al.*, 2002), insecticidas biológicos de *Beauveria bassiana* y *Bacillus thurgiensis* (Sánchez Monsalvo, 1998) control químico con insecticidas (Goulet *et al.*, 2005), actividades silvícolas como aplicación de podas (Cornelius y Watt, 2003). Se ha analizado la presencia de néctar extra floral asociado con la presencia de hormigas capaces de controlar o evadir el ataque de herbívoros (Chavarro Rodríguez *et al.*, 2013). Las especies de hormigas *Solenopsis geminata* y *Pheidole radoszkowskii* pueden ser depredadores del barrenador (Varón *et al.*, 2005).

Si bien, estos métodos son útiles, es necesaria su aplicación de manera periódica para obtener resultados, otra alternativa que se ha propuesto es la identificación variación genética de susceptibilidad al barrenador entre individuos (Newton *et al.*, 1999). Es posible seleccionar genotipos adecuados que presenten evasión o tolerancia ante el ataque, una vez que se conocen los valores de heredabilidad del tanto de variables de crecimiento como de recuperación del daño causado por el barrenador (Cornelius y Watt, 2003; Sampayo-Maldonado *et al.*, 2019; Zepahua-Acatecatl, 2014)

Las plantas pueden presentar resistencia a plagas mediante tres mecanismos diferentes estos son: Antixenosis, antibiosis y tolerancia (Painter, 1958). Antixenosis o no preferencia a la planta, es un conjunto de características que hacen que el hospedero no sea preferido por el insecto. Antibiosis se refiere a características físicas o químicas de la planta que afectan directamente sobre la biología del insecto. Tolerancia ocurre cuando un individuo es atacado, pero logra recuperarse del daño, conservando un desarrollo casi por completo a niveles económicamente aceptables (Badii y Garza-Almanza, 2007).

En este sentido, el mecanismo de tolerancia permite a través mejoramiento genético seleccionar individuos capaces de recuperarse del daño por *H. grandella*, dado que es una respuesta de la planta al ataque que se puede medir y evaluar. Cabe mencionar que en un mismo individuo se puede presentar más de un mecanismo. Tal es el caso del estudio realizado por Sampayo-Maldonado *et al.* (2019) en el que analizó diferentes grados de tolerancia en clones de *Cedrela odorata* L.

Los programas de mejoramiento genético parten de la variación natural presente en las especies, y a través de la selección se modifican las frecuencias genéticas de características de interés para el mejorador. Para ello son necesarios repetidos ciclos de reproducción y selección que permitan obtener germoplasma de calidad y mantener una base genética amplia a largo plazo (White *et al.*, 2007). Se espera que los programas de mejoramiento genético en conjunto con prácticas silvícolas logren aumentar el rendimiento de las plantaciones y con ello satisfacer la demanda de madera y productos forestales (White *et al.*, 2007).

A través del uso de estrategias de mejoramiento y con base en la evaluación de características fenotípicas, es posible estimar los parámetros genéticos asociados a características de interés, con el propósito de seleccionar individuos sobresalientes (Zapata-Valenzuela y Hasbun Zaror, 2011). Para ello es necesario contar con pruebas genéticas aleatorizadas y que cuenten con repeticiones en diferentes ambientes con la finalidad de obtener datos y estimadores precisos (White *et al.*, 2007).

Parámetros genéticos importantes son heredabilidad, correlaciones genéticas y fenotípicas entre características, y correlaciones genéticas tipo B. La heredabilidad expresa la proporción de la varianza fenotípica de un carácter en la población que es atribuible a causas genéticas. Una correlación genética expresa el grado de enlace genético entre dos características y puede estar

dada por pleiotropía, es decir, un gen influye en la expresión de más de una característica. En tanto una correlación fenotípica puede darse por causas genéticas y ambientales, estas correlaciones presentan valores que fluctúan entre -1 y 1, esto es una correlación negativa o positiva, respectivamente (Falconer y Mackay, 2001). Las correlaciones genéticas tipo B son comúnmente usadas para estimar interacción genotipo \times ambiente (IGA), y tienen valores de 0 a 1 (White *et al.*, 2007).

Cuando se realizan evaluaciones en un ensayo es importante evaluar en más de un sitio, dado que se puede presentar interacción genotipo \times ambiente, que se refiere al comportamiento diferencial de un genotipo al desarrollarse en ambientes diferentes (White *et al.*, 2007). Es decir, un individuo puede ser superior en un ambiente e inferior en otro, por lo tanto, el desempeño de un material seleccionado se verá afectado si la interacción es alta. Cuando se presenta interacción genotipo \times ambiente en un ensayo, existen dos opciones, seleccionar los genotipos más estables para ambos ambientes o tener más de una zona de mejoramiento, lo que puede encarecer los costos, pero brinda mayor ganancia genética al tener los mejores genotipos en cada lugar.

Al obtener materiales seleccionados o bien, mejorados genéticamente, es necesario obtener su registro para tener su propiedad intelectual con la finalidad de que estos puedan ser utilizados dentro de lo señalado en la ley (Bennadji, 2003). El primer paso para establecer descriptores para una variedad resultante de un proceso de mejoramiento genético es la caracterización morfológica de fenotipos, que permite la agrupación e identificación de variedades vegetales (Franco e Hidalgo, 2003), estudiar variabilidad genética, así como la identificación de genotipos o variedades (Hernández Villarreal, 2013).

Un descriptor es una característica cualitativa o cuantitativa relativa a la forma o estructura de una variedad y que puede ser evaluada con base en su expresión fenotípica. Un descriptor cualitativo puede ser identificado con números que indican categorías, ya sean binarios, con secuencia (ordinales) y sin secuencia (nominales), mientras los cuantitativos pueden ser continuos y discretos (Franco e Hidalgo, 2003).

Cuando se cuenta con una variedad vegetal mejorada es posible realizar su registro ante el SNICS y la UPOV inscribiéndolas al Catálogo Nacional de Variedades Vegetales (CNVV) con la finalidad de proteger la propiedad intelectual y permitir su uso dentro de los márgenes de la ley. Para que esto sea posible, la variedad es caracterizada mediante descriptores morfológicos, los

cuales deben presentar distinción, homogeneidad y estabilidad (UPOV, 2002). Para que un carácter funcione como descriptor morfológico la interacción genotipo ambiente deberá ser poco significativa.

El objetivo general del presente estudio es generar información que contribuya al registro de clones sobresalientes, provenientes de mejoramiento genético, así como estimar los parámetros genéticos en dos ensayos de *Cedrela odorata* L. Para cumplir tal objetivo se abordan tres objetivos particulares de los cuales los resultados se desglosan en tres capítulos.

En el capítulo I se realizó la evaluación de genotipos de *C. odorata* para determinar descriptores morfológicos de *Cedrela odorata* L. útiles en la distinción de clones superiores, cuya reproducción vegetativa ha sido exitosa por injertos. En el capítulo II se analiza el comportamiento de los clones evaluados en dos sitios, para ello se estiman los parámetros genéticos y la IGA para variables de crecimiento y morfológicas en dos ensayos clonales de *Cedrela odorata* de 7 años, Finalmente el capítulo III se describe una primera aproximación a la ubicación y distribución de los nectarios extraflorales en *C. odorata*.

CAPITULO I. REPETIBILIDAD DE CARACTERÍSTICAS ÚTILES COMO DESCRIPTORES MORFOLÓGICOS EN CLONES DE *Cedrela odorata* L.

1.1 RESUMEN

Para proteger la propiedad intelectual de una planta mejorada en México se requiere el registro en el Catálogo Nacional de Variedades Vegetales. Los materiales mejorados necesitan tener características distinguibles y estables cuando estos crecen en diferentes sitios. El objetivo fue determinar descriptores morfológicos de *Cedrela odorata* L. útiles en la distinción de clones superiores, cuya reproducción vegetativa ha sido más exitosa por injertos. Se valoraron 90 clones producidos por injertación establecidos en tres sitios de evaluación contrastantes, dos ensayos clonales en San Francisco, Campeche e Isla, Veracruz y en un banco clonal en El Palmar, Veracruz. Se evaluaron 19 caracteres: 12 cuantitativos y 7 cualitativos; relacionados con crecimiento, fuste, copa y hojas, en el banco clonal solo se evaluaron caracteres de hojas. La mayoría de los caracteres presentaron coeficientes de variación mayor a 20%, esto es alto nivel de diversidad fenotípica entre clones. Los análisis empleados fueron Análisis de Componentes Principales y Análisis de agrupamiento. Los primeros tres componentes principales generados explicaron 77%, 86% y 96% de la varianza para los ensayos y el banco clonal. Los descriptores que contribuyeron significativamente y resultaron consistentes en los tres sitios (dos ensayos y un banco clonal) fueron longitud de hoja, ancho de hoja, longitud del peciolulo y ancho de foliolos secundarios, en los dos ensayos clonales también contribuyó diámetro y rectitud del fuste. El análisis de agrupamiento mostró poca relación entre los caracteres morfológicos con los grupos de clones y procedencias formados en cada sitio de evaluación. Los grupos formados por el análisis de agrupamiento fueron distintos en los tres sitios, y ningún clon pudo discriminarse de manera consistente entre sitios. La interacción genotipo x ambiente y el portainjerto diferente en cada rameto pudiera reducir la posibilidad de repetibilidad en los caracteres y el registro de clones superiores.

Palabras clave: Análisis de componentes principales, agrupamiento, registro clones superiores, propiedad intelectual.

REPEATABILITY OF USEFUL CHARACTERISTICS AS MORPHOLOGICAL DESCRIPTORS IN CLONES OF *Cedrela odorata* L.

1.2 ABSTRACT

In Mexico, registration in the National Catalog of Plant Varieties is required to protect the intellectual property of an improved plant. Improved materials need to have stable and distinguishable characteristics when grown at different sites. The objective was to determine morphological descriptors of *Cedrela odorata* L. useful in the distinction of superior clones, whose vegetative reproduction has been more successful by grafting. 90 clones produced by grafting established in three contrasting evaluation sites, two clonal trials in San Francisco, Campeche and Isla, Veracruz and in a clonal bank in El Palmar, Veracruz were evaluated. 19 characters were evaluated: 12 quantitative and 7 qualitative; related to growth, stem, crown and leaves, only characters in leaves were evaluated in the clonal bank. Most of the characters presented coefficients of variation greater than 20%, this is a high level of phenotypic diversity between clones. The analyzes used were Principal Component Analysis and Cluster Analysis. The first three principal components generated explained 77%, 86%, and 96% of the variance for the assays and the clonal bank. The descriptors that contributed significantly and were consistent in the three sites (two clonal trials and one clonal bank) were leaf length, leaf width, petiole length and width of secondary leaflets, in the two clonal trials diameter and straightness of the stem also contributed. The grouping analysis showed little relationship between the morphological characters with the groups of clones and provenances formed in each evaluation site. The clusters formed by the cluster analysis were distinct at the three sites, and none of clone could be consistently discriminated between sites. The different rootstock in each ramet could reduce the possibility of repeatability in the characters and the registration of superior clones.

Key words: Principal component analysis, clustering, registry superior clones, intellectual property.

1.3 INTRODUCCIÓN

En el establecimiento de un programa de mejoramiento genético es necesario la identificación morfológica de los materiales identificados como sobresalientes o de utilidad operacional de otros no convenientes, así como determinar la variabilidad de las características particulares de cada individuo (Núñez-Colín y Escobedo-López, 2011). La caracterización morfológica se hace con el objetivo de medir la consistencia y variabilidad de un grupo de estudio mediante rasgos definidos, fácilmente visibles y medibles (Franco e Hidalgo, 2003). Tanto en los árboles producidos por vía sexual como los clones debe haber consistencia en las características morfológicas entre las progenies o los rametos en ambientes contrastantes. Se espera que en la propagación clonal exista mayor homogeneidad morfológica entre individuos y de fácil identificación (Bonga, 1982).

Las plantaciones forestales comerciales necesitan contar con germoplasma de calidad para tener alta productividad (White *et al.*, 2007), lo que se obtiene a través de evaluaciones que son parte de los programas de mejoramiento forestal. La caracterización morfológica es un paso importante en estos programas, ya que los ciclos de mejoramiento implican largos periodos de tiempo, sobre todo en especies arbóreas debido a su ciclo de vida, por lo que es importante la protección intelectual del material vegetal producto del mejoramiento (Bennadji, 2003).

Los descriptores morfológicos pueden ser cualitativos o cuantitativos, y éstos ser continuos o discretos (Franco e Hidalgo 2003). Los cualitativos pueden ser de doble estado (presencia o ausencia) o de más de dos posibilidades de respuesta (multiestado) y ser ordinales (con secuencia lógica) por ejemplo nivel de daño, o nominales (sin secuencia lógica) por ejemplo forma de folíolos (Núñez-Colín y Escobedo-López, 2011). En especies sin descriptores morfológicos es necesario elegir caracteres que permitan discriminar grupos (López-Santiago *et al.*, 2006). Para ello se usan técnicas de agrupación y métodos estadísticos multivariados o análisis de componentes principales (Crossa y Franco, 2004).

Cuando se obtiene un material vegetal mejorado es posible registrarlo con fines de protección de la propiedad intelectual. El registro de genotipos o variedades sobresalientes permite que el material pueda ser usado legalmente por productores, plantadores e investigadores. En México el registro de genotipos sobresalientes se puede realizar ante el Servicio Nacional de Inspección y Certificación de Semillas (SNICS). El SNICS cuenta con guías técnicas para la descripción varietal de diferentes especies bajo los procedimientos dictados por la Unión Internacional para la

Protección de las Obtenciones Vegetales (UPOV), del cual México es miembro desde 1997 (UPOV, 2005). Para registrar una variedad es necesario cumplir los criterios de Distinción, Homogeneidad y Estabilidad (DHE), es decir ser claramente diferente de otras variedades, ser homogénea en sus características y estable a través de las generaciones (UPOV, 2002). El registro de variedades está regulado por la Ley Federal de Variedades Vegetales (LFVV), cuando se cumple con los requisitos de DHE y se aprueba el registro se enlistada en el Catálogo Nacional de Variedades Vegetales (CNVV) y la Secretaría de Agricultura y Desarrollo Rural a través del SNICS, el cuál otorga el título de obtentor (Diario Oficial de la Federación, 1996). En México no se cuenta con registros de árboles forestales, quizás por tratarse de materiales silvestres.

Trabajos de descriptores morfológicos en especies forestales se han reportados para *Tectona grandis* L.f., por ejemplo, algunas variables de crecimiento y morfología de hojas de clones de *T. grandis* han demostraron ser eficientes para el estudio de la variabilidad genética; aunque no como descriptores para clones particulares, ya que sólo se ha formado grupos de clones con base en la similitud y a la divergencia entre grupos (Chimello et al., 2017). En *Hevea brasiliensis* Muell. Arg. se evaluaron 28 descriptores morfológicos, se logró agrupar clones con base en semejanzas asociadas a la procedencia de dichos clones (Quesada et al., 2010).

Cedrela odorata L. es una especie forestal apreciada en México en plantaciones forestales comerciales (Ramírez et al., 200); se han desarrollado clones de crecimiento superior propagados por injertos sin registro alguno, pero se han propuestos descriptores morfológicos para tal fin (Méndez y Sánchez, 2012). El SNICS y la UPOV no cuentan con guías de descripción para especies forestales. Por tal motivo el objetivo particular del presente capítulo fue determinar descriptores morfológicos de *Cedrela odorata* L. útiles en la distinción de clones superiores, cuya reproducción vegetativa ha sido más exitosa por injertos bajo la hipótesis de que existe adaptación diferencial de los clones a diferentes ambientes, que ocasiona interacción Genotipo-Ambiente y de esto depende que haya repetibilidad de caracteres morfológicos que sean útiles descriptores.

1.4 MATERIALES Y MÉTODOS

1.4.1 Descripción del área de estudio

El estudio se realizó en dos ensayos clonales con ambientes diferentes. El primero se localiza en terrenos de la empresa Agropecuaria Santa Genoveva, en San Francisco, Campeche (Ensayo 1) a 19° 33' 26.53" L.N., 90° 01' 33.96" L.O., a 82 m.s.n.m; donde los suelos son de tipo litosol, con textura arcillosa, el clima es Aw0 (INEGI, 2008), el más seco de los cálidos subhúmedos con lluvias en verano (García, 2004) con precipitación de 1,300 mm anuales y temperatura media anual de 23° C. El segundo se estableció en propiedad privada en el municipio Isla, Veracruz (Ensayo 2) a 18° 04' 50.21" L.N., 95° 32' 0.75" L.O., a una altitud de 56 m.s.n.m; . Este sitio presenta suelo tipo cambisol, de textura arenosa, con clima Aw1 (w) (INEGI, 2008), intermedio de los cálidos subhúmedos (García, 2004), con lluvias en verano, precipitación de 2,000 mm anuales y temperatura media anual de 25° C.

Para comparación de algunas variables se usaron los mismos genotipos creciendo en el banco clonal del Campo Experimental del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias (INIFAP) en el Palmar, Tezonapa, Veracruz, que se ubica a 18° 30'19.29" L.N., 96° 45' 15.48" L.O. a una altitud de 180 m.s.n.m; . El tipo de suelo es acrisol de textura franco arcillo arenosa, el clima es cálido-húmedo con lluvias en verano, precipitación de 2,888 mm anuales y temperatura media anual de 24.4 °C (Sánchez-Monsalvo y Velázquez-Estrada, 1998).

1.4.2 Diseño y establecimiento de los ensayos clonales

El material vegetal usado para el establecimiento de los ensayos clonales fue propagado por injertación de genotipos sobresalientes de diferentes procedencias (Cuadro 2.1), determinados por medio de ensayos de procedencias-progenies realizados por el INIFAP. Los dos ensayos clonales (San Francisco, Campeche e Isla, Veracruz) fueron establecidos en el año 2012 en un diseño experimental de bloques completos al azar con 90 clones y seis repeticiones; mientras que el banco clonal (El Palmar, Veracruz) fue establecido en el año 2013 con 25 repeticiones por clon.

Cuadro 1.1. Genotipos sobresalientes de *Cedrela odorata* L. establecidos en dos ensayos clonales en Santa Genoveva, Campeche e Isla, Veracruz y un banco clonal en El Palmar, Veracruz evaluados para determinar marcadores morfológicos.

Clon	Genotipo	Procedencia [†]	Clon	Genotipo	Procedencia [†]
1	B3F12/4	Sin precisar, México	68	B9F121L3	Tuxtepec, Oaxaca
2	B3F344/1	Sin precisar, Guatemala	69	B9 F133 L8	Palenque, Chiapas
3	B3F354/2	Sin precisar, Guatemala	70	B10F42L9	Teapa, Tabasco
4	B2F11/1	Sin precisar, México	71	A4 TA558/4	Tuxtepec, Oaxaca
5	B2F5/4	Sin precisar, México	72	A4 TA558/6	Tuxtepec, Oaxaca
6	B1F11/1	Calakmul, Campeche	73	A3 MI546/5	Tezonapa, Veracruz
7	B1F11/2	Calakmul, Campeche	74	A3 MI546/6	Tezonapa, Veracruz
8	B1F11/3	Calakmul, Campeche	76	A6 CI537/2	Tezonapa, Veracruz
10	B1F16/4	Calakmul, Campeche	79	B2 LA540/3	Tezonapa, Veracruz
13	B1F126/1	Calakmul, Campeche	80	B2 LA540/5	Tezonapa, Veracruz
16	B1F157/3	Zona Maya	82	B2 AA549/3	Tezonapa, Veracruz
17	B1F160/3	Zona Maya	83	C2 TA558/6	Tuxtepec, Oaxaca
19	B2F126/4	Calakmul, Campeche	85	C2 AI539/1	Tezonapa, Veracruz
23	B2F125/2	Calakmul, Campeche	86	C2 AI539/2	Tezonapa, Veracruz
24	B2F125/4	Calakmul, Campeche	87	B6 PA217/5	Tezonapa, Veracruz
27	B2F417/2	Yucatán	89	B7 SA555/5	Tuxtepec, Oaxaca
30	B5F197/2	Bacalar, Quintana Roo	90	C6 TA557/4	Lombardo, Oaxaca
39	COT39	Desconocida	93	C4 CI537/2	Tezonapa, Veracruz
41	B1F30L4	Cárdenas, Tabasco	94	C4 MI560/2	Tezonapa, Veracruz
42	B1F33L7	Cárdenas, Tabasco	95	C3 SA555/3	Tuxtepec, Oaxaca
43	B1 F133 L12	Palenque, Chiapas	96	A3 MI546/3	Tezonapa, Veracruz
44	B2F177L7	Papantla, Veracruz	97	A4 TA558/1	Tuxtepec, Oaxaca
45	B2F20L8	Teapa, Tabasco	98	A4 AI547/5	Tezonapa, Veracruz
46	B2 F10 L10	Cárdenas, Tabasco	99	A4 LA642/3	Tezonapa, Veracruz
47	B3F172L1	Papantla, Veracruz	100	A7 MI560/5	Tezonapa, Veracruz
48	B3F128L4	Tinaja, Veracruz	101	B4 PA210/1	Tezonapa, Veracruz
49	B3F20L5	Teapa, Tabasco	102	B4 VA563/6	Tierra Blanca, Veracruz
50	B3F82L8	Cardel, Tabasco	103	B6 VA571/3	Golfo, Veracruz
51	B3 F5 L10	Cárdenas, Tabasco	104	B6 PA217/3	Tezonapa, Veracruz
52	B4F54L1	Misantla, Veracruz	105	B6 SA559/3	Tuxtepec, Oaxaca
53	B4 F44 L3	Cárdenas, Tabasco	106	B2 VA544/1	Tezonapa, Veracruz
54	B4F116L3	Tuxtepec, Oaxaca	107	B7 SA555/1	Tuxtepec, Oaxaca
55	B4F40L4	Tuxtla, Veracruz	108	C1 LA642/5	Tezonapa, Veracruz
56	B4F101L4	Tuxtla, Veracruz	110	C3 LI554/3	Tezonapa, Veracruz
57	B5F36L2	Cárdenas, Tabasco	111	C5 LA541/3	Tezonapa, Veracruz
58	B5F20L5	Teapa, Tabasco	112	C5 VA581/1	Golfo, Veracruz
59	B5F41L5	Tezonapa, Veracruz	113	C7 VA573/1	Golfo, Veracruz
60	B5F122L7	Tuxtepec, Oaxaca	114	C7 AI547/4	Tezonapa, Veracruz
61	B6F36L9	Cárdenas, Tabasco	115	C7 CA553/1	Tezonapa, Veracruz
62	B7F5L1	Cárdenas, Tabasco	116	A3 MI546/1	Tezonapa, Veracruz
63	B7F48L1	Cárdenas, Tabasco	117	C2 AI539/5	Tezonapa, Veracruz
64	B7F10L3	Cárdenas, Tabasco	118	C6 VA578/3	Comalapa, Chiapas
65	B7F96L9	Tuxtla, Veracruz	120	C4 CI537/5	Tezonapa, Veracruz
66	B8F161L2	Papantla, Veracruz	121	F122B10L6	Tuxtepec, Oaxaca
67	B8F14L6	Cárdenas, Tabasco	122	F14B10L5	Cárdenas, Tabasco

[†]Procedencia: Lugar geográfico dentro de la distribución natural de una especie donde se originó el germoplasma.

1.4.2 Variables evaluadas

Las variables de crecimiento y caracteres morfológicos de fuste y copa se midieron en los dos ensayos, pero no en el banco clonal ya que los árboles son podados periódicamente para la obtención de estacas. En el banco clonal solamente se tomaron datos de hojas. Se evaluaron varios descriptores morfológicos de *C. odorata* (Méndez y Sánchez, 2012). Se tomaron de la parte media de la copa cuatro hojas completas sin daños por insectos. Se evaluó una muestra por cada punto cardinal del árbol y se promediaron los datos. Las muestras se colocaron en bolsas de papel para su resguardo temporal.

1.4.2.1 Caracteres cuantitativos

A. Variables de crecimiento:

Altura total (ALT) medida con un estadal y diámetro normal (DIAM, a 1.3 m de altura del fuste) con una cinta diamétrica. Se estimó el volumen del fuste con la ecuación de Sánchez y García (2009): $VOL = (0.000065659) * (DIAM)^{1.768431077} * (ALT)^{1.137733502}$.

B. Rectitud del fuste:

Con la desviación del fuste respecto a la línea vertical que éste debería seguir. Se usó la aplicación Spirit level de un celular colocado a 1.5 m de altura del sobre el árbol; la observación fue expresada en grados, los árboles con ángulo igual o cercano a 90° son más rectos.

C. Caracteres morfológicos de hojas:

Con cinta graduada se registró: Largo de la hoja (cm), desde la base del peciolo hasta la punta de la hoja, ancho de la hoja (cm), por la parte media de la hoja y longitud del peciolo (cm). Mientras que con un vernier: Longitud del peciolulo (mm), longitud de los foliolos (mm) y ancho de los foliolos secundarios (mm). Otras: Número de pares de foliolos secundarios e índice de forma del foliolo secundario: relación entre largo y ancho de los foliolos.

1.4.2.2 Caracteres cualitativos

A. Forma del fuste (Figura 2.1): a la altura de 1.30 m se contó el número de caras y se clasificó en:

1. Semicircular: Presenta dos caras, una de forma redondeada y otra ligeramente plana
2. Romboide: Tiene cuatro caras planas
3. Deltoide: Tres caras planas

4. Elipsoide: Muestra forma elíptica
5. Ovada: Presenta forma de huevo y tiene la base más amplia que el ápice
6. Pentagonal: Muestra 5 caras ligeramente planas
7. Circular. La que es la más deseable.

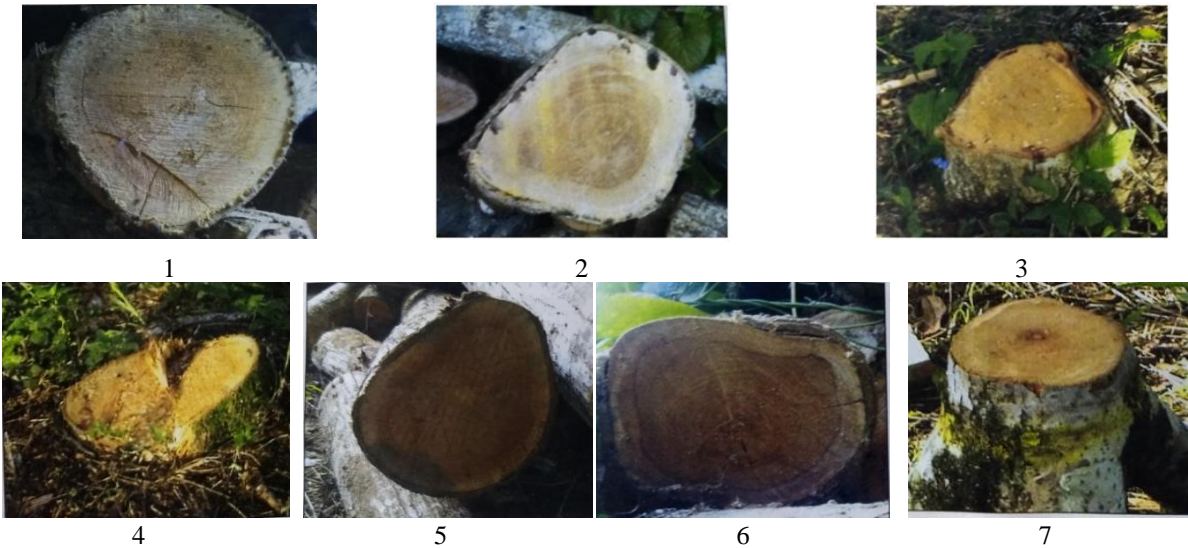


Figura 1.1. Categorías de forma del fuste en clones de *Cedrela odorata* L. (1) Semicircular, (2) Romboide, (3) Deltoide, (4) Elipsoide, (5) Ovada, (6) Pentagonal y (7) Circular.

B. Tipo de ramificación (Figura 2.2)

1. Monopódica: El fuste principal se encuentra bien definido desde la base a la punta, y es lo más deseable.
2. Simpódica: Dos ramas principales, una más gruesa que la otra.
3. Dicotómica: Dos ramas superiores que son del mismo grosor.
4. Policotómica: Mas de dos ramas principales.



Figura 1.2. Categorías de tipo de copa en clones de *Cedrela odorata* L. (1) Monopódica, (2) Simpódica, (3) Dicotómica y (4) Policotómica.

C. Orientación de los folíolos secundarios (Figura 2.3)

1. Hacia arriba, 2. Hacia afuera y 3. Hacia abajo

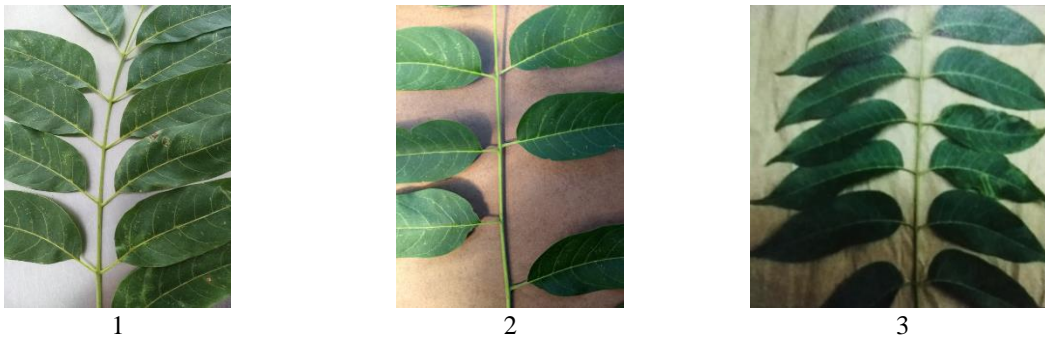


Figura 1.3. Categorías de Orientación de los folíolos secundarios en clones de *Cedrela odorata* L. (1) Hacia arriba, (2) Hacia afuera y (3) Hacia abajo.

D. Arreglo de los folíolos secundarios (Figura 2.4)

1. Alternos: Un folíolo por cada nudo
2. Opuestos: Presenta dos folíolos por nudo
3. Alternos-opuestos: Presenta ambos tipos de arreglos



Figura 1.4. Categorías de Arreglo de los folíolos secundarios clones de *Cedrela odorata* L. (1) Alternos, (2) Opuestos y (3) Alternos-Opuestos.

E. Forma del folíolo secundario (Figura 2.5)

1. Falcada: Presenta forma de hoz
2. Lanceolada: Base ligeramente más amplia que el ápice
3. Ovada: En forma de huevo, la base es mucho más amplia que el ápice y recta
4. Elíptica: La parte media es más ancha que la base y el ápice.
5. Oblonga: Con la base, el centro y el ápice del mismo grosor



Figura 1.5. Categorías de forma del foliolo secundario clones de *Cedrela odorata* L. (1) Falcada, (2) Lanceolada, (3) Ovada, (4) Elíptica y (5) Oblonga.

F. Forma de la base del foliolo secundario (Figura 2.6)

1. Oblicua: Base asimétrica
2. Redondeada: Los márgenes de la lámina y de la base forman un arco continuo
3. Atenuada: Márgenes de entre 45°-90°

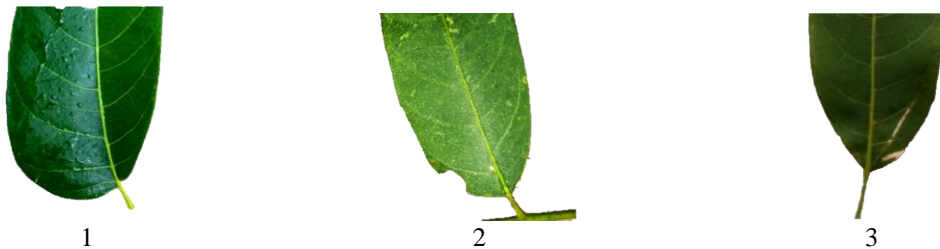


Figura 1.6. Categorías de forma de la base del foliolo secundario clones de *Cedrela odorata* L. (1) Oblicua, (2) Redondeada y (3) Atenuada.

G. Forma del ápice del foliolo secundario (Figura 2.7)

1. Agudo: Márgenes rectos, en ángulo de 45-90 grados
2. Mucronado: Termina en proyección corta y aguda
3. Cuspidado: Termina gradualmente en punta aguda
4. Caudado: Punta larga que termina en un ángulo menor de 45°
5. Aristado: Termina en punta prolongada y recta

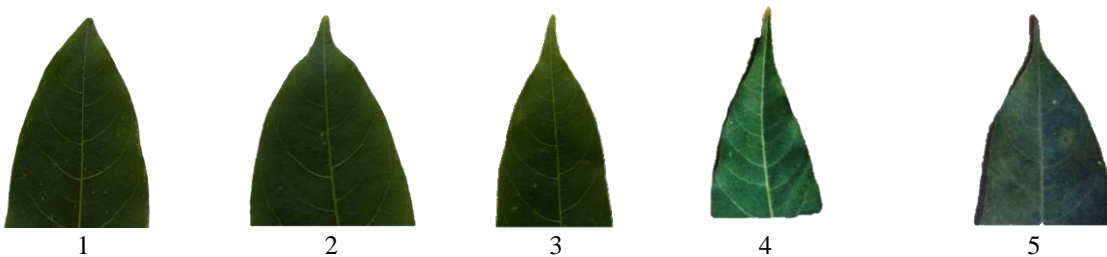


Figura 1.7. Categorías de forma del ápice del foliolo secundario clones de *Cedrela odorata* L. (1) Agudo, (2) Mucronado, (3) Cuspidado, (4) Caudado y (5) Aristado.

1.4.3 Análisis estadístico

Para comprobar el comportamiento de los clones en cada sitio los análisis estadísticos se realizaron para cada ensayo, para los datos en conjunto de los dos ensayos y para el banco clonal, con el paquete estadístico SAS (SAS Institute Inc., 2002). Para los valores de las siete variables cualitativas se obtuvo la distribución de frecuencias, y en las 11 variables cuantitativas se obtuvo la media, valor máximo, mínimo y coeficiente de variación. A las 18 variables en conjunto se les realizó el Análisis de Componentes Principales (ACP) para determinar que variables aportan mayor peso a la varianza. El ACP disminuye la dimensionalidad y genera nuevas variables llamadas componentes principales, que expresen el mayor contenido de variabilidad posible de las variables originales. Una vez realizado el ACP, se excluyeron las variables que aportaban valores bajos a los componentes y se volvió a realizar el análisis solo en las siete variables cuantitativas que más contribuyeron a los componentes en los ensayos clonales y cuatro variables para el banco clonal. Con base en el ACP se realizó un análisis de agrupamiento con el método enlace promedio (AVERAGE). Para evitar problemas de multicolinealidad en el ACP se excluyeron las variables volumen y longitud de folíolos secundarios, ya que volumen presenta una alta correlación de Pearson con diámetro y altura, en tanto longitud de folíolos secundarios tiene alta correlación con ancho de hoja.

1.5 RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Los valores medios, máximos y los coeficientes de variación resultaron mayores en el ensayo 1, excepto inclinación que fue mayor en el ensayo 2. Lo que indica que las condiciones ambientales fueron más favorables en el primer ensayo clonal. En general los valores de caracteres morfológicos fueron más altos en el banco clonal y menores en el ensayo clonal 2 (Cuadro 2.2).

Altos coeficientes de variación indican que el ensayo 1 es más heterogéneo en todas las variables, excepto en longitud del peciolulo que fue mayor en el banco clonal. En general los coeficientes de variación presentaron valores desde 11.6 hasta 70.9, el mayor valor fue el de inclinación del fuste seguido por el volumen en los sitios 1 y 2; mientras que la variable con variación menor fue el ancho de hoja en los tres sitios de evaluación (Cuadro 2.2).

Cuadro 1.2. Valores medios, mínimos, máximos y coeficientes de variación para los caracteres cuantitativos en dos ensayos y un banco clonal de *Cedrela odorata* L.

Variable	Ensayo clonal 1				Ensayo clonal 2				Banco clonal			
	Media	Mín.	Máx.	CV	Media	Mín.	Máx.	CV	Media	Mín.	Máx.	CV
DIÁMETRO	16.0	6.7	26.3	23.6	11.1	3.3	18.4	22.6	-	-	-	-
ALTURA	8.5	4.0	12.0	19.1	6.3	3.0	10.0	17.9	-	-	-	-
VOLUMEN	110.1	10.1	320.6	55.7	40.4	1.9	236.6	55.1	-	-	-	-
RECTITUD	86.5	59.6	89.5	70.9	80.3	51.5	89.5	8.3	-	-	-	-
LHOJA	35.3	21.5	51.1	15.2	31.1	18.9	51.8	15.9	34.8	19.4	54.0	15.4
AHOJA	16.5	11.5	22.6	12.4	16.9	10.6	23.5	11.6	18.4	12.8	26.3	11.8
LPEC	6.2	3.2	9.8	20.5	6.4	3.8	9.5	16.4	6.7	3.3	11.7	19.2
NPFS	8.1	5.0	12.0	13.4	8.4	5.8	12.5	12.6	8.6	5.5	11.8	12.1
LPU	8.3	2.7	18.4	32.7	7.5	2.5	16.1	30.0	5.6	1.4	12.4	34.6
LFS	87.5	58.2	115.7	12.2	82.1	52.1	157.6	12.7	92.2	62.1	178.4	12.2
AFS	31.7	20.1	57.7	15.1	30.9	17.2	46.3	14.6	31.5	17.4	52.0	15.1
IFFS	2.8	1.5	3.8	12.7	2.7	1.7	4.0	13.2	3.0	1.8	5.1	13.0

Diámetro en cm, Altura en m, Volumen en dm³, Rectitud en grados, LHOJA=Largo de hoja (cm), AHOJA=Ancho de hoja (cm), LPEC=Longitud de peciolo (cm), NPFS=Número de pares de folíolos secundarios, LPU=Longitud de peciolulo (mm), LFS=Longitud de folíolo secundario (mm), AFS=Ancho de folíolo secundario (mm), IFFS=Índice de forma de folíolo secundario.

Los valores mínimos y máximos de características de crecimiento coinciden con un estudio de individuos de 6 y 10 años de *C. odorata* (Galván-Hernández *et al.*, 2018), de poblaciones

naturales y plantaciones creadas con planta de semilla de fuente regional, Los valores mínimos y máximos para diámetro fueron de 5.5-16.2 cm y para altura 4.4-10.8 m.

1.5.1 Frecuencias de caracteres cualitativos

Los caracteres predominantes en los dos ensayos fueron la forma del fuste circular, la forma más deseable (42 y 41 %) y tipo de ramificación simpódica (63 y 72 %). El tipo de ramificación deseable es monopódica, la que presentó frecuencia baja en ambos sitios de evaluación (<19 %). Las características morfológicas con mayor frecuencia en los tres sitios de evaluación son: arreglo de folíolos secundarios alternos (61.6, 65 y 69 %), forma lanceolada del folíolo secundario (95, 98 y 94 %), forma oblicua de la base del folíolo secundario (75, 67 y 70 %) y forma mucronada del ápice del folíolo secundario (75, 69 y 69 %). La orientación de folíolos secundarios fue predominantemente hacia afuera en el ensayo 1 y en el banco clonal (38 y 56 %), en tanto en el ensayo 2 predominó la orientación hacia abajo (54 %) (Cuadro 2.3).

Cuadro 1.3. Porcentaje de frecuencias de caracteres cualitativos evaluados en de dos ensayos clonales y un banco clonal de *Cedrela odorata* L.

Característica	Categorías	Niveles de expresión	Frecuencias (%)		
			Ensayo1	Ensayo 2	Banco clonal
Forma del fuste	1	Semicircular	23.6	27.1	-
	2	Romboide	4.2	0.9	-
	3	Deltoide	13.4	5.7	-
	4	Elipsoide	9.0	13.1	-
	5	Ovada	7.5	11.9	-
	6	Pentagonal	0.3	0.0	-
	7	Circular	42.0	41.2	-
Tipo de ramificación	1	Monopódica	18.7	12.5	-
	2	Simpódica	62.9	72.4	-
	3	Dicotómica	1.5	0.0	-
	4	Policotómica	16.9	15.1	-
Orientación de foliolos secundarios	1	Hacia arriba	33.5	9.4	15.4
	2	Hacia afuera	37.6	37.1	55.9
	3	Hacia abajo	28.9	53.5	28.7
Arreglo de foliolos secundarios	1	Alternos	61.6	65.2	69.2
	2	Opuestos	31.2	23.2	19.7
	3	Alternos-opuestos	7.2	11.6	11.1
Forma del foliolo secundario	1	Falcada	1.8	0.9	0.4
	2	Lanceolada	95.2	97.7	94.3
	3	Ovada	0.2	0.1	0.1
	4	Elíptica	0.8	0.3	0.1
	5	Oblonga	2.0	1.0	5.1
Forma de la base del foliolo	1	Oblicua	75.3	67.4	70.1
	2	Redondeada	13.4	19.3	11.0
	3	Atenuada	11.3	13.3	18.9
Forma del ápice del foliolo secundario	1	Agudo	14.6	22.3	10.0
	2	Mucronado	75.3	69.2	68.7
	3	Cuspidado	7.7	5.8	13.1
	4	Caudado	1.1	0.6	1.7
	5	Aristado	1.3	2.1	6.5

1.5.2 Análisis de Componentes Principales

En el Análisis de Componentes Principales realizado para cada sitio de evaluación y con base en la matriz de correlación de siete variables cuantitativas en los ensayos clonales y cuatro en el banco clonal, los tres primeros componentes explicaron el 77 % de la varianza tanto en el ensayo 1, 85% en el ensayo 2, el 82 % en el análisis conjunto de los dos ensayos clonales, y el 95 % en el banco clonal. Los dos primeros componentes explican más del 80 % de la varianza (Cuadro 2.4). Jolliffe y Cadima (2016) sugieren que los componentes a conservar son los que sumen al menos el 70 % de varianza total.

Cuadro 1.4. Proporción y varianza acumulada de cada componente principal en el Análisis de Componentes Principales de caracteres morfológicos evaluados en dos ensayos y un banco clonal de *Cedrela odorata* L.

	Componente principal	Proporción de varianza	Varianza acumulada
Ensayo clonal 1	1	0.3646	0.3646
	2	0.2263	0.5909
	3	0.1840	0.7750
Ensayo clonal 2	1	0.4569	0.4569
	2	0.2714	0.7284
	3	0.1284	0.8567
Análisis conjunto (Ensayos clonales 1 y 2)	1	0.4291	0.4291
	2	0.2521	0.6813
	3	0.1437	0.8250
Banco clonal	1	0.6130	0.6130
	2	0.2709	0.8840
	3	0.0736	0.9576

En el ensayo 1 el componente uno aportó el 36.4% de la varianza total. Las variables que contribuyen significativamente fueron longitud de hoja (0.71), ancho de folíolos secundarios (0.58), ancho de hoja (0.24), longitud del peciolulo (0.14), altura (0.01) y se asocia con hojas y folíolos secundarios. El componente dos aporta 22.6% a la varianza y las variables con más peso fueron rectitud (0.79), diámetro (0.49), longitud de hoja (0.25) y altura (0.20), este componente está asociado con crecimiento en diámetro y rectitud.

En el ensayo 2 el componente uno proporcionó 45.6 % de la varianza total. Las variables con más peso fueron ancho de foliolos secundarios (0.70), longitud de hoja (0.40), ancho de hoja (0.20) y rectitud (-0.53) al igual que el sitio 1 el componente se asocia con hoja y foliolos secundarios con peso negativo en rectitud. El componente dos aporta 27.1 % a la varianza, donde rectitud (0.80), longitud de hoja (0.42) y ancho de foliolos secundarios (0.31) fueron las más determinantes, a diferencia del sitio 1 en este caso diámetro (0.19) altura (0.09) y contribuyeron en menor medida .

En el análisis conjunto de los dos ensayos clonales, el componente uno aporta el 42.9 % de la varianza, el ancho de foliolos secundarios (0.73), longitud de hoja (0.43) y ancho de hoja (0.20) y de manera negativa rectitud (-0.46) fueron las variables que más influyeron. El componente dos, con 25.2 % a la varianza, las variables con mayor peso fueron rectitud (0.78), longitud de hoja (0.42), diámetro (0.29), longitud de peciolulo (0.22) y altura (0.14).

En el banco clonal, el componente uno contribuyó 61.3 % de la varianza total. Las variables con más influencia fueron longitud de hoja (0.79), ancho de foliolos secundarios (0.54), y ancho de hoja (0.23). El componente dos aporta 27.0 % a la varianza, la variable con más peso resultó ancho de foliolos secundarios (0.79) y longitud de hoja (-0.59).

Los resultados anteriores indican que los aportes de las variables a los componentes principales para cada sitio, así como en el análisis conjunto coinciden en los componentes 1 y 2. Por lo que existe estabilidad en los caracteres de estos componentes (Cuadro 2.5).

Cuadro 1.5. Vectores propios de variables morfológicas en los dos primeros componentes para dos ensayos clonales, su análisis conjunto y un banco clonal de *Cedrela odorata* L.

Carácter	Ensayo 1		Ensayo 2		Análisis conjunto (Ensayos clonales 1 y 2)		Banco Clonal	
	Prin1	Prin 2	Prin1	Prin 2	Prin1	Prin 2	Prin1	Prin 2
DIÁMETRO	-0.05	0.49	-0.04	0.19	-0.08	0.29	-	-
ALTURA	0.01	0.20	-0.02	0.09	-0.04	0.14	-	-
RECTITUD	-0.28	0.79	-0.53	0.80	-0.46	0.78	-	-
LHOJA	0.71	0.25	0.40	0.42	0.43	0.42	0.79	-0.59
AHOJA	0.24	0.09	0.20	0.13	0.20	0.15	0.23	0.14
LPU	0.14	0.15	0.16	0.17	0.17	0.22	0.15	0.05
AFS	0.58	0.03	0.70	0.31	0.73	0.19	0.54	0.79

LHOJA= Longitud de hoja, AHOJA= Ancho de hoja, LPU=Longitud de peciolulo, ANFS=Ancho de foliolo secundario

Tanto en los ensayos como en el análisis conjunto de estos, se muestra una relación positiva entre rectitud del fuste y diámetro, así como entre longitud de hoja y ancho de folíolos secundarios (Figura 2.8, A1, A2 Y A3 diagrama Biplot). Pese a que altura, ancho de hoja y longitud del peciolulo también tienen cierto peso en los componentes, su vector se encuentra más cercano al centro, por lo que tiene menor aporte, Aquellas variables cuyos vectores se ubican más lejanas al cero aportan mayor peso a los componentes principales (Abdi y Williams, 2010).

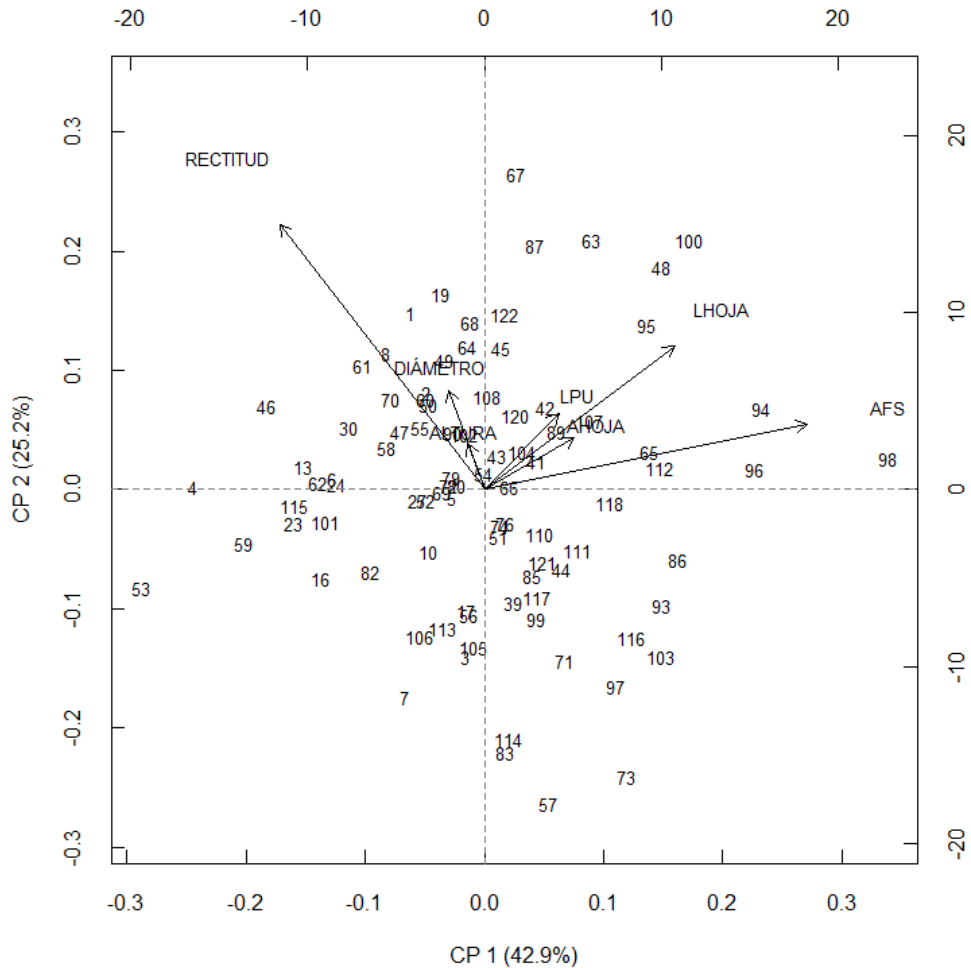


Figura 1.8. Diagrama de dispersión de los clones de acuerdo con los dos primeros componentes principales para el análisis conjunto de dos ensayos clonales de *Cedrela odorata* L.

Otros estudios también han demostrado la importancia de las variables de hojas, como la longitud, el ancho y el área de la hoja con más aporte al primer componente en un análisis canónico en varias especies de *Theobroma* (Santos *et al.*, 2012). También hay estudios donde los descriptores de hojas han sido más importantes que los de fruto (Lo Bianco y Mirabella, 2018).

Por su parte, Toili *et al.* (2016) reportan la importancia de longitud y ancho de hoja para el segundo componente principal, y Said *et al.* (2013) mostraron pesos altos en la segunda función discriminante para longitud y forma de la hoja en un estudio de variabilidad de accesiones de *Pyrus mamorensis* Trab.

Los resultados encontrados también coinciden con el estudio de características morfológicas de cinco poblaciones naturales de *Fagus orientalis* Lipsky donde la longitud de hoja (-0.79) aportó más peso al componente 1 y el ancho de hoja (0.89) al componente 2 (Bayramzadeh *et al.*, 2012). Sin embargo, los resultados obtenidos difieren con lo reportado por Chimello *et al.* (2017), donde las variables que mostraron mayor variación fueron forma de la hoja, forma del ápice de la hoja y presencia o ausencia del peciolo en *Tectona grandis* o por Toili *et al.* (2016) quienes reportan que la longitud de la hoja y ancho de la hoja aportaron mayor peso al segundo componente en *Mangifera indica* L, además de que las especies estudiadas no tienen hojas compuestas por lo que no presentan folíolos secundarios y eso puede contribuir a la falta de coincidencia en los resultados con dichos estudios.

1.5.3 Análisis de agrupamiento

De acuerdo con el Análisis de Componentes Principales se realizó el dendrograma de agrupamiento de clones para los dos ensayos clonales, el análisis conjunto de estos dos y para el banco clonal. Se formaron 12 grupos en el ensayo 1 (Figura A4), 13 en el ensayo 2 (Figura A6), 14 en el análisis conjunto de los ensayos (Figura 2.9), y en el banco clonal se formaron 12 grupos (Figura A8). Los clones que integran cada grupo no presentan características morfológicas similares o distintivas particulares para un clon ni son de las mismas procedencias (Figura 2.10, A5, A7 y A9), pero si tienen similitudes entre grupos, en características de crecimiento y existe una relación positiva entre árboles con buen desempeño en crecimiento y rectitud. Los grupos formados por el análisis de agrupamiento solamente coincidieron en algunos clones, para el ensayo 1, 2 y su análisis en conjunto, así como para el banco clonal (Cuadro 2.6).

En el ensayo 1, el grupo 11, compuesto por tres clones, mostró valores promedio en volumen de 170 dm³ y rectitud del fuste de 86° ; en este grupo se encuentran dos de los 18 clones con mayor volumen y mayor rectitud (67 y 95), el valor de longitud de hoja es 40 cm y el ancho de folíolos secundarios 35 mm. El grupo 1 fue el segundo grupo con mayor desempeño promedio en volumen, compuesto por 15 clones y se caracterizó por tener clones de volumen promedio de 128 dm³ y

mayor rectitud de 85°; en este grupo se encuentran los clones 1, 60, 61, 64, 68, 89 y 108 que se ubican entre los 18 con mayor volumen promedio en el sitio, los valores promedio de largo de hoja 37 cm y ancho de folíolos secundarios 32 mm.

El grupo 12 formado sólo por el clon 98 y presentó el volumen promedio más bajo de los 12 grupos (70 dm³) y menor valor de rectitud (78°), con el mayor largo de hoja (45 cm) y ancho de folíolos secundarios (42 mm) éste es uno de los clones caracterizado por su menor desempeño. Otros grupos con valor promedio bajo de volumen y rectitud fueron el grupo 8 y el 6. El grupo 8 presentó el volumen promedio de 82 dm³ y menor valor de rectitud (76°), en este grupo se encuentran los clones 57 y 83, el clon 57 es uno de los de menor desempeño promedio en volumen, con valor de largo de hoja (35 cm) y ancho de folíolos secundarios (30 mm). El grupo 6 presentó un valor promedio de volumen de promedio de 89 dm³ y menor valor de rectitud (80°), en este grupo tiene nueve clones y ocho de ellos se encuentran entre los valores más bajos de la jerarquización de volumen del sitio (39, 73, 80, 86, 97, 103, 105, 116) , con valor de largo de hoja (36 cm) y ancho de folíolos secundarios (32 mm) (Cuadro 2.7).

En el ensayo 2, el grupo 6 presentó mayor volumen (57 dm³) este grupo fue integrado por un solo clon (46), y se encuentra entre los 18 con mayor volumen con valor de rectitud del fuste de 84°, el largo de hoja (32 cm) y ancho de folíolos secundarios son de valor intermedio (26 mm), respecto a los otros grupos. En segundo grupo de mejor desempeño fue el 8 formado por tres clones, se encuentran tres de los clones con mayor volumen (63 y 48), presentó valor promedio en volumen (49 dm³), rectitud del fuste fue de 84° y el largo de hoja y ancho de folíolos secundarios son 34 cm y 37 mm. El grupo 12 presentó el volumen más bajo (27 dm³) y rectitud del fuste menor (72 °), mientras presentó valores de longitud de hoja 32 cm y ancho de folíolos secundarios 31 mm y fue formado por dos clones. Otro grupo con volumen bajo fue el 7 (también formado por un solo clon), con volumen bajo también, 30 dm³ , pero un mayor valor de rectitud del fuste (83°), el largo de hoja es de 25 cm y ancho de folíolos secundarios 23 mm (Cuadro 2.7).

En el banco clonal el grupo 7 que fue formado por nueve clones, presentó mayor longitud de hoja (40 cm), pero el de mayor valor de ancho de folíolos secundarios fue el grupo 6 (38 mm). El grupo 12 fue formado por un solo clon, presentó longitud de hoja de 19.6 cm y ancho de folíolos secundarios de 23 mm. En esta plantación, no se evaluaron características de crecimiento, ni morfología de fuste y copa (Cuadro 2.8).

En un análisis de comparación de medias de grupos, en el ensayo 1, para volumen se observaron diferencias significativas entre los grupos 1 contra 4, 9 contra 6 y 11 contra 3; respecto a la variable rectitud del fuste se observaron diferencias significativas en el grupo 3 contra 4, del grupo 5 contra los grupos 4 y 6, del grupo 9 contra los grupos 1, 2, 6 y 11, y del grupo 8 contra los grupos 6 y 7. En el ensayo 2 en volumen se observan diferencias en el grupo 1 contra 5 y del grupo 13 contra los grupos 6 y 8. En rectitud del fuste se observaron diferencias en el grupo 2 contra los grupos 1, 3, 5, 6 y 8; en el grupo 3 contra 7 y 12, y en el grupo 13 contra los grupos 4 y 9. Sin embargo, en general los grupos con mayor volumen tienen menor grado de inclinación y tamaños menores de longitud de hoja y ancho de folíolos secundarios.

La moda de las características cualitativas es la misma entre los diferentes grupos, forma del fuste predominante es circular (7), excepto en el grupo 8 del ensayo 1, la moda de la forma del fuste es pentagonal (6), la moda del tipo de ramificación en todos los grupos fue (2) simpódica (Cuadro 2.7).

No se observa un agrupamiento entre clones de la misma procedencia (Figura 2.10). Los resultados coinciden con la falta de agrupamiento de nueve procedencias de *Tectona grandis* en el Sur de la India, y sin relación con variables morfológicas en un análisis multivariado (Sreekanth *et al.*, 2014).

Cuadro 1.6. Clones que integran los grupos formados por en dendrograma por similitud para dos ensayos clonales, su análisis conjunto y un banco clonal de *Cedrela odorata* L.

Ensayo 1	Ensayo 2	Análisis conjunto	Banco clonal
1, 30, 42, 49, 50, 55, 58, 60, 61, 64, 68, 89, 108, 120, 122 (Grupo 1)	1, 2, 6, 8, 19, 45, 47, 49, 50, 55, 60, 64, 67, 68, 69, 70, 80, 87, 90, 101, 107, 108, 122 (Grupo 1)	1, 2, 8, 19, 30, 45, 47, 49, 50, 55, 58, 60, 61, 64, 68, 70, 122 (Grupo 1)	55, 57, 60, 63, 79, 82, 86, 94, 111, 116, 122 (Grupo 4)
2, 5, 8, 10, 13, 17, 19, 23, 24, 27, 47, 54, 62, 70, 72, 79, 82, 90, 102, 117 (Grupo 2)	5, 41, 42, 44, 52, 54, 85, 89, 95, 102, 104, 110 (Grupo 2)	5, 10, 27, 41, 42, 43, 51, 52, 54, 66, 69, 72, 74, 76, 79, 80, 89, 90, 102, 104, 107, 108, 120 (Grupo 2)	1, 2, 5, 8, 13, 19, 23, 44, 45, 46, 47, 52, 56, 58, 62, 64, 74, 93, 104 (Grupo 1)
3, 51, 56, 65, 69, 96, 104, 107, 110, 112, 113, 121 (Grupo 5)	3, 7, 27, 56, 57, 82, 83, 113 (Grupo 3)	3, 7, 17, 56, 105, 106, 113 (Grupo 3)	3, 6, 41, 49, 76, 89, 95, 101, 106, 108, 117 (Grupo 2)
6, 16, 46, 52, 59, 101, 115 (Grupo 4)	4, 13, 16, 23, 24, 30, 59, 61, 62, 115 (Grupo 5)	6, 13, 16, 24, 46, 53, 62, 82, 101, 115 (Grupo 7)	50, 66, 67, 68, 96, 107, 110, 115, 121 (Grupo 7)
57, 83 (Grupo 8)	73, 114 (Grupo 12)	57, 73, 83, 114 (Grupo 5)	
39, 44, 73, 80, 86, 97, 103, 105, 116 (Grupo 6)	76, 93, 97, 99, 103, 114, 116, 117 (Grupo 13)	86, 93, 97, 103, 116 (Grupo 12)	43, 51, 61, 69, 70, 72, 83, 85, 87, 97, 103, 114, 120 (Grupo 3)
4, 53, 76 (Grupo 3)	53 (Grupo 7)	4, 53, 59 (Grupo 6)	53 (Grupo 10)
41, 43, 45, 48, 63, 66, 71, 74, 93, 100, 118 (Grupo 9)	10, 17, 39, 43, 51, 58, 66, 72, 74, 79, 105, 106, 118, 120, 121 (Grupo 4)	39, 44, 71, 85, 99, 110, 111, 117, 121 (Grupo 4)	10, 48, 54, 65, 71, 98, 100, 113 (Grupo 6)
7, 85, 99, 106, 111, 114 (Grupo 7)	65, 94, 98, 111, 112 (Grupo 9)	64, 112, 118 (Grupo 10)	4, 7, 17, 73, 90, 102, 105, 118 (Grupo 8)
98 (Grupo 12)	86, 96 (Grupo 10)	98 (Grupo 13)	99 (Grupo 12)
94 (Grupo 10)	71 (Grupo 11)	94, 96 (Grupo 11)	112 (Grupo 5)
67, 87, 95 (Grupo 11)	48, 63, 100 (Grupo 8)	48, 95, 100 (Grupo 8)	59 (Grupo 9)
	46 (Grupo 6)	63, 67, 87 (Grupo 9)	42 (Grupo 11)

Cuadro 1.7. Valores promedio y moda de 16 caracteres morfológicos y variables de crecimiento de los grupos formados por los dendrogramas por similitud de dos ensayos de *Cedrela odorata* L.

SITIO	GRUPO	Media											Moda							
		DIAM	ALT	VOL	REC	LHOJA	AHOJA	LPE	LPU	LFS	AOFS	IFFS	FFUS	TRA	OFS	ARFS	NPF	FFS	FBFS	FAFS
Ensayo 1	1	17.0	8.9	127.9	85.3	36.7	17.0	6.6	8.9	90.2	31.8	2.9	7	2	3	1	8	2	1	2
	2	16.4	8.5	116.2	85.2	33.9	15.9	5.9	8.5	84.7	30.7	2.8	7	2	2	1	8	2	1	2
	3	16.6	8.9	117.7	87.0	31.2	15.3	5.5	6.9	83.5	28.3	3.0	7	2	1	1	8	2	1	2
	4	15.2	8.3	101.2	84.4	32.0	15.2	5.9	7.5	80.2	28.3	2.9	7	2	1	1	8	2	1	2
	5	15.3	8.2	97.4	82.3	35.5	16.5	6.0	8.9	87.5	33.2	2.7	7	2	2	1	8	2	1	2
	6	14.8	7.9	88.7	79.5	35.5	16.3	6.1	7.2	87.1	32.0	2.8	7	2	1	1	9	2	1	2
	7	14.7	7.6	83.9	81.6	32.5	16.1	5.4	6.9	85.4	30.5	2.8	7	2	3	1	8	2	1	2
	8	14.2	7.6	82.1	75.8	34.7	16.0	6.4	9.6	83.5	30.2	2.8	6	2	1	1	9	2	1	2
	9	16.2	8.6	113.5	82.9	38.6	17.9	6.6	8.7	96.1	33.9	2.9	7	2	2	1	8	2	1	2
	10	14.4	8.6	85.4	79.9	40.9	18.6	6.9	10.3	93.5	34.5	2.8	7	2	3	1	9	2	1	2
	11	19.1	9.9	170.3	86.1	40.3	18.2	6.8	8.8	97.0	34.6	2.9	7	2	2	1	8	2	1	2
	12	12.9	8.3	70.2	77.7	44.6	19.5	6.4	7.6	97.2	41.9	2.3	7	2	1	1	8	2	1	2
Ensayo 2	1	12.0	6.7	49.1	83.0	32.3	17.1	6.5	7.8	81.3	30.1	2.7	7	2	3	1	9	2	1	2
	2	11.0	6.3	39.7	80.0	32.1	17.6	6.8	8.0	86.5	32.6	2.7	7	2	3	1	8	2	1	2
	3	10.6	6.0	35.8	77.6	28.4	15.9	6.1	6.5	78.2	28.9	2.7	7	2	3	1	8	2	1	2
	4	10.5	6.1	36.4	79.6	30.0	16.5	6.4	7.4	80.1	29.8	2.7	7	2	3	1	8	2	1	2
	5	10.8	6.4	39.7	83.8	27.8	15.5	5.6	6.4	75.2	27.1	2.8	7	2	3	1	8	2	1	2
	6	13.3	6.8	57.2	86.0	31.6	16.3	6.0	9.0	76.3	25.8	2.8	4	2	3	1	8	2	1	2
	7	9.9	6.0	29.5	83.3	24.9	15.2	5.4	4.8	76.5	22.9	3.4	7	2	2	1	8	2	1	2
	8	12.0	6.8	49.1	83.9	34.4	19.1	6.8	8.9	93.1	36.9	2.6	4	2	3	1	8	2	1	2
	9	10.1	6.1	33.5	78.8	33.1	18.1	6.7	8.7	86.6	37.1	2.4	7	2	3	1	8	2	1	2
	10	11.4	6.3	41.3	76.4	36.0	18.4	6.4	9.5	95.0	38.1	2.5	7	2	2	1	8	2	1	2
	11	10.2	5.8	30.4	71.4	29.3	16.6	6.1	7.4	77.8	27.7	2.9	7	2	2	1	8	2	1	2
	12	9.9	5.4	27.4	71.5	31.6	18.1	7.3	8.0	88.9	31.3	2.9	7	2	3	1	8	2	1	2
	13	10.0	5.7	30.3	74.4	32.0	17.7	6.8	7.2	86.1	33.1	2.6	7	2	3	1	8	2	1	2

DIAM=Diámetro (cm), ALT=Altura (m), VOL=Volumen (dm³), REC=Rectitud (grados), LHOJA=Largo de hoja (cm), AHOJA=Ancho de hoja (cm), LPE=Longitud de peciolo (cm), LPU=Longitud de peciolulo (mm), LFS=Longitud de foliolo secundario (mm), AOFS=Ancho de foliolo secundario (mm), IFFS=Índice de forma de foliolo secundario (lancho/largo), FFUS=Forma del fuste, TRAM= Tipo de ramificación, OFS=Orientación de foliolos secundarios, ARFS=Arreglo de foliolos secundarios, NPF=Número de pares de foliolos secundarios, FFS= Forma de foliolos secundarios FBFS=Forma de la base de foliolos secundarios y FAFS=Forma del ápice de foliolos secundarios

Cuadro 1.8. Valores promedio y moda de 13 caracteres morfológicos de los grupos formados por los dendrogramas por similitud un banco clonal de *Cedrela odorata* L.

GRUPO	Media					Moda							
	LHOJA	AHOJA	LPE	LPU	LFS	AOFS	IFFS	OFFS	ARFS	NPF	FFS	FBFS	FAFS
1	38.3	17.8	6.7	5.2	88.9	29.3	3.1	2	1	9	2	1	2
2	33.3	17.9	6.3	5.5	91.7	30.2	3.0	2	1	9	2	1	2
3	32.7	18.6	6.4	5.8	92.5	33.4	2.9	2	1	8	2	1	2
4	35.7	19.8	7.0	5.9	99.3	33.3	3.0	2	1	8	2	1	2
5	30.1	18.2	6.1	6.4	87.4	37.4	2.3	1	1	9	2	1	2
6	37.5	19.8	7.4	5.3	100.8	37.9	2.7	2	1	8	2	1	2
7	40.0	19.6	7.0	6.9	99.8	34.3	2.9	2	1	10	2	1	2
8	29.5	17.0	5.9	4.3	85.7	27.7	3.1	2	1	9	2	1	2
9	33.3	16.9	6.1	4.3	83.4	25.7	3.1	2	1	8	2	1	2
10	29.5	16.1	4.9	2.7	84.6	23.2	3.7	1	1	8	2	3	3
11	45.8	19.7	7.3	7.6	104.5	33.2	3.1	2	1	8	2	1	2
12	19.6	12.6	5.2	1.5	62.8	22.9	2.9	2	1	7	2	1	2

LHOJA=Largo de hoja (cm), AHOJA=Ancho de hoja (cm), LPE=Longitud de peciolo (cm), LPU=longitud del peciolulo (mm), LFS=Longitud de foliolo secundario (mm), LFS=Longitud de foliolo secundario (mm), AOFS=Ancho de foliolo secundario (mm), IFFS=Índice de forma de foliolo secundario (lancho/largo), OFS=Orientación de foliolos secundarios, ARFS=Arreglo de foliolos secundarios, NPF=Número de pares de foliolos secundarios, FFS= Forma de foliolos secundarios FBFS=Forma de la base de foliolos secundarios y FAFS=Forma del ápice de foliolos secundarios

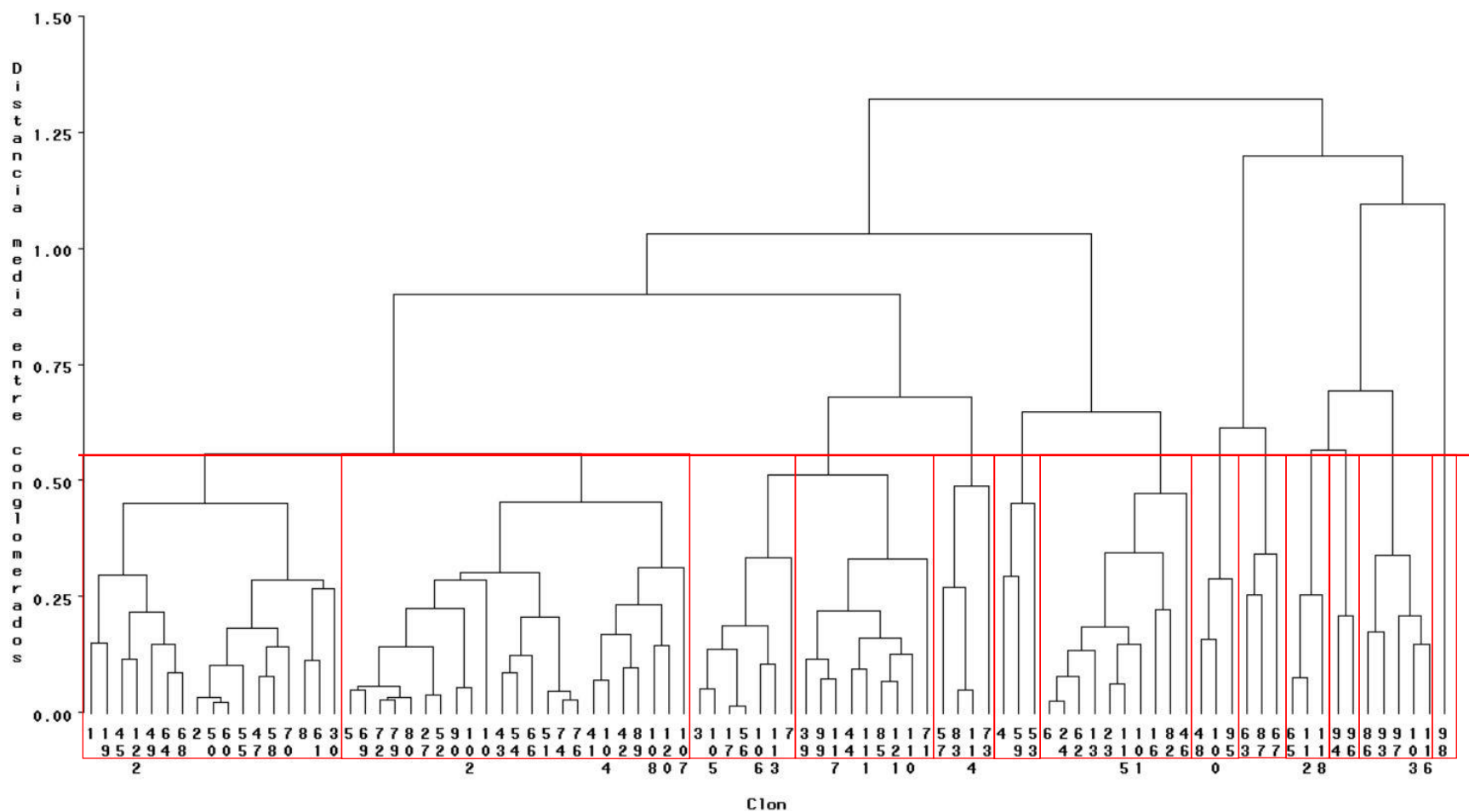


Figura 1.9. Dendrograma de agrupamiento de clones de *Cedrela odorata* L. en un análisis conjunto de dos ensayos clonales mediante el método de enlace promedio (AVERAGE) a distancia media entre conglomerados de 0.5

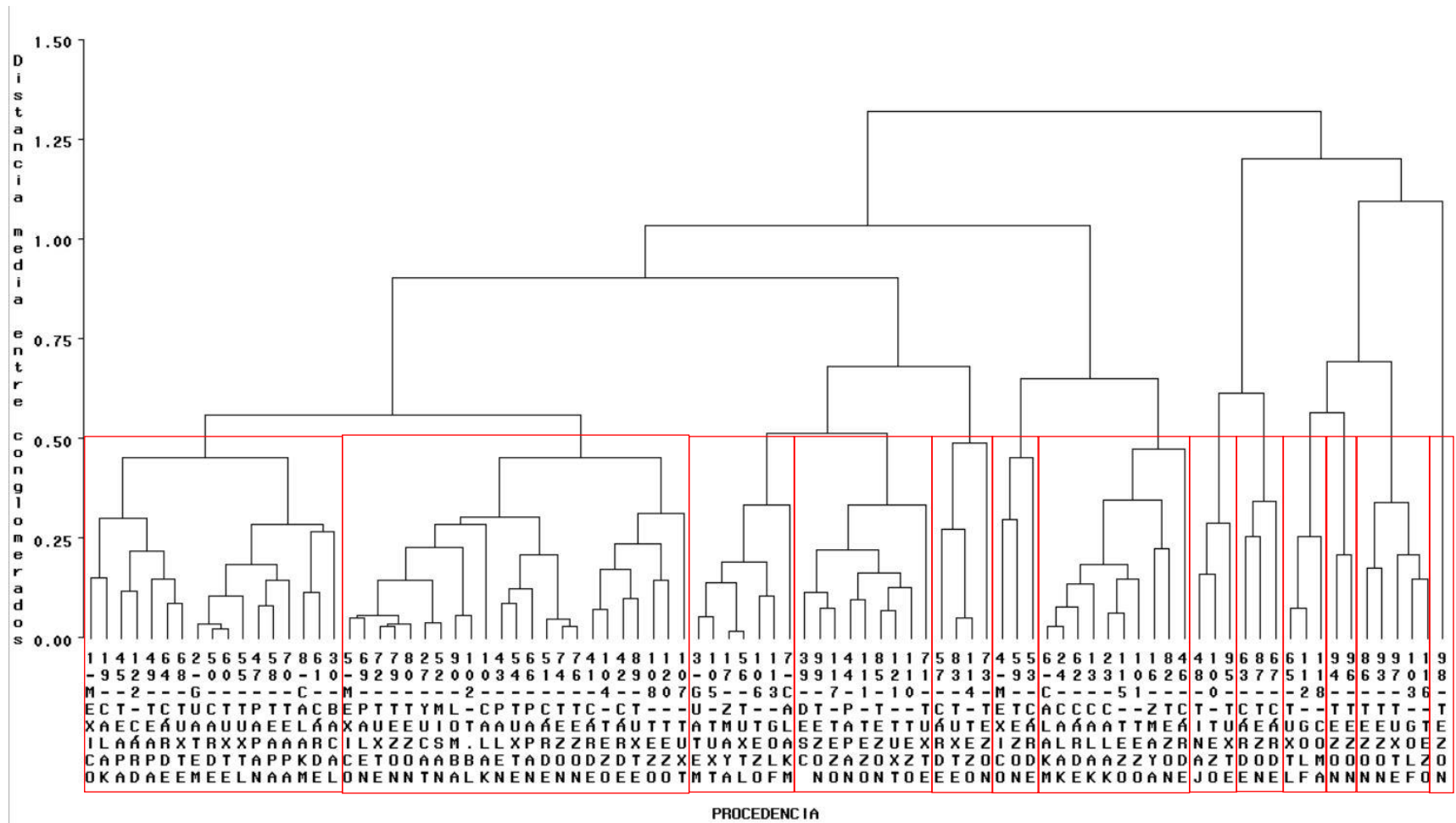


Figura 1.10. Dendrograma de agrupamiento de procedencias clones de *Cedrela odorata* L. en un análisis conjunto de dos ensayos clonales mediante el método de enlace promedio (AVERAGE) a distancia media entre conglomerados de 0.5

Se han determinado agrupamientos entre individuos de la misma procedencia de materiales silvestres y cultivados o accesiones con características específicas (Toili *et al.*, 2016; Said *et al.*, 2012; Bayramzadeh *et al.*, 2012; Lo Bianco y Mirabella, 2018; Anushka *et al.*, 2017; Baldanzi *et al.*, 2015) o Kjær (1997) que reporta la agrupación entre las procedencias de acuerdo por su origen geográfico de familias de *Tectona grandis* en un análisis multivariado con nueve caracteres morfológicos cuantitativos de importancia económica. Asimismo, se ha encontrado la correlación entre el agrupamiento y el origen geográfico de seis poblaciones con 137 individuos muestreados en poblaciones naturales de *Adansonia digitata* L., árbol multipropósito de Benín, África, cuyas diferencias morfométricas se correlacionan con factores ambientales (Assogbadjo *et al.*, 2006). En estos estudios, si bien se han reportado tales resultados, se ha analizado sólo un sitio, sin considerar el efecto de la interacción genotipo x ambiente.

La variación morfológica es influenciada por la genética y el ambiente que actúa de manera específica sobre cada genotipo, dando lugar a la adaptación y con ello a la plasticidad fenotípica (Galván-Hernández *et al.*, 2018). El diámetro, altura y rectitud, así como el ancho y largo de la hoja se encuentran bajo control genético, pero también están influenciados por el ambiente, así el efecto del sitio podría justificar la falta de agrupación entre clones o sus procedencias (Hovenden y Vander, 2003).

En estudios de diversidad genética en *Cedrela odorata* han reportado valores altos entre poblaciones, así como alta variabilidad morfológica, debido a que su distribución natural el ambiente es diverso (Navarro *et al.*, 2004). La especie es capaz de desarrollarse en diferentes condiciones ambientales (Pennington y Sarukhán, 2005), lo que en la presente investigación produce adaptación diferencial de los clones a diferentes ambientes. Lo anterior puede explicar la falta de consistencia en caracteres morfológicos dentro de los clones probados en el presente estudio.

Las causas por las que rametos del mismo clon presentan diferencias en sus características morfológicas pueden deberse a que el portainjerto influye sobre el desarrollo de los rametos, ya que cada una de estas plantas es un genotipo diferente, lo que puede generar una respuesta diferente en cada clon (Schmutz y Lüdders, 1999). El portainjerto ejerce influencia sobre la adaptabilidad, vigor y crecimiento en cada rameto (Hernández-González *et al.*, 2014), ya que se da interacción entre dos individuos genéticamente distintos, incluso se puede presentar incompatibilidad (Forner, 1984), lo que ocasiona heterogeneidad entre rametos del mismo clon (Darrouy Palacios *et al.*, 2010). También existe el efecto del cultivo (efecto C),

que hace que miembros de un grupo de parientes, como un clon o una familia presenten diferencias entre ellos. El efecto C pueden ser causado por la ubicación del corte de la vareta en el orteto o la situación ambiental del momento cuando se injertó (Foster *et al.*, 1984).

En la búsqueda de la definición de descriptores para tejocote *Crataegus* spp. en un banco de germoplasma cuyo material genético fue obtenido de procedencias de los estados de México, Puebla y Chiapas y fueron producidas por injertación, los análisis de la caracterización morfológica no fueron útiles. (López-Santiago *et al.*, 2006).

La reducción de variables con el análisis de componentes principales fue adecuada ya que las dos primeras componentes permiten comprender el 59 y 72 % de la variación en cada uno de los sitios evaluados. Las características cuantitativas fueron de mayor utilidad que las cualitativas para el Análisis de Componentes Principales ya que aportaron mayor peso en los primeros dos componentes.

Los resultados obtenidos del agrupamiento mediante variables morfológicas concuerdan con lo indicado por Said *et al.* (2011), que afirma que este tipo de análisis no es del todo certero para clasificar individuos, y que un análisis que los combine con caracteres agronómicos y moleculares podría brindar un agrupamiento más certero y menor efecto ambiental.

Se debe considerar que los materiales evaluados en este estudio son silvestres, que han sido seleccionados por su desempeño en otros ensayos, pero no son materiales que han entrado en un proceso de domesticación avanzado como ocurre en los cultivos agrícolas y por tanto, no se tienen fijadas características que los distingan plenamente. Por otro lado, el portainjerto ejerce influencia sobre el injerto, debido a que son genotipos diferentes, el rameto es resultado de la interacción que se da entre ambos. Actualmente la propagación vegetativa de *Cedrela odorata* se realiza por medio de injertación, sin embargo, para obtener clones genéticamente iguales y mejorar la evaluación de caracteres morfológicos es necesario realizar enraizamiento de estacas, esto permite que se tenga un solo material genético. En *C. odorata* sólo se ha realizado un estudio de enraizamiento de estacas (Sampayo-Maldonado *et al.*, 2019), y presentó buenos resultados de enraizamiento, sin embargo, de manera operativa no existen trabajos, pese a la importancia de la especie, por lo que se requiere más investigación al respecto.

1.6 CONCLUSIONES

El diámetro, altura, rectitud, largo de hoja, ancho de hoja y ancho de folíolos secundarios fueron las variables que más caracterizan a los clones de cedro rojo producidos por injertación, ya que aportaron mayor peso a los componentes principales.

No se pudieron identificar clones en lo particular mediante los descriptores evaluados, aunque si se encontró la formación de grupos de clones con similitudes morfológicas o de crecimiento. Aunque fue notorio los efectos de interacción con el ambiente, algunos clones mantuvieron su misma agrupación entre sitios. Se obtuvo escasa agrupación de los genotipos evaluados con las procedencias geográficas de origen de los clones. El uso de portainjertos podría influir en la falta de consistencia en las características de crecimiento o morfológicas entre rametos de un clon en el mismo sitio o entre sitios.

Sin embargo, el presente estudio contribuye a la formación de bases en la caracterización morfológica de la especie y el registro de clones sobresalientes de *Cedrela odorata* ante el SNICS, que hasta la fecha en el país no existe. Para futuras investigaciones también se sugiere complementar con caracterización molecular y con la finalidad de evaluar si se presentan resultados distintos al eliminar el factor ambiental que actúa sobre los caracteres morfológicos.

CAPITULO II. PARÁMETROS GENÉTICOS E INTERACCIÓN GENOTIPO-AMBIENTE EN ENSAYOS CLONALES DE *Cedrela odorata* L.

2.1 RESUMEN

En México se han seleccionado individuos de *Cedrela odorata* L. de crecimiento superior y tolerantes al ataque de *Hypsipyla grandella* Zeller. Su uso a escala comercial requiere la evaluación de los clones seleccionados en diversas condiciones ambientales para maximizar su ganancia genética. En el año 2012 se establecieron ensayos clonales en dos ambientes diferentes, Isla, sur de Veracruz de suelo ácido, y en San Francisco, Campeche, suelo calcáreo. En cada sitio se evaluaron 90 clones propagados por injertación. El objetivo fue estimar parámetros genéticos y la interacción genotipo-ambiente (GxA) en variables de crecimiento y morfológicas del fuste, copa y hojas a siete años. En Isla los valores de heredabilidad ($0.03 < H^2_i < 0.51$ y $0.16 < H^2_c < 0.80$) superaron a los de San Francisco ($0.02 < H^2_i < 0.17$ y $0.06 < H^2_c < 0.46$), probablemente por la mayor supervivencia de Isla. Las heredabilidades más altas en ambos sitios se estimaron para la longitud del peciolulo, volumen y diámetro del fuste según el sitio. Las correlaciones fenotípicas y genéticas entre las características de crecimiento fueron altas y positivas ($r_g > 0.89$), pero entre variables de crecimiento y las de fuste, copa y hojas fueron de bajas a moderadas tanto positivas como negativas, excepto para las correlaciones entre longitud del peciolulo y las características de crecimiento en ambos ensayos. El volumen usando como criterio de selección no afectaría negativamente la respuesta de ninguna de las variables evaluadas. La GxA de las características de crecimiento fue baja; mientras la de las morfológicas variaron de nula a alta. Con la exclusión de tres de los clones más interactivos para volumen se reduce casi totalmente la GxA de esta característica y del diámetro, altura e inclinación del fuste. A pesar de las diferencias ambientales se determinó estabilidad alta en el comportamiento de los clones seleccionados, a excepción de cuatro clones interactivos que son de volumen superior en San Francisco. para evitar perdida genética se sugiere usar estos clones sólomente en sitios de Campeche, y los demás superiores en ambos sitios.

Palabras clave: control genético, correlación genética, ecovalencia, estabilidad genética, heredabilidad, interacción genotipo x ambiente, morfología.

GENETIC PARAMETERS AND GENOTYPE-ENVIRONMENT INTERACTION IN CLONAL TRIALS OF *Cedrela odorata* L.

2.2 ABSTRACT

Trees of *Cedrela odorata* L. of superior growth and tolerant to the attack of *Hypsipyla grandella* Zeller have been selected in Mexico. Its use on a commercial scale requires the evaluation of the selected clones in various environmental conditions to maximize their genetic gain. In 2012, clonal trials were established in two different environments, Isla, southern Veracruz with acidic soil, and in San Francisco, Campeche, calcareous soil. Ninety clones propagated by grafting were evaluated in each site. The objective was to estimate genetic parameters and genotype-environment interaction (GxE) in growth and morphological variables of the stem, crown and leaves at seven years of planted. In Isla the heritability values ($0.03 < H^2_i < 0.51$ and $0.16 < H^2_c < 0.80$) exceeded those of San Francisco ($0.02 < H^2_i < 0.17$ and $0.06 < H^2_c < 0.46$), probably due to the higher survival in Isla. The highest heritabilities in both sites were estimated for the length of the petiole, stem volume and diameter according to the site. The phenotypic and genetic correlations among growth characteristics were high and positive ($r_g > 0.89$), but between growth variables and stem, crown and leaf traits were low to moderate, both positive and negative, except for the correlations between petiolule length and growth variables in both trials. The volume used as a selection criterion does not negatively affect the response of none of the traits evaluated. The GxE of the growth characteristics was low; while those of the morphological traits varied from null to high. With the exclusion of the three of the most interactive clones for volume, the GxE of this characteristic and of the diameter, height and inclination of the stem is almost totally reduced. Despite the environmental differences, high stability was determined in the behavior of the selected clones, with the exception of four interactive clones that were of higher volume in San Francisco. Thus, to avoid genetic loss, it is suggested to use these clones only in Campeche sites, and the other superior ones in both sites.

Key words: ecovalence, genetic control, genetic stability, genotype-environment interaction, heritability, morphology.

2.3 INTRODUCCIÓN

El éxito en el establecimiento operativo de plantaciones forestales comerciales depende de la apropiada selección del sitio, las prácticas silvícolas que se implementen, y el germoplasma que genere individuos superiores (Ward *et al.*, 2008). El germoplasma debe provenir de material seleccionado y evaluado genéticamente con ensayos de progenies o clonales, con el fin de determinar diferencias entre familias o clones y la estimación de parámetros genéticos (White *et al.*, 2007).

La estimación de parámetros genéticos es primordial para la selección de genotipos superiores y para definir estrategias de mejoramiento (White *et al.*, 2007). Los parámetros genéticos como la heredabilidad y correlaciones genéticas determinan el control genético bajo el cual se encuentran las características de interés comercial (Ipinza y Emhart 1998). La heredabilidad estima en qué medida un carácter es transmisible a la progenie e inferir su respuesta a la selección (White *et al.*, 2007). Las correlaciones genéticas son una medida del grado de enlace genético entre dos o más caracteres en el mismo individuo, la causa principal de ello es la pleiotropía, que es la propiedad que tiene un gen de afectar a dos o más caracteres (Falconer, 2017).

Los genotipos propagados deben ser estables en diferentes ambientes, lo que se mide a través de determinar la magnitud de la interacción genotipo-ambiente (GxA). Esta interacción se puede estimar a través de correlaciones genéticas tipo B, que permiten evaluar las correlaciones genéticas de una característica entre sitios donde se han establecido los mismos genotipos (Johnson, 1997).

Como parte del programa de mejoramiento genético de especies leñosas de valor comercial del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias (INIFAP), en 1993 inició la recolección de germoplasma de *Cedrela odorata* L. Se establecieron ensayos de progenies en el Golfo y Sureste de México con el propósito de obtener líneas mejoradas de esta especie con alto potencial productivo para el centro y sur de Veracruz. Después de seleccionar los mejores genotipos se inició un programa de propagación clonal para mantener la ganancia genética y maximizan uniformidad del crecimiento. El sistema de propagación vegetativa con más éxito fue por injertación de yemas, el que fue usado para establecer ensayos para evaluar la productividad de clones con tolerancia al ataque del barrenador. Sin embargo, cada clon puede variar sustancialmente de acuerdo con el ambiente específico de cada sitio (Binkley *et al.*, 2017)

Las pruebas clonales deben ser establecidas en diferentes sitios de evaluación para estimar los efectos genéticos y ambientales, ya que la precisión de estimación de parámetros es afectada por la interacción genotipo-ambiente (GxA) (Raymond, 2011). En este caso es difícil identificar los mejores clones, aunque la heredabilidad sea alta, ya que el desempeño relativo de los clones variará de un sitio a otro (White *et al.*, 2007). Por tanto, es deseable que los parámetros genéticos como heredabilidad, las correlaciones genéticas y fenotípicas sean altos y repetibles en los diferentes sitios de evaluación (Raymond, 2011).

Cuando las características se encuentran bajo fuerte control genético responden a la selección. Pero no es adecuado seleccionar un genotipo probado en un solo sitio y utilizarlo en condiciones ambientales distintas ya que puede existir alta interacción genotipo-ambiente (White *et al.*, 2007). Por otro lado, cuando las variables morfológicas presentan baja GxA son estables entre sitios de evaluación, y pueden ser útiles como descriptores morfológicos que permiten caracterizar clones (Rocandio-Rodríguez *et al.*, 2014).

El barrenador de Meliáceas, *Hypsipyla grandella* Zeller, puede ocasionar la muerte del brote terminal, por lo que una rama crece para sustituir al líder, lo que da como resultado un tallo principal torcido (Howard y Merida, 2004). Se infiere que un árbol con fuste recto fue resistente al ataque del barrenador en su estado juvenil, por tal motivo el evaluar la inclinación del fuste puede estar asociada el nivel de resistencia de un genotipo a ataques de insecto (Briceño, 1997).

El objetivo del presente estudio fue la estimación de parámetros genéticos en dos ensayos clonales de *Cedrela odorata* L. de siete años en variables de crecimiento y características morfológicas, así como su interacción genotipo-ambiente en dos sitios de evaluación.

2.4 MATERIALES Y MÉTODOS

2.4.1 Descripción del área de estudio

Los ensayos se establecieron en dos ambientes diferentes. El primero se localiza en terrenos de la empresa “Agropecuaria Santa Genoveva” en San Francisco, Campeche (Sitio1) a 19° 33’ 26.53” Latitud Norte, 90° 01’ 33.96” Longitud Oeste, a 82 m de altitud y el clima es Aw0 (INEGI, 2008), el más seco de los cálidos subhúmedos con lluvias en verano, precipitación de 1300 mm anuales, temperatura media anual de 23° (García, 2004). El tipo de suelo presente en el sitio es Litosol y textura arcillosa y de origen calcáreo. El segundo ensayo se estableció en propiedad privada en el municipio Isla, Veracruz (Sitio 2) a 18° 04’ 50.21” Latitud Norte, 95° 32’ 0.75” Longitud Oeste, a 56 m de altitud y con clima Aw1 (w) (INEGI, 2008) intermedio de los cálidos subhúmedos, precipitación de 2500 mm anuales y temperatura media anual de 25°, con lluvias en verano (García, 2004). El tipo de suelo es Cambisol, ácido y textura arenosa (Sánchez-Monsalvo y Honorato-Salazar, 2019).

2.4.2 Diseño y establecimiento de los ensayos clonales

El material vegetal usado para el establecimiento de los ensayos clonales fue recolectado de genotipos sobresalientes de ensayos de procedencias-progenies establecidos en El Palmar, Veracruz, San Felipe Bacalar, Quintana Roo y El Tormento, Campeche (Cuadro 3.1).

Los ensayos fueron establecidos en el año 2012 durante el periodo de agosto a septiembre, en un diseño experimental de bloques completos al azar con 90 clones y seis repeticiones.

Cuadro 2.1. Genotipos de *Cedrela odorata* L. establecidos en dos ensayos en Santa Genoveva, Campeche e Isla, Veracruz evaluados para determinar parámetros genéticos

Clon	Genotipo	Procedencia [†]	Clon	Genotipo	Procedencia [†]
1	B3F12/4	Sin precisar, México	68	B9F121L3	Tuxtepec, Oaxaca
2	B3F344/1	Sin precisar, Guatemala	69	B9 F133 L8	Palenque, Chiapas
3	B3F354/2	Sin precisar, Guatemala	70	B10F42L9	Teapa, Tabasco
4	B2F11/1	Sin precisar, México	71	A4 TA558/4	Tuxtepec, Oaxaca
5	B2F5/4	Sin precisar, México	72	A4 TA558/6	Tuxtepec, Oaxaca
6	B1F11/1	Calakmul, Campeche	73	A3 MI546/5	Tezonapa, Veracruz
7	B1F11/2	Calakmul, Campeche	74	A3 MI546/6	Tezonapa, Veracruz
8	B1F11/3	Calakmul, Campeche	76	A6 CI537/2	Tezonapa, Veracruz
10	B1F16/4	Calakmul, Campeche	79	B2 LA540/3	Tezonapa, Veracruz
13	B1F126/1	Calakmul, Campeche	80	B2 LA540/5	Tezonapa, Veracruz
16	B1F157/3	Zona Maya	82	B2 AA549/3	Tezonapa, Veracruz
17	B1F160/3	Zona Maya	83	C2 TA558/6	Tuxtepec, Oaxaca
19	B2F126/4	Calakmul, Campeche	85	C2 AI539/1	Tezonapa, Veracruz
23	B2F125/2	Calakmul, Campeche	86	C2 AI539/2	Tezonapa, Veracruz
24	B2F125/4	Calakmul, Campeche	87	B6 PA217/5	Tezonapa, Veracruz
27	B2F417/2	Yucatán	89	B7 SA555/5	Tuxtepec, Oaxaca
30	B5F197/2	Bacalar, Quintana Roo	90	C6 TA557/4	Lombardo, Oaxaca
39	COT39	Desconocida	93	C4 CI537/2	Tezonapa, Veracruz
41	B1F30L4	Cárdenas, Tabasco	94	C4 MI560/2	Tezonapa, Veracruz
42	B1F33L7	Cárdenas, Tabasco	95	C3 SA555/3	Tuxtepec, Oaxaca
43	B1 F133 L12	Palenque, Chiapas	96	A3 MI546/3	Tezonapa, Veracruz
44	B2F177L7	Papantla, Veracruz	97	A4 TA558/1	Tuxtepec, Oaxaca
45	B2F20L8	Teapa, Tabasco	98	A4 AI547/5	Tezonapa, Veracruz
46	B2 F10 L10	Cárdenas, Tabasco	99	A4 LA642/3	Tezonapa, Veracruz
47	B3F172L1	Papantla, Veracruz	100	A7 MI560/5	Tezonapa, Veracruz
48	B3F128L4	Tinaja, Veracruz	101	B4 PA210/1	Tezonapa, Veracruz
49	B3F20L5	Teapa, Tabasco	102	B4 VA563/6	Tierra Blanca, Veracruz
50	B3F82L8	Cardel, Tabasco	103	B6 VA571/3	Golfo, Veracruz
51	B3 F5 L10	Cárdenas, Tabasco	104	B6 PA217/3	Tezonapa, Veracruz
52	B4F54L1	Misantla, Veracruz	105	B6 SA559/3	Tuxtepec, Oaxaca
53	B4 F44 L3	Cárdenas, Tabasco	106	B2 VA544/1	Tezonapa, Veracruz
54	B4F116L3	Tuxtepec, Oaxaca	107	B7 SA555/1	Tuxtepec, Oaxaca
55	B4F40L4	Tuxtlas, Veracruz	108	C1 LA642/5	Tezonapa, Veracruz
56	B4F101L4	Tuxtlas, Veracruz	110	C3 LI554/3	Tezonapa, Veracruz
57	B5F36L2	Cárdenas, Tabasco	111	C5 LA541/3	Tezonapa, Veracruz
58	B5F20L5	Teapa, Tabasco	112	C5 VA581/1	Golfo, Veracruz
59	B5F41L5	Tezonapa, Veracruz	113	C7 VA573/1	Golfo, Veracruz
60	B5F122L7	Tuxtepec, Oaxaca	114	C7 AI547/4	Tezonapa, Veracruz
61	B6F36L9	Cárdenas, Tabasco	115	C7 CA553/1	Tezonapa, Veracruz
62	B7F5L1	Cárdenas, Tabasco	116	A3 MI546/1	Tezonapa, Veracruz
63	B7F48L1	Cárdenas, Tabasco	117	C2 AI539/5	Tezonapa, Veracruz
64	B7F10L3	Cárdenas, Tabasco	118	C6 VA578/3	Comalapa, Chiapas
65	B7F96L9	Tuxtlas, Veracruz	120	C4 CI537/5	Tezonapa, Veracruz
66	B8F161L2	Papantla, Veracruz	121	F122B10L6	Tuxtepec, Oaxaca
67	B8F14L6	Cárdenas, Tabasco	122	F14B10L5	Cárdenas, Tabasco

[†]Procedencia: Lugar geográfico dentro de la distribución natural de una especie que representa el sitio de origen del germoplasma.

2.4.3 Variables evaluadas

Los descriptores morfológicos de *C. odorata* fueron evaluados como se indica en Méndez y Sánchez (2012). Para medir variables de hojas se tomaron cuatro sin daños por insectos de la parte media de la copa. Se evaluó una muestra por cada punto cardinal del árbol y se promediaron los datos. Las muestras se colocaron en bolsas de papel para su resguardo temporal.

2.4.3.1 Caracteres cuantitativos

A. Variables de crecimiento:

Altura total (ALT) medida con un estadal y diámetro normal (DIAM, a 1.3 m de altura del fuste) con una cinta diamétrica. Se estimó el volumen del fuste con la ecuación de Sánchez y García (2009): $VOL = (0.000065659) * (DIAM)^{1.768431077} * (ALT)^{1.137733502}$.

B. Rectitud del fuste:

Con la desviación del fuste respecto a la línea vertical que éste debería seguir. Se usó la aplicación Spirit level de un celular colocado a 1.5 m de altura del sobre el árbol; la observación fue expresada en grados, los árboles con ángulo igual o cercano a 90° son más rectos.

C. Caracteres morfológicos de hojas:

Con cinta graduada se registró: Largo de la hoja (cm), desde la base del peciolo hasta la punta de la hoja, ancho de la hoja (cm), por la parte media de la hoja y longitud del peciolo (cm). Mientras que con un vernier: Longitud del peciolulo (mm), longitud de los folíolos (mm) y ancho de los folíolos secundarios (mm). Otras: Número de pares de folíolos secundarios e índice de forma del folíolo secundario: relación entre largo y ancho de los folíolos.

2.4.3.2 Caracteres cualitativos

A Forma del fuste: a la altura de 1.30 m: se contó el número de caras y se clasificó en:

1. Pentagonal: cinco caras ligeramente planas.
2. Romboide: cuatro caras planas.
3. Deltoide: tres caras planas.
4. Elipsoide: de forma elíptica.
5. Ovada: forma de huevo y tiene la base más amplia que el ápice.
6. Semicircular: dos caras, una de forma redondeada y otra ligeramente plana.
7. Circular, que es la más deseable.

B. Tipo de ramificación:

1. Monopódica: fuste principal bien definido desde la base a la punta; lo más deseable.
2. Simpódica: dos ramas principales, una más gruesa que la otra.
3. Dicotómica: dos ramas superiores del mismo grosor.
4. Policotómica: más de dos ramas principales.

C. Orientación de los folíolos secundarios:

1. Hacia arriba, 2. Hacia afuera y 3. Hacia abajo.

D. Arreglo de los folíolos secundarios

1. Alternos: un folíolo por nudo.
2. Opuestos: dos folíolos por nudo.
3. Alternos-opuestos: presenta ambos tipos de arreglos.

E. Forma del folíolo secundario

1. Falcada: en forma de hoz.
2. Lanceolada: base ligeramente más amplia que el ápice.
3. Ovada: en forma de huevo, la base es mucho más amplia que el ápice y recta.
4. Elíptica: parte media más ancha que la base y el ápice.
5. Oblonga: base, centro y ápice del mismo grosor.

F. Forma de la base del folíolo secundario:

1. Oblicua: base asimétrica.
2. Redondeada: los márgenes de la lámina y de la base forman un arco continuo.
3. Atenuada: márgenes de entre 45°-90°.

G. Forma del ápice del folíolo secundario

1. Agudo: márgenes rectos, en ángulo de 45-90 grados.
2. Mucronado: termina en proyección corta y aguda.
3. Cuspidado: termina gradualmente en punta aguda.
4. Caudado: punta larga que termina en un ángulo menor de 45°.
5. Aristado: termina en punta prolongada y recta.

2.4.4 Análisis estadístico

Con la finalidad de obtener los componentes de varianza se realizaron análisis para cada sitio por separado y en conjunto con el procedimiento MIXED del paquete estadístico SAS (SAS Institute Inc., 2002). Se usó el algoritmo de máxima verosimilitud restringida para la estimación de varianza (Littell *et al.*, 2006). El modelo estadístico usado fue:

$$Y_{ijkl} = \mu + S_i + B_{j(i)} + P_k + SP_{ik} + BP_{ijk} + C_{l(k)} + SC_{ikl} + \varepsilon_{ijkl}$$

Dónde: Y_{ijkl} es el valor de la observación del l -ésimo clon de la j -ésima procedencia en el k -ésimo bloque (repetición) en el i -ésimo sitio, μ es la media poblacional, S_i es el efecto fijo del i -ésimo sitio, $B_{j(i)}$ es el efecto fijo del bloque anidado en el i -ésimo sitio, P_k es el efecto fijo de la k -ésima procedencia, SP_{ik} es el efecto fijo de la interacción entre el i -ésimo sitio con la k -ésima procedencia, BP_{ijk} es el efecto fijo de la interacción del j -ésimo bloque anidado en el i -ésimo sitio con la k -ésima procedencia, $C_{l(k)}$ es el efecto aleatorio del l -ésimo clon anidado en la k -ésima procedencia y SC_{ikl} es el efecto aleatorio de la interacción del i -ésimo sitio y el l -ésimo clon anidado en la k -ésima procedencia, ε_{ijkl} es el error asociado a dichos efectos.

Se realizó el análisis por sitio debido a las diferencias entre los ensayos. Se uso un modelo similar al análisis en conjunto, sin los efectos de los sitios y sus interacciones:

$$Y_{ijkl} = \mu + B_j + P_k + BP_{jk} + C_{l(k)} + \varepsilon_{ijkl}$$

2.4.5 Estimación de parámetros genéticos

Con los valores de varianza se estimó la heredabilidad en sentido amplio para rametos (H_i^2) y de la media de clones (H_c^2) mediante las siguientes ecuaciones (Muranty *et al.*, 1998):

$$H_i^2 = \sigma_c^2 / (\sigma_c^2 + \sigma_e^2)$$

$$H_c^2 = \sigma_c^2 / [\sigma_c^2 + \left(\frac{\sigma_e^2}{b}\right)]$$

Donde b es la media armónica del número de bloques, 4.09 y 5.61 para el sitio 1 y 2.

El error estándar de la heredabilidad fue calculado con Falconer (2017):

$$\sigma(H^2) = \sqrt{\frac{(2(1 + (na - 1)H^2))^2}{(na(na - 1)(nc - 1))}}$$

Donde: H^2 es la heredabilidad, na : número de árboles por clon, nc : número de clones

Se calcularon correlaciones fenotípicas mediante la correlación de Pearson a través del procedimiento CORR de SAS (SAS Institute Inc., 2002), y las correlaciones genéticas (r_{gxy}) calculadas a partir de las fórmulas descritas por Falconer (2017):

$$r_{g(x,y)} = \frac{Cov_{c(x,y)}}{\sqrt{\sigma_{c(x)}^2 \sigma_{c(y)}^2}}$$

Donde: $\sigma_{c(x)}^2$ y $\sigma_{c(y)}^2$ son las varianzas de clones para estas y la $Cov_{c(x,y)}$ es la covarianza entre la variable x y la y , estimada como:

$$\text{Cov}_{c(x,y)} = \frac{\sigma_{c(x+y)}^2 - (\sigma_{c(x)}^2 + \sigma_{c(y)}^2)}{2}$$

Donde $\sigma_{c(x+y)}^2$ es la varianza de clones de la suma de las variables x e y.

Se calculó el error estándar de las correlaciones genéticas usando la fórmula:

$$\text{EE}(r_g) = 1 - r_g^2 \sqrt{\frac{\text{EE}(H_x^2)\text{EE}(H_y^2)}{2(H_x^2 H_y^2)}}$$

Donde $\text{EE}(H_x^2)$ y $\text{EE}(H_y^2)$ es el error estándar de la variable x e y (Falconer, 2017).

Para evaluar el desempeño de los clones en ambos sitios de estudio se estimó la interacción Genotipo-Ambiente (GxA). Con el fin de remover los efectos de escala se estandarizaron los datos mediante el procedimiento STANDARD de SAS (Hodge *et al.*, 1996). Una vez hecho esto, se calcularon los componentes de varianza con el procedimiento MIXED de SAS y estimar correlaciones genéticas tipo B (Yamada, 1962):

$$r_B = \frac{\sigma_c^2}{\sigma_c^2 + \sigma_{sc}^2}$$

Donde σ_c^2 es la varianza de clones y σ_{sc}^2 es la varianza de la interacción sitio x clon.

Se calculó la contribución relativa de cada clon a la GxA mediante el método de ecovalencia (Wricke, 1962) con el fin de conocer los genotipos más inestables:

$$W_i = \sum_{j=1}^n (Y_{ij} - Y_{i.} - Y_{.j} + Y_{..})^2$$

Donde W_i es la ecovalencia del i -ésimo clon, Y_{ij} es la posición jerárquica del i -ésimo clon en el j -ésimo sitio, $Y_{i.}$ Es la media del i -ésimo clon en el j -ésimo sitio, $Y_{.j}$ es la media del j -ésimo sitio y $Y_{..}$ es la media general.

El volumen fue utilizado para determinar el valor de ecovalencia y la contribución a la interacción genotipo ambiente. Se evaluó el efecto de la exclusión de los clones más interactivos sobre la estimación de los parámetros heredabilidad y correlaciones genéticas tipo B.

2.5 RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Los valores medios fueron más altos para la mayoría de las características en el sitio 1 (Santa Genoveva Campeche), que en el sitio 2 (Isla, Veracruz), excepto en inclinación, ancho de hoja, longitud del peciolo y del peciolulo (Cuadro 3.2). Los valores mayores en el sitio 1 se pueden atribuir a que durante los primeros años de la plantación se aplicó riego por goteo; al haber mayor disponibilidad de agua se obtiene más crecimiento (Huber y Trecaman, 2004). Asimismo, con la mayor mortandad en el sitio 1 (supervivencia 79 % vs. 94 %), los individuos dispusieron de menor competencia para desarrollarse (Sánchez-Vargas *et al.*, 2004). El sitio 1 presentó valores menores de heredabilidad presumiblemente por contar con menor número de individuos. Los problemas de supervivencia en este ensayo fueron en parte debido a un exceso de agua por problemas técnicos con una fuga en el sistema de riego, dado que los individuos se ven afectados en suelos anegados (Cater, 1945).

Cuadro 2.2. Valores medios, mínimos y máximos para variables evaluadas en *Cedrela odorata* L. en dos ensayos clonales en San Francisco, Campeche (Sitio 1) e Isla, Veracruz (Sitio 2).

Variable	Ensayo 1			Ensayo 2		
	Media	Mínimo	Máximo	Media	Mínimo	Máximo
Diámetro (cm)	16.0	6.7	26.3	11.0	3.3	18.4
Altura (m)	8.5	4.0	12.0	6.3	3.0	10.0
Volumen (dm ³)	110.0	10.0	321.0	40.0	1.9	137.0
Inclinación del fuste (cm)	6.5	0.5	30.4	9.7	0.5	38.5
Forma del fuste	4.4	1.0	7.0	4.5	1.0	7.0
Tipo ramificación	2.2	1.0	4.0	2.2	1.0	4.0
Longitud de hoja (cm)	35.3	21.5	51.1	31.1	18.9	51.8
Ancho de hoja (cm)	16.5	11.5	22.6	16.9	10.6	23.5
Longitud de peciolo (cm)	6.1	3.2	9.8	6.4	3.8	9.5
Longitud del peciolulo (mm)	8.3	2.7	18.4	7.5	2.5	16.1
Orientación de foliolo sec.	2.0	1.0	3.0	2.4	1.0	3.0
Arreglo de foliolo secundario	1.5	1.0	3.0	1.5	1.0	3.0
Número pares de foliolo sec.	8.1	5.0	12.0	8.4	5.8	12.5
Longitud de foliolo sec.(mm)	88.0	58.0	116.0	82.0	52.0	158.0
Ancho de foliolo sec. (mm)	31.7	20.1	57.7	30.9	17.2	46.3
Índice forma foliolo secundario †	2.8	1.5	3.8	2.7	1.7	4.0
Forma de foliolo secundario	2.1	1.3	4.3	2.0	1.0	4.3
Forma ápice de foliolo secundario	1.4	1.0	3.0	1.5	1.0	3.0
Forma base de foliolo secundario	2.0	1.0	5.0	1.9	1.0	5.0

†Índice de forma de foliolo secundario (largo/ancho)

Los árboles del sitio 2 presentaron mayor inclinación. Aunque no se realizó una evaluación del daño por *H. grandella* en los primeros tres años, que es cuando ocurren más ataques (Navarro *et al.*, 2004); puede inferirse que hubo mayor afectación por el barrenador antes de esta medición, ya que este insecto ocasiona bifurcación, deformación el fuste y la pérdida de crecimiento (Cornelius y Watt, 2003; Wightman *et al.*, 2005).

En el sitio 1 se encontraron valores de diámetro y volumen más altos que en un ensayo de progenies a los 7 años en el Palmar, Ver. que presentó altura media de 8.5 m, diámetro de 11 cm y volumen de 60 dm³ (Hernández-Máximo *et al.*, 2016). En el sitio 2 estos valores fueron menores.

2.5.1 Heredabilidad por sitio individual y clonal

Los niveles más bajos de heredabilidad tanto individual como clonal y de coeficiente de varianza genética se encontraron en el sitio 1. Esto puede atribuirse a la mayor mortandad de individuos en este ensayo (Cuadro 3.3), ya que eso ocasiona un menor tamaño de muestra y mayor heterogeneidad en los espacios de crecimiento.

El control genético de las variables evaluadas fue de bajo a moderado. En el sitio 1 la heredabilidad estimada para rametos en diámetro, altura y volumen tuvieron valores de H_i^2 de 0.09, 0.05 y 0.07 y para heredabilidad media de clones H_c^2 0.28, 0.19 y 0.24, el valor más bajo lo presentó tipo de ramificación con $H_i^2=0.02$ y $H_c^2=0.06$, la más alta fue la de longitud del peciolulo para $H_i^2=0.17$ y $H_c^2=0.40$, el ancho de folíolos secundarios también presentó valores altos de $H_i^2=0.15$ y $H_c^2=0.41$ e índice de forma del folíolo secundario con valores de $H_i^2=0.11$ y $H_c^2=0.34$. Los valores de heredabilidad para rametos en el sitio 2 del diámetro, altura y volumen fueron H_i^2 de 0.09, 0.15 y 0.20 y para clones los valores fueron H_c^2 0.35, 0.49 y 0.58. Aquí el menor valor de heredabilidad lo presentaron el tipo de ramificación y la forma del fuste con $H_i^2=0.03$ y $H_c^2=0.16$, la más alta fue la de longitud del peciolulo (al igual que en el sitio 1) para $H_i^2=0.51$ y $H_c^2=0.86$, también para el ancho de folíolos secundarios se estimó alto control genético, $H_i^2=0.41$ y $H_c^2=0.80$.

Cuadro 2.3. Heredabilidad a nivel individual (H_i^2), a nivel clonal (H_c^2) y coeficiente de variación genética (CV_G) por sitio en dos ensayos clonales de *Cedrela odorata* L. de 7 años.

Variable	Sitio 1			Sitio 2		
	H_i^2	H_c^2	CV_G	H_i^2	H_c^2	CV_G
Diámetro	0.09 (0.04)	0.28 (0.06)	6.6	0.09 (0.05)	0.35 (0.04)	9.6
Altura	0.05 (0.04)	0.19 (0.05)	1.3	0.15 (0.04)	0.49 (0.05)	2.5
Volumen	0.07 (0.04)	0.24 (0.06)	203.0	0.20 (0.05)	0.58 (0.05)	220.0
Inclinación	0.10 (0.04)	0.31 (0.06)	63.0	0.06 (0.03)	0.27 (0.05)	87.0
Forma del fuste	0.07 (0.04)	0.23 (0.06)	9.2	0.03 (0.03)	0.16 (0.04)	4.5
Tipo de ramificación	0.02 (0.04)	0.06 (0.05)	0.6	0.03 (0.03)	0.16 (0.04)	0.9
Longitud de hoja	0.09 (0.04)	0.29 (0.06)	7.1	0.24 (0.05)	0.64 (0.04)	15.5
Ancho de hoja	0.07 (0.04)	0.23 (0.06)	1.5	0.24 (0.05)	0.64 (0.04)	4.8
Longitud peciolo	0.11 (0.04)	0.34 (0.06)	2.5	0.22 (0.05)	0.61 (0.04)	3.4
Longitud del peciolulo	0.17 (0.03)	0.46 (0.06)	14.2	0.51 (0.05)	0.86 (0.02)	31.6
Número de pares de fol. sec.	0.09 (0.04)	0.30 (0.06)	1.3	0.13 (0.04)	0.46 (0.05)	1.6
Longitud del foliolo sec.	0.09 (0.04)	0.29 (0.06)	11.8	0.25 (0.05)	0.65 (0.04)	31.1
Ancho del foliolo sec.	0.15 (0.04)	0.41 (0.06)	9.6	0.41 (0.05)	0.80 (0.03)	24.8
Índice de forma del fol. sec.	0.11 (0.04)	0.34 (0.06)	0.5	0.35 (0.05)	0.75 (0.03)	1.6

Error estándar de H^2 entre paréntesis. $CV_G = (\sigma_c^2 / \bar{x})100$.

Los valores de heredabilidad fueron más bajos que los reportados por Sampayo-Maldonado *et al.* (2019) en un ensayo clonal de dos años generado por injertos de yemas, que reporta valores de H_i^2 de 0.19, 0.26 y 0.19 y para H_c^2 0.74, 0.81 y 0.74 para diámetro normal, altura y volumen; en dicha evaluación hubo mayor número de rametos por clon evaluados. Los valores reportados por Lahera *et al.* (1994) de H_c^2 0.85 para altura y 0.62 para diámetro, en un ensayo clonal a 14 los años establecido por injertación, donde evaluaron de 3 a 5 rametos por clon en Guisa, Cuba.

En una evaluación de la altura realizado a un año en los ensayos clonales estudiados se obtuvo H_i^2 0.08 y de H_c^2 fue 0.33 y coeficiente de variación genética (CV_G) de 7 % para Santa Genoveva, y H_i^2 0.20 y H_c^2 de 0.31 y CV_G de 12 % en el ensayo en Isla (Salazar *et al.*, 2015).

Aunque los resultados fueron de una etapa muy juvenil, no son muy diferentes a los que se estimaron en el presente estudio a 7 años de edad.

La variación en valores de heredabilidad en el presente estudio se puede deber en cierta medida a la edad en que ésta fue estimada, el manejo y supervivencia que tuvieron los ensayos y el número de rametos establecidos. Al haber pocos individuos se reduce el tamaño de muestra, se disminuye la precisión de la estimación o se incrementa la variabilidad microambiental, ya que no se tiene la misma competencia entre las plantas cuando no hay 100 % de supervivencia (Falconer, 2017). Asimismo, Salaya-Domínguez *et al.* (2014) en *Pinus patula* Schiede ex Schltdl. *et* Cham. determinaron mayor control genético con la existencia de menor variabilidad ambiental y mayor supervivencia.

En un ensayo de progenies de *Cedrela odorata* se reporta niveles bajos de heredabilidad en rectitud del fuste ($h_i^2= 0.12$ y $h_f^2= 0.21$), lo que se atribuye a alta mortandad o al método usado para evaluar la rectitud (Hernández-Máximo *et al.*, 2016). El control genético de inclinación del presente estudio fue de $h_i^2=0.10$ y 0.06 y $h_f^2= 0.21$ y 0.27 para el sitio 1 y 2, es decir también valores bajos. En programas de mejoramiento se busca que los fustes tengan mayor rectitud (menor inclinación).

Volumen, inclinación, longitud del peciolulo y longitud de foliolos secundarios presentaron variabilidad genética (>10%) en ambos sitios, siendo mayores en el sitio 2. Además, en este sitio longitud de hoja y ancho de foliolos secundarios. Un mayor valor de CV_G está asociado con mayor potencial de ganancia genética por selección (Houle, 1992). En esta investigación los valores de CV_G son mayores que los ensayos de progenies reportados por Hernández-Máximo *et al.* (2016).

2.5.2 Correlaciones genéticas y fenotípicas

En los dos sitios las correlaciones genéticas y fenotípicas obtenidas entre diámetro, altura y volumen fueron altas y positivas. El sitio 1 presentó valores de 0.76 a 0.90 en correlaciones fenotípica, y 0.93 a 0.97 en r_g . En el sitio 2 las correlaciones fenotípicas variaron de 0.74 a 0.97 y las r_g fueron de 0.74 a 1.00 (Cuadro 3.4 y 3.5). Esto indica que al seleccionar por altura o diámetro se obtendrá una respuesta correlacionada alta en volumen; aunque es más fácil y económica de medir el diámetro. Estos datos coinciden con los reportados por Hernández-Máximo *et al.* (2016), que en progenies a la edad de 11 años encontraron correlaciones genéticas en variables de crecimiento de 0.81 a 0.99, así como con Sánchez *et al.* (2003) que a los cinco años reportan valores de 0.91 a 0.95.

Sin embargo, es necesario tomar en cuenta también la inclinación del fuste ya que un árbol seleccionado deberá tener alto crecimiento e inclinación reducida. La rectitud o inclinación del fuste puede estar influenciada por la respuesta a los ataques del barrenador de yemas (Sierra *et al.*, 1999).

Las variables inclinación, tipo de ramificación y forma del fuste presentaron correlación negativa con variables de crecimiento en ambos sitios. Los individuos con mayor diámetro, altura y volumen tendrán menor inclinación, menor ramificación y fuste rectos (mejor conformación), ya que se calificó con valor de 1 la mejor forma del fuste y tipo de ramificación. Aunque también es probable que los valores de inclinación y tipo de ramificación observados estén asociados a la respuesta emitida ante el ataque del barrenador más que a los genes que controlen la rectitud del fuste. El ataque del barrenador induce la emisión de brotes laterales y como consecuencia el fuste se ramifica y deforma (Hilje y Cornelius, 2001).

Entre variables de crecimiento y morfológicas las correlaciones fueron muy variables, tanto positivas de moderadas a bajas, así como negativas y bajas. La correlación entre longitud del peciolulo con diámetro, altura y volumen en el sitio 1 fue de 0.45, 0.20 y 0.48, respectivamente; y las del sitio 2 de 0.24, 0.49 y 0.32, consideradas como moderadas, pero en grado diferente para altura y diámetro. Esto indica que la longitud del peciolulo puede servir para la selección de individuos con características de crecimiento superiores, al menos en una primera etapa de selección de genotipos, antes de las pruebas de campo.

En el sitio 1 la correlación genética entre índice de forma del foliolo secundario fue moderada y positiva con altura y volumen (0.50 y 0.61). Un mayor índice de forma del foliolo secundario denota foliolos más delgados y alargados, lo que indicaría que árboles de este tipo tendrían valores mayores de altura y volumen. Sin embargo, en el sitio 2 las correlaciones fueron casi nulas (0.02, 0.09 y -0.07).

La correlación entre número de pares de foliolos secundarios y ancho del foliolo secundario resultó alta y negativa con valor de -0.95 en el sitio 1, a diferencia del ensayo 2 que fue de -0.16. La mayoría de las correlaciones fenotípicas y genéticas presentaron diferencias entre los dos sitios. Aunque hubo algunas que fueron consistentes en ambos sitios, tal es el caso de variables de crecimiento, longitud de hoja con longitud del foliolo secundario, longitud del peciolo con índice de forma del foliolo secundario, longitud del foliolo secundario con ancho de foliolo secundario e índice de forma del foliolo secundario y ancho del foliolo secundario.

Las diferencias en correlaciones genéticas entre sitios se han reportado en *Pinus patula* (Morales-González *et al.*, 2013). Por su parte, Bohren *et al.* (1966) explica esto como "respuesta correlacionada asimétrica", la que puede deber a un cambio en las frecuencias genéticas entre ambos ensayos de esas variables.

Cuadro 2.4. Correlaciones genéticas (debajo de la diagonal) y fenotípicas (sobre la diagonal) de variables evaluadas en un ensayo clonal de *Cedrela odorata* L. a los 7 años en Santa Genoveva, Campeche (Sitio 1).

	DIAM	ALT	VOL	INCLI	FFUS	TRAM	LHOJA	AHOJA	LP	LPU	NPFS	LFS	AFS	IFFS
DIAM		0.76	0.96	-0.14	-0.27	-0.21	0.09	-0.03	0.07	0.10	-0.10	0.02	0.09	-0.09
ALTURA	0.91 (0.03)		0.84	-0.17	-0.23	0.02	0.15	-0.08	0.07	0.06	-0.11	0.04	0.09	-0.06
VOL	0.97 (0.01)	0.93 (0.02)		-0.16	-0.23	-0.15	0.10	-0.05	0.08	0.11	-0.12	0.01	0.09	-0.1
INCLI	-0.44 (0.11)	-0.35 (0.14)	-0.71 (0.07)		-0.01	-0.03	0.02	-0.02	-0.05	-0.01	-0.04	-0.03	0.10	-0.14
FFUS	-0.34 (0.14)	-0.65 (0.11)	-0.33 (0.15)	-0.28 (0.14)		0.07	-0.04	0.04	-0.05	0.04	0.06	0.03	-0.02	0.04
TRAM	-1.00 (0.03)	-0.72 (0.16)	-0.93 (0.04)	-0.18 (0.25)	-0.97 (0.02)		-0.08	-0.07	-0.04	-0.04	-0.02	-0.02	-0.07	0.06
LHOJA	-0.07 (0.14)	0.52 (0.12)	-0.04 (0.15)	0.59 (0.09)	-0.29 (0.14)	0.59 (0.17)		0.61	0.54	0.31	0.31	0.56	0.36	0.13
AHOJA	0.00 (0.16)	0.44 (0.15)	-0.19 (0.16)	-0.10 (0.15)	-0.36 (0.15)	-0.39 (0.25)	0.72 (0.07)		0.36	0.29	0.21	0.73	0.48	0.15
LP	-0.03 (0.13)	0.26 (0.15)	0.17 (0.13)	-0.26 (0.11)	-0.17 (0.14)	0.18 (0.24)	0.41 (0.11)	-0.17 (0.12)		0.25	-0.14	0.24	0.23	-0.01
LPU	0.45 (0.09)	0.20 (0.13)	0.48 (0.09)	-0.75 (0.05)	0.27 (0.11)	-1.00 (0.00)	-0.33 (0.10)	-0.09 (0.14)	0.32 (0.09)		-0.10	0.24	0.33	-0.16
NPFS	0.02 (0.14)	0.25 (0.16)	-0.36 (0.13)	0.66 (0.07)	-0.04 (0.15)	N.E.	0.13 (0.13)	0.00 (0.12)	-0.30 (0.14)	-0.95 (0.01)		0.12	-0.20	0.33
LFS	0.16 (0.14)	0.44 (0.14)	0.18 (0.15)	-0.34 (0.12)	-0.13 (0.15)	-0.33 (0.24)	0.40 (0.11)	-0.11 (0.15)	-0.27 (0.12)	-0.28 (0.10)	-0.32 (0.12)		0.57	0.29
ASEC	0.01 (0.12)	0.03 (0.14)	-0.07 (0.13)	-0.03 (0.11)	-0.39 (0.11)	-0.71 (0.11)	0.43 (0.09)	0.84 (0.04)	0.11 (0.11)	0.35 (0.08)	-0.48 (0.09)	0.52 (0.08)		-0.59
IFFS	0.12 (0.13)	0.50 (0.12)	0.31 (0.13)	-0.38 (0.11)	0.49 (0.11)	0.89 (0.05)	-0.17 (0.12)	1.02 (0.09)	-0.38 (0.10)	-0.63 (0.06)	0.17 (0.12)	0.21 (0.12)	-0.73 (0.05)	

DIAM=Diámetro, ALT=Altura, VOL=Volumen, INC=Inclinación, FFUS=Forma del fuste, TRAM= Tipo de ramificación LHOJA y AHOJA=Longitud y ancho de hoja, LP y LPU =Longitud de peciolo y de peciolulo, NPFS=Número de pares de foliolos secundarios, LFS, AOFs y IFFS= Longitud, ancho e índice de forma de foliolo secundario (largo/ancho). N.E. No estimable.

Cuadro 2.5. Correlaciones genéticas (debajo de la diagonal, error estándar de las correlaciones genéticas) y fenotípicas (sobre la diagonal) de variables evaluadas en un ensayo clonal de *Cedrela odorata* L. a los 7 años en Isla, Veracruz (Sitio 2).

	DIAM	ALT	VOL	INC	FFU	TRA	LH	AH	LP	LPU	NPFS	LFS	AFS	IFFS
DIAM		0.74	0.97	-0.13	-0.29	-0.22	0.22	0.07	0.17	0.16	0.13	0.08	0.02	0.05
ALTURA	0.88 (0.01)		0.86	-0.20	-0.22	-0.12	0.15	0.06	0.13	0.18	0.08	0.04	0.02	0.00
VOL	1.00 (0.00)	0.89 0.01		-0.16	-0.26	-0.17	0.21	0.05	0.16	0.16	0.12	0.06	0.00	0.04
INC	-0.43 (0.06)	-0.76 0.04	-0.52 (0.06)		-0.07	-0.03	0.01	0.1	0.11	0.01	-0.05	0.13	0.12	-0.01
FFU	-0.46 (0.07)	-0.26 0.11	-0.45 (0.08)	0.39 (0.13)		0.04	-0.06	-0.04	-0.02	-0.01	-0.08	-0.06	-0.01	-0.05
TRA	-0.56 (0.07)	-0.60 0.07	-0.66 (0.06)	-0.07 (0.15)	0.14 (0.19)		-0.07	-0.07	-0.12	-0.09	0.03	-0.03	-0.08	0.06
LH	0.44 (0.04)	0.14 0.06	0.41 (0.04)	0.05 (0.07)	-0.43 (0.08)	-0.31 0.09		0.46	0.39	0.24	0.47	0.55	0.44	0.05
AH	-0.02 (0.05)	-0.13 0.06	-0.05 (0.05)	0.04 (0.08)	-0.43 (0.08)	-0.23 0.09	0.61 (0.03)		0.36	0.33	0.15	0.73	0.43	0.21
LP	0.15 (0.05)	0.04 (0.06)	0.15 (0.05)	0.65 (0.05)	-0.02 (0.09)	-0.17 0.10	0.49 (0.04)	0.56 (0.03)		0.32	-0.06	0.34	0.30	-0.01
LPU	0.24 (0.03)	0.49 (0.03)	0.32 (0.03)	-0.15 (0.04)	0.16 (0.09)	-0.26 0.05	0.26 (0.03)	0.32 (0.03)	0.20 (0.03)		-0.04	0.19	0.31	-0.14
NPFS	0.18 (0.06)	-0.29 (0.07)	0.03 (0.06)	-0.17 (0.09)	-0.85 (0.03)	0.14 0.12	0.27 (0.06)	-0.30 (0.05)	-0.33 (0.06)	-0.16 (0.04)		0.17	-0.03	0.19
LFS	-0.03 (0.05)	-0.19 (0.05)	-0.10 (0.05)	0.20 (0.07)	0.13 (0.09)	-0.38 0.08	0.57 (0.03)	0.99 (0.00)	0.53 (0.03)	0.10 (0.03)	-0.26 (0.05)		0.57	0.31
AFS	-0.05 (0.03)	0.09 (0.04)	-0.01 (0.04)	0.33 (0.05)	-0.24 (0.06)	-0.14 0.07	0.58 (0.02)	0.62 (0.02)	0.54 (0.03)	0.44 (0.02)	-0.26 (0.04)	0.53 (0.02)		-0.58
IFFS	0.02 (0.04)	0.09 (-0.23)	-0.07 (0.04)	-0.30 (0.06)	0.41 (0.06)	-0.17 0.08	-0.23 (0.04)	0.06 (0.04)	-0.26 (0.04)	-0.42 (0.02)	0.04 (0.05)	0.159 (0.04)	-0.74 (0.01)	

DIAM=Diámetro, ALT=Altura, VOL=Volumen, INC=Inclinación, FFUS=Forma del fuste, TRAM= Tipo de ramificación LHOJA y AHOJA=Longitud y ancho de hoja, LP y LPU =Longitud de peciolo y de peciolulo, NPFS=Número de pares de folíolos secundarios, LFS, AOFs y IFFS= Longitud, ancho e índice de forma de foliolo secundario (largo/ancho).

2.5.3 Estabilidad genética entre sitios

Los resultados del análisis de correlaciones genéticas tipo B (r_B) tuvieron variaciones de 0.29 hasta 1.00, la variable longitud del peciolo fue la menos estable y la forma del fuste, ramificación e inclinación las más estables (Cuadro 3.6). De acuerdo con Robertson (1959) un valor de $r_B > 0.8$ indica reducida GxA y un comportamiento estable en la característica de interés entre ambos sitios de evaluación.

Las variables evaluadas presentaron r_B por encima de 0.80 fueron inclinación y forma del fuste, tipo de ramificación, longitud del peciolulo, número de pares de foliolos secundarios y longitud y ancho del foliolo secundario. Características que presentaron valores de aceptables (0.74 a 0.79) fueron diámetro, altura, volumen, índice de forma del foliolo secundario. Las variables con valores más bajos resultaron longitud de hoja (0.64), ancho de hoja (0.53) y longitud de peciolo (0.29).

Los valores encontrados en variables de crecimiento son menores a las obtenidas en los mismos experimentos en un análisis realizado a un año de edad, cuyos datos de r_B fueron 0.90 en altura, 0.85 en diámetro. Sin embargo, el valor en rectitud del fuste fue menor (0.77) (Salazar *et al.*, 2015).

En ensayos clonales en el sureste de México de *Eucalyptus urophylla* S. T. Blake, se reportan correlaciones genéticas r_B moderadas a altas para pares de sitios, de 0.57 a 0.94 para diámetro y de 0.51 a 0.93 para volumen (Sánchez-Vargas *et al.*, 2004). En ensayos de progenie de *Acacia mangium* Willd. reportan baja GxA con correlaciones genotípicas del desempeño de las familias en varios ambientes para volumen de 0.90, diámetro de 0.96 y altura de 0.80 (Pavlotzky y Murillo, 2014). En un ensayo de progenies de *Tectona grandis* L.f. establecido en la región del Pacífico norte de Costa Rica, reportaron correlaciones genotípicas entre sitios altas, excepto en el sitio menos productivo que presentó efectos de interacción genotipo-ambiente más altos.

Cuadro 2.6. Correlaciones genéticas Tipo B (r_B) y componentes de varianza para sitios de evaluación de dos ensayos clonales de *Cedrela odorata* L. de 7 años.

Característica	Correlaciones genéticas tipo B	Componentes de varianza	
		σ^2_c	σ^2_{s*c}
Diámetro	0.74	0.096	0.033
Altura	0.74	0.055	0.019
Volumen	0.79	0.080	0.022
Inclinación del fuste	0.97	0.065	0.002
Forma del fuste	1.00	0.060	0.000
Tipo de ramificación	1.00	0.031	0.000
Longitud de hoja	0.64	0.080	0.045
Ancho de hoja	0.53	0.059	0.052
Longitud de peciolo	0.29	0.037	0.089
Longitud de peciolulo	0.90	0.249	0.028
No. pares de folíolos secundarios	0.94	0.080	0.005
Longitud folíolo secundario	0.38	0.055	0.087
Ancho folíolo secundario	0.80	0.180	0.046
Índice forma folíolo secundario	0.76	0.147	0.045

2.5.4 Parámetros de estabilidad y nivel de interacción de los clones

El número de clones que contribuyó significativamente a la interacción genotipo ambiente fue bajo para las características diámetro, altura, volumen e inclinación del fuste (Figura 3.1), lo que indica que excluyendo pocos clones se reduce significativamente la varianza de GxA. Sin embargo, algunos clones con volumen promedio mayor también mostraron alta interacción, esto se debe a que tiene valores muy altos en un sitio, muy alejados del valor medio del mismo, lo que genera alta varianza.

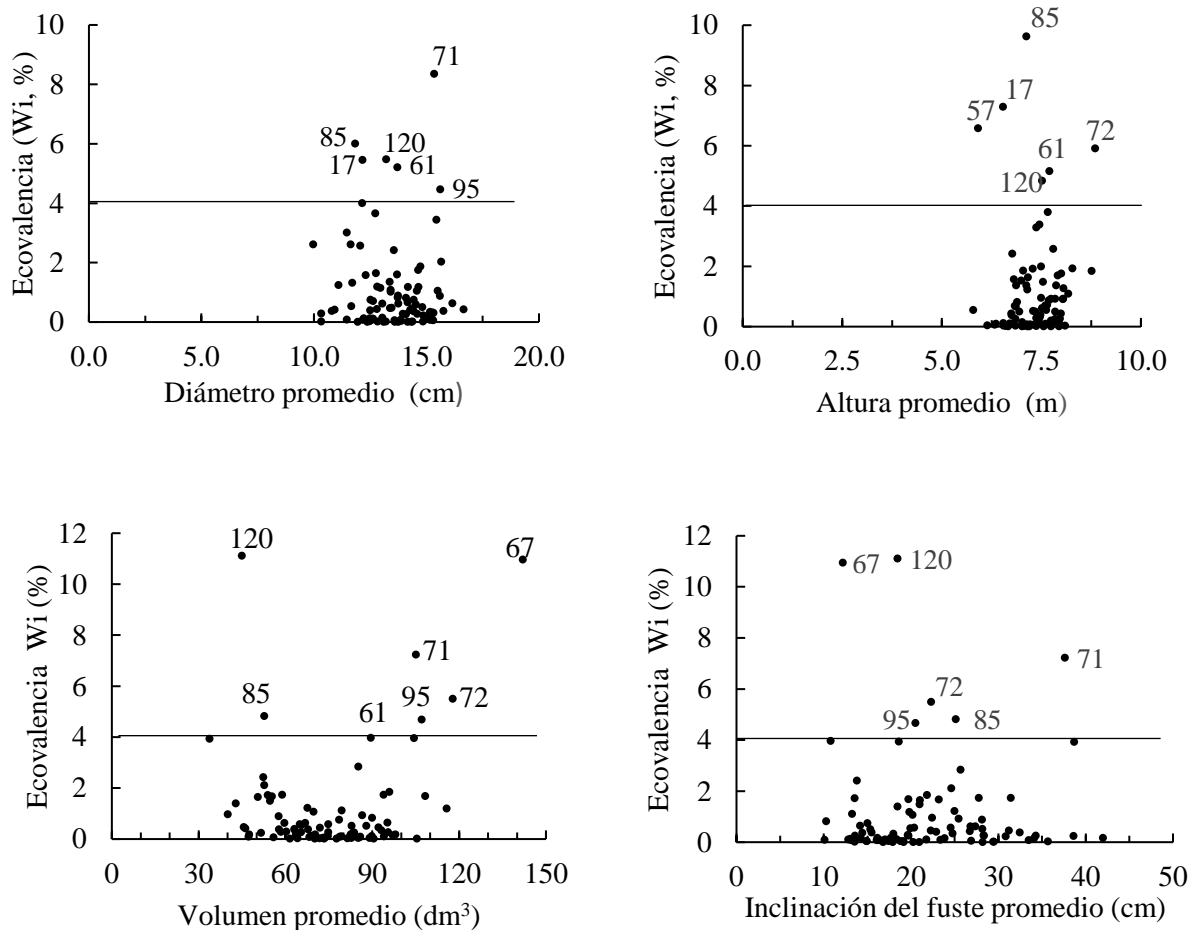


Figura 2.1. Relación entre la contribución relativa a la varianza de GxA (ecoivalencia, W_i en %) y el valor promedio del clon en diámetro normal, altura, volumen e inclinación del fuste a los 7 de edad en dos ensayos clonales de *Cedrela odorata* L. En la figura se identifican los clones que tienen una contribución a la varianza de la GxA mayor a 4 % en la característica respectiva.

Los clones 120, 67, 71, 72, 85 y 95 son los clones más interactivos en volumen, y en general, para altura y diámetro. El clon 71 resultó de alta inclinación e interactivo, lo que sugiere su segura eliminación de un grupo de clones superiores. Los clones 67 y 120 son interactivos para inclinación del fuste, pero de alta rectitud promedio.

Los clones 67, 71, 72 y 95 aunque son interactivos en volumen, no se debieran excluir de un grupo selecto de clones, ya que presentan valores altos de volumen en el sitio 1, y se encuentran

entre los clones más productivos en relación a la jerarquización media general. El clon 67, por ejemplo, resultó muy interactivo, pero es porque en el sitio 1 presentó un valor superior extraordinario en volumen, en la jerarquización es el número 1, mientras en el sitio 2 es el número 6 (Cuadro 3.2).

2.5.5 Impacto de la exclusión de los clones más interactivos

Al excluir del análisis a los clones más interactivos por volumen de poco promedio general (120, 85 y 61) y por su valor de ecovalencia (W_i) se observó un aumento considerable en la correlación genética tipo B de volumen.

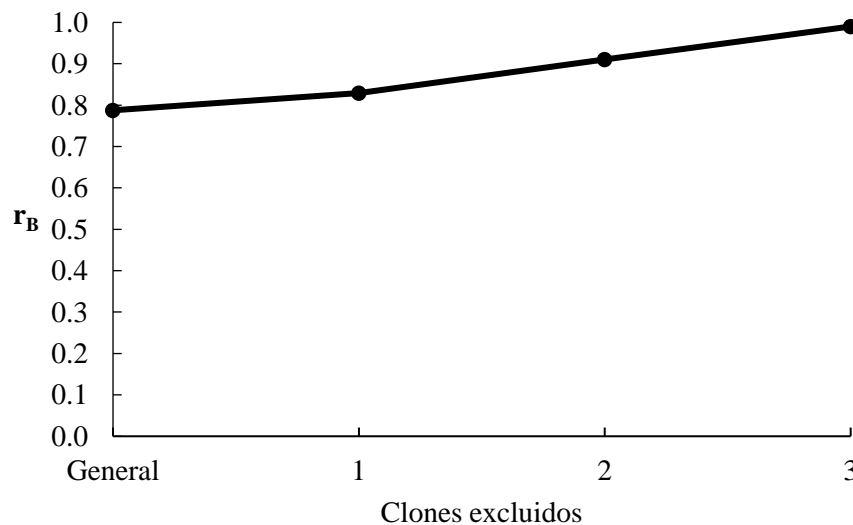


Figura 2.2. Cambio en el valor de la correlación Tipo B (r_B) al eliminar progresivamente los tres clones más interactivos para volumen del fuste (120, 85 y 61) a los siete años en dos ensayos clonales de *Cedrela odorata* L.

La exclusión de clones interactivos no ayudó considerablemente o impactó negativamente en la heredabilidad, solamente se observó un aumento en la heredabilidad para la mayoría de las variables para el análisis conjunto (Cuadro 3.8). Sin embargo, en el análisis para cada sitio la heredabilidad se mantuvo igual a la estimada con los datos originales o disminuyó ligeramente.

Al excluir tres de los clones interactivos la correlación r_B aumenta también en diámetro y altura, respecto a las variables morfológicas también aumentó, aunque ligeramente para longitud de peciolo, longitud, ancho e índice de forma de folíolos secundarios. Las variables que mantuvieron el valor de r_B fueron forma del fuste, tipo de ramificación, longitud y ancho de hoja

y longitud del peciolulo. Por otro lado, en las variables inclinación y número de pares de foliolos secundarios la correlación disminuyó ligeramente. La disminución en r_B al excluir clones puede deberse a que la correlación genética entre volumen y estas variables morfológicas es nula o baja y negativa.

Cuadro 2.8. Valores de H_i^2 , H_c^2 y r_B en análisis conjunto, H_i^2 y H_c^2 en análisis por sitio, antes y después de excluir los tres clones más interactivos para la característica de volumen a los siete años en dos ensayos clonales de *Cedrela odorata* L.

Variable	Análisis con datos originales						Análisis excluyendo tres clones							
	Análisis conjunto			Sitio 1		Sitio 2		Análisis conjunto			Sitio 1		Sitio 2	
	H_i^2	H_c^2	r_B	H_i^2	H_c^2	H_i^2	H_c^2	H_i^2	H_c^2	r_B	H_i^2	H_c^2	H_i^2	H_c^2
DIAM	0.12	0.53	0.74	0.09	0.28	0.09	0.35	0.13	0.58	0.88	0.09	0.30	0.22	0.62
ALT	0.09	0.48	0.74	0.05	0.19	0.15	0.49	0.10	0.53	1.00	0.05	0.20	0.13	0.45
VOL	0.08	0.42	0.79	0.07	0.24	0.2	0.58	0.08	0.46	0.99	0.07	0.25	0.18	0.55
INC	0.09	0.48	1.00	0.1	0.31	0.06	0.27	0.09	0.48	0.94	0.10	0.31	0.07	0.29
FFUS	0.07	0.44	1.00	0.07	0.23	0.03	0.16	0.07	0.45	1.00	0.07	0.23	0.04	0.18
TRAM	0.03	0.25	1.00	0.02	0.06	0.03	0.16	0.03	0.22	1.00	0.02	0.09	0.01	0.08
LHOJA	0.10	0.46	0.64	0.09	0.29	0.24	0.64	0.10	0.47	0.64	0.10	0.32	0.07	0.29
AHOJA	0.08	0.39	0.53	0.07	0.23	0.24	0.64	0.06	0.32	0.53	0.07	0.25	0.24	0.63
LP	0.06	0.32	0.29	0.11	0.34	0.22	0.61	0.07	0.35	0.33	0.11	0.35	0.22	0.62
LPU	0.33	0.81	0.90	0.17	0.46	0.51	0.86	0.33	0.81	0.90	0.17	0.47	0.51	0.85
NPFS.	0.11	0.55	0.94	0.09	0.3	0.13	0.46	0.11	0.55	0.92	0.10	0.31	0.14	0.47
LFS	0.07	0.33	0.38	0.09	0.29	0.25	0.65	0.07	0.34	0.40	0.09	0.30	0.25	0.65
AOFS	0.25	0.72	0.80	0.15	0.41	0.41	0.8	0.26	0.75	0.84	0.15	0.43	0.41	0.80
IFFS	0.18	0.61	0.76	0.11	0.34	0.35	0.75	0.18	0.64	0.82	0.11	0.36	0.34	0.75

DIAM=Diámetro (cm), ALT=Altura (m), VOL=Volumen (dm³), INC=Inclinación, FFUS=Forma del fuste, TRAM= Tipo de ramificación LHOJA y AHOJA=Longitud (cm) y ancho (cm) de hoja, LP y LPU =Longitud de peciolo (cm) y de peciolulo (mm), NPFS=Número de pares de foliolos secundarios, LFS, AOFS y IFFS= Longitud (mm), ancho (mm) e índice de forma de foliolo secundario (largo/ancho).

2.5.6 Implicaciones para el mejoramiento genético

Las heredabilidades estimadas se esperaba que fueran altas ya que se está trabajando con clones superiores provenientes de otros experimentos. Sin embargo, fueron bajas, lo que puede atribuirse al reducido número de rametos por clon, a la alta mortandad y heterogeneidad ambiental del sitio Santa Genoveva, Campeche. Igualmente, el uso de portainjerto puede afectar las estimaciones ya que ejerce influencia sobre el injerto, debido a que los primeros son genotipos diferentes. Así el rameto es resultado de la interacción que se da entre ambos.

Si bien las características evaluadas presentan un control genético moderado, este podría incrementar si aumenta el tamaño de muestra en los rametos por clon. Las variables tipo de ramificación y forma del fuste son características económicas importantes, pero no presentaron un buen control genético y la estimación de las correlaciones genéticas se dificultó debido a la falta de normalidad de estas variables.

A pesar de la diferencia entre los dos ambientes de evaluación se presentó interacción genotipo ambiente moderada. Esto pudo deberse tanto a factores ambientales como a diferencias en manejo; el sitio 1 debido a que contó con riego en etapa inicial y probablemente porque hubo mayor mortandad lo que significó menos competencia, presentó volúmenes mucho más altos que el sitio 2, parte de eso influyó en la interacción. Sin embargo, los que causan dicha interacción son un número reducido de clones, por lo que excluyendo estos de los clones superiores se puede obtener mayor correlación tipo B.

Los clones excluidos del análisis son interactivos para las variables diámetro, altura, inclinación y volumen. Si bien el volumen es una característica económica importante, pero para el caso de cedro rojo también es importante elegir clones con baja interacción en inclinación. Esta variable es importante ya que a menor inclinación presentan mejor conformación y es una inferencia a que su tolerancia al ataque del barrenador es mayor. Al seleccionar clones sobresalientes en volumen también se mejora

Los clones 67, 71, 72 y 95 presentaron alta interacción, sin embargo, presentaron volúmenes promedio altos para el sitio 1 siendo los primeros lugares en la jerarquización. Para no perder ganancia genética estos clones pueden ser utilizados solamente en regiones de Campeche y el resto de los clones puede ser utilizado en una sola zona de mejoramiento

2.6 CONCLUSIONES

Se determinó mayor control genético en las variables evaluadas en el ensayo 2, el de menor productividad. Sin embargo, en ambos sitios las heredabilidades se consideran bajas. El tamaño reducido de repeticiones rametos de cada clon en los ensayos aunado al uso de patrones para injerto genera alta variación ambiental en relación a la variación genética.

Entre las variables de crecimiento las correlaciones fueron altas y positivas, no así entre variables de crecimiento y morfológicas del fuste, copa y hojas, exceptuando la correlación de variables de crecimiento con la longitud del peciolulo.

Las variables evaluadas difieren en el grado de control genético, pero su comportamiento es estable en los sitios de evaluación. La forma del fuste y el tipo de ramificación, características importantes en la productividad, presentaron niveles de heredabilidad muy bajos. El coeficiente de variación fue alto para volumen, lo que indica la posibilidad de obtener ganancia genética seleccionando por esta variable. En ambos sitios el volumen presentó correlación negativa con inclinación, por lo que al seleccionar por volumen también se disminuirá la inclinación. Seleccionar por volumen no afecta en otras características.

La presencia de interacción genotipo-ambiente es baja, y un número bajo de clones los que la ocasionan. Con la exclusión de algunos clones interactivos disminuye la GxA y la heredabilidad en el análisis conjunto para variables de crecimiento. Sin cambios en los valores de heredabilidad por sitio individual.

CAPÍTULO III. NECTARIOS EXTRA FLORALES EN CLONES DE *Cedrela odorata* L.

3.1 RESUMEN

Las interacciones mutualísticas con hormigas ha resultado ser un buen sistema de defensa contra el ataque de plagas en varias especies. Estas asociaciones son establecidas por nectarios extra florales que proveen el alimento. En este trabajo se analiza la cantidad y distribución de nectarios extraflorales en las hojas de *Cedrela odorata* L. en individuos de tres plantaciones; y su relación con algunos parámetros de crecimiento. Las hojas de un rameto de cada uno de 17 clones de *C. odorata* plantados en dos ensayos de siete años de edad y un banco clonal, se muestrearon para realizar el conteo de nectarios por hoja por medio de un microscopio estereoscópico. Se evaluó la ubicación y distribución de los nectarios extraflorales por hoja. Los nectarios se encuentran principalmente en el raquis y peciolo de la hoja, en menor medida en el raquis y nervadura del foliolo secundario. Se registraron hasta 100 nectarios por hoja protuberantes de forma ovalada o redonda, con una superficie cóncava y una hendidura en el centro. Se encontraron diferencias significativas a nivel del desempeño de los rametos (clones), pero no a nivel de sitios para el número total de nectarios. Considerando que, si se encontraron diferencias significativas en el número de nectarios a nivel de desempeño, se recomienda analizar el número y correlación de nectarios con variables de crecimiento y conformación en etapas más jóvenes, ya que se observaron algunas tendencias en el número de nectarios en relación con estrés hídrico. En general, no se observó relación entre el número de nectarios y las variables de altura, diámetro, volumen o en inclinación del fuste, únicamente para inclinación del fuste en uno de los ensayos clonales, lo que se puede atribuir a que ese sitio ha sido más atacado y esta ha sufrido más estrés.

Palabras clave: Hormigas, morfología, mutualismo, nectarios extraflorales.

EXTRA FLORAL NECTARIES IN CLONES OF *Cedrela odorata* L.

3.2 SUMMARY

Mutualistic interactions with ants have proven to be a good defense system against pest attack in several species. These associations are established by extrafloral nectaries that provide food for these insects. This work analyzes the quantity and distribution of extrafloral nectaries in the leaves of *Cedrela odorata* L. in individuals or from three plantations, and its relationship with some growth parameters. The leaves of one rameto from each of 17 *C. odorata* clones planted in two trials seven year old and a clonal bank were sampled to count nectaries per leaf by means of a stereoscopic microscope. The location and distribution of the extrafloral nectaries per leaf was evaluated. The extrafloral nectaries are mainly located on the rachis and petiole of the leaf, to a lesser measure on the rachis and veins of the secondary leaflet. Up to 100 nectaries were recorded per bulging oval or round leaf, with a concave surface and a groove in the center. Significant differences were found at the performance level of the ramets (clones), but not at the site level for the total number of nectaries. Relationship between site quality and number of nectaries is observed. Considering that if significant differences were found in the number of nectaries at the performance level, it is recommended to analyze the number and correlation of nectaries with growth and conformation variables in younger stages, since some trends were observed in the number of nectaries in relation to with water stress. In general, no relationship was observed between the number of nectaries and the variables of height, diameter, volume or stem inclination, only for stem inclination in one of the clonal trials, which can be attributed to the fact that this site has been more attacked and it has suffered more stress.

Key words: Ants, extrafloral nectaries, morphology, mutualisms, rachis.

3.3 INTRODUCCIÓN

Cedrela odorata L. es una especie de gran importancia forestal y alto valor comercial (Patiño, 1997). Sin embargo, el establecimiento de plantaciones forestales comerciales se dificulta debido al ataque de *Hypsipyla grandella* Zeller. El ataque del barrenador propicia que el tallo se bifurque lo que causa repercusiones económicas negativas y disminuye la calidad de la madera (Wightman *et al.*, 2005).

Las plantas han desarrollado métodos indirectos de defensa como son las asociaciones mutualísticas principalmente con hormigas. Estos insectos ayudan a reducir ataques de otros insectos al depredarlos. Estas relaciones son mediadas por néctar extra floral, que funciona como fuente de alimento para estos insectos (Bixenmann *et al.*, 2011; Apple y Feener, 2001). Algunos estudios sugieren una relación positiva entre los nectarios extra florales y la presencia de hormigas o avispas (Rudgers, 2004).

Los nectarios son glándulas secretoras de néctar, el que está compuesto por carbohidratos (principalmente sacarosa, glucosa y fructosa), aminoácidos y otros compuestos (Oliveira y Pie, 1998; Bentley, 1977). Se conocen dos tipos de nectarios dependiendo de su ubicación, los florales (NF) y los extraflorales (NEF). Los nectarios extraflorales se encuentran en órganos vegetativos como peciolos y hojas. Los NEF presentan gran diversidad en cuanto a morfología y ubicación entre especies (Rivera *et al.*, 2007).

Estudios sobre control genético de nectarios extra florales han sido realizados en *Populus tremuloides* Michaux, con altos valores de heredabilidad para la expresión e inducción de NEF como respuesta al ataque de defoliadores, por lo que tienen potencial para responder a selección (Wooley *et al.*, 2017). En *Acacia koa* A. se reportan diferencias significativas para tamaño del nectario y la pigmentación entre procedencias y familias, infiriendo que las hormigas presentes en la especie se alimentan néctar pueden ser beneficiosas como defensa contra los herbívoros (Daehler *et al.*, 1999). También la calidad del néctar en *Cedrela odorata* L. se ha evaluado en bosque natural, en agroecosistemas y en plantaciones; así como bajo condiciones de estrés hídrico (Chavarro Rodríguez *et al.*, 2013).

Las especies de hormigas que pueden ser depredadores de *H. grandella* son *Solenopsis geminata* Fabricius en todos sus estados y *Pheidole radoszkowskii* Mayr sobre la fase de huevo y pupa y *C. crinosa* que depreda sobre huevos y larvas (Varón *et al.*, 2005).

El objetivo del presente estudio fue cuantificar y describir la ubicación de nectarios extraflorales en hojas e identificar si se relacionan con el desempeño en crecimiento e inclinación del fuste y contrastar el número de NEF entre sitios.

3.4 MATERIALES Y MÉTODOS

3.4.1 Descripción del área de estudio

El estudio se realizó en tres sitios, dos de ellos son ensayos clonales en ambientes diferentes. El primero se localiza en terrenos de la empresa Agropecuaria Santa Genoveva, en San Francisco, Campeche (Sitio1) a 19° 33' 26.53" L.N., 90° 01' 33.96" L.O., a 82 m.s.n.m. Los suelos son de tipo litosol, con textura arcillosa, el clima es Aw0 (INEGI, 2008) el más seco de los cálidos subhúmedos con lluvias en verano (García, 2004) con precipitación de 1,300 mm anuales y temperatura media anual de 23°.

El segundo ensayo se estableció en propiedad privada en el municipio Isla, Veracruz (Sitio 2) a 18° 04' 50.21" L.N., 95° 32' 0.75" L.O. a una altitud de 56 m.s.n.m. El sitio presenta suelo tipo cambisol, de textura arenosa, con clima Aw1 (w) (INEGI, 2008) intermedio de los cálidos subhúmedos (García, 2004), con lluvias en verano, precipitación de 2,000 mm anuales y temperatura media anual de 25° C.

El tercer sitio es un banco clonal que se encuentra en el Campo Experimental del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias (INIFAP) en el Palmar, Tezonapa, Veracruz a 18° 30'19.29" L.N., 96° 45' 15.48" L.O. a altitud de 180 m.s.n.m. El tipo de suelo presente en el sitio es acrisol de textura franco arcillo arenosa, el clima es cálido-húmedo con lluvias en verano, precipitación de 2888 mm anuales y temperatura media anual de 24.4° C (Sánchez-Monsalvo y Velázquez-Estrada, 1998).

En el mes de agosto del 2019 , se recolectaron hojas sanas de 17 árboles en cada sitio, (un rameto de cada clon). Los árboles considerados fueron los de mejor desempeño al presentar fustes rectos y sin curvaturas de acuerdo con la categorización realizada en Sánchez-Monsalvo y Honorato-Salazar (2019), así como arboles con desempeño menor al adecuado (Cuadro 4.1).

Cuadro 3.1. Clones de *Cedrela odorata* L. evaluados en el conteo de nectarios extra florales provenientes de tres sitios de evaluación.

Clon	Desempeño	Clon	Desempeño
4	Alto	72	Medio
5	Alto	80	Medio
8	Alto	95	Medio
13	Alto	107	Medio
19	Alto	120	Medio
45	Alto	50	Bajo
52	Alto	56	Bajo
122	Alto	82	Bajo
53	Medio	96	Bajo

3.4.2 Variables evaluadas

A) Variables de crecimiento:

Altura total (ALT), medida con un estadal y diámetro normal (DIAM, a 1.3m de altura) del fuste con una cinta diamétrica. Se estimó el volumen del fuste con la ecuación de Sánchez y Garcia (2009):

$$VOL = (0.000065659) * (DIAM)^{1.768431077} * (ALT)^{1.137733502}$$

Inclinación del fuste, fue medida con la aplicación Spirit level, colocando el equipo celular a 1.5 m de altura del árbol y se obtuvo la desviación del fuste respecto a la vertical, la observación fue expresada en grados.

Las variables de crecimiento se midieron en los dos ensayos, no fue posible medirlas en el banco clonal ya que los árboles son podados periódicamente para la obtención de estacas. En el banco clonal solamente se tomaron datos de hojas.

B) Nectarios extra florales

Para cada hoja se contabilizó el número de nectarios presentes por partes: peciolo, raquis primario, lamina del foliolo, nervadura principal, nervadura secundaria y peciolulo vistos a través de un microscopio estereoscópico

3.4.3 Análisis estadístico

Se calcularon los datos estadísticos descriptivos para el número de nectarios por sitio. Para determinar las diferencias entre sitios y desempeño en el número total de nectarios presentes se realizó un análisis de varianza con el procedimiento MIXED de SAS (SAS Institute Inc., 2002). El modelo estadístico usado fue:

$$Y_{ij} = \mu + S_i + D_j + \varepsilon_{ijkl}$$

Dónde: Y_{ij} es el valor de la observación del S_i es el efecto fijo del i -ésimo sitio, $D_{j(i)}$ es el efecto fijo del desempeño anidado en el i -ésimo sitio, ε_{ijkl} es el error asociado a dichos efectos.

Para conocer la correlación fenotípica entre el número de nectarios extraflorales con variables de crecimiento e inclinación del fuste, se calculo la Coeficientes de correlación de Pearson y significancia con el procedimiento PROC CORR de SAS (SAS Institute Inc., 2002).

3.5 RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Los nectarios se encontraron principalmente distribuidos aleatoriamente en la superficie del raquis de la hoja; mientras que en los folíolos secundarios en la parte abaxial de la nervadura primaria y en menor medida en la nervadura secundaria. En la lámina del folíolo son escasos o no se observaron (Figura 4.1).

El número total de nectarios extra florales presentes en una hoja fue muy variable, desde uno hasta 100 en hojas con 6 a 12 pares de folíolos (Cuadro 4.2). En *Cedrela fisilis* Vell. se han encontrado hasta 300 por hoja de 10 a 12 folíolos (Sousa Paiva *et al.*, 2006). Los nectarios son de forma elevada ovalados o redondos, poseen una superficie cóncava y poseen una hendidura en el centro (Figura 4.1).

Cuadro 3.2. Registro del número de nectarios extra florales presentes en cada parte de la hoja en árboles de *Cedrela odorata* L. provenientes de tres sitios de evaluación.

Sitio	Desempeño	Clon	NPFS	Ubicación en la hoja						TOTAL	
				PEC	RAQ	FS	NPRIM	NPRIM (Media)	NSEC		PLU
1	Alto	4	6	3	4	0	1	0.08	0	0	8
1	Alto	5	6	6	0	1	1	0.08	0	0	8
1	Alto	8	6	2	6	1	5	0.42	0	0	14
1	Alto	13	8	9	13	1	12	0.75	0	0	35
1	Alto	19	7	1	1	0	4	0.29	0	0	6
1	Alto	45	10	17	11	0	3	0.15	0	0	31
1	Alto	52	8	6	8	0	12	0.75	0	0	26
1	Alto	122	7	0	3	0	3	0.21	0	0	6
1	Medio	53	8	8	4	1	4	0.25	0	0	17
1	Medio	72	9	0	0	0	1	0.06	0	0	1
1	Medio	80	8	0	10	0	9	0.56	0	0	19
1	Medio	95	7	15	4	0	4	0.29	0	0	23
1	Medio	107	9	3	2	1	5	0.28	0	0	11
1	Medio	120	9	5	10	0	9	0.50	0	0	24
1	Bajo	50	9	4	7	0	23	1.28	0	0	34
1	Bajo	56	8	6	8	0	17	1.06	0	0	31
1	Bajo	82	9	0	15	1	4	0.22	0	0	20
1	Bajo	96	9	8	12	0	7	0.39	0	0	27
2	Alto	4	10	4	15	1	24	1.20	0	2	46
2	Alto	5	9	34	31	0	16	0.90	0	0	81
2	Alto	8	13	10	5	0	12	0.50	0	1	28
2	Alto	13	12	8	16	0	16	0.70	0	0	40
2	Alto	19	9	10	12	1	20	1.10	0	1	44

Sitio	Desempeño	Clon	NPFS	Ubicación en la hoja							TOTAL
				PEC	RAQ	FS	NPRIM	NPRIM (Media)	NSEC	PLU	
2	Alto	45	10	1	1	2	8	0.40	0	2	14
2	Alto	52	9	20	12	0	27	1.50	0	0	59
2	Alto	122	10	4	9	0	21	1.10	0	2	36
2	Medio	53	6	2	1	0	5	0.40	0	0	8
2	Medio	72	6	0	4	0	2	0.20	0	0	6
2	Medio	80	9	1	4	0	12	0.70	0	0	17
2	Medio	95	7	11	25	0	16	1.10	0	0	52
2	Medio	107	7	1	4	0	9	0.60	0	0	14
2	Medio	120	7	0	1	0	3	0.20	0	0	4
2	Bajo	50	10	1	0	0	0	0.00	0	0	1
2	Bajo	56	9	7	12	0	6	0.30	0	3	28
2	Bajo	82	7	6	2	0	11	0.80	0	0	19
2	Bajo	96	9	5	8	0	7	0.40	0	0	20
3	Alto	4	9	16	24	1	20	1.10	0	0	61
3	Alto	5	9	0	2	4	16	0.90	0	0	22
3	Alto	8	8	1	11	0	10	0.60	1	0	23
3	Alto	13	6	0	8	2	11	0.90	0	0	21
3	Alto	19	7	1	4	1	5	0.40	0	0	11
3	Alto	45	2	0	2	0	13	3.30	0	0	15
3	Alto	52	10	1	1	0	10	0.50	0	0	12
3	Alto	122	7	1	2	0	8	0.60	0	0	11
3	Medio	53	9	0	0	0	1	0.10	0	0	1
3	Medio	72	7	3	3	1	4	0.30	0	0	11
3	Medio	95	8	0	1	0	5	0.30	0	0	6
3	Medio	107	6	1	0	0	3	0.30	0	0	4
3	Medio	120	6	2	15	0	13	1.10	0	0	30
3	Bajo	50	8	23	13	0	24	1.50	0	0	60
3	Bajo	56	8	45	0	2	52	3.30	0	1	100
3	Bajo	82	7	4	2	0	5	0.40	0	0	11
3	Bajo	96	7	8	9	0	14	1.00	0	0	31

NPFS=Número de pares de folíolos secundarios, PEC=Pecíolo, RAQ=Raquis, FS=Folíolo secundario, NPRIM=Nervadura primarias de los folíolos secundarios, NPRIM (Media)=Promedio por folíolo secundario, NSEC=Nervadura secundaria de los folíolos secundarios, PLU=Peciolulo.

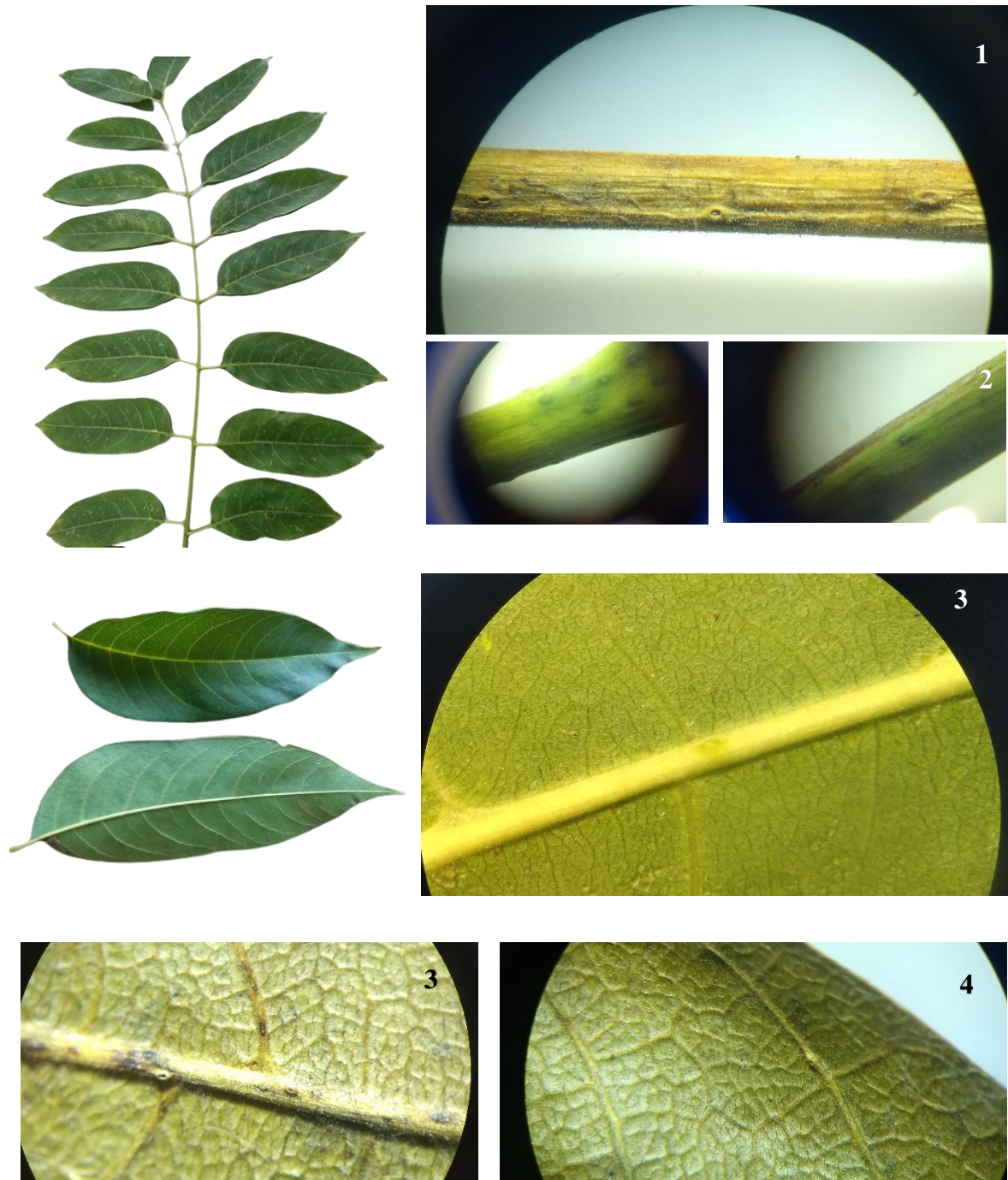


Figura 4.1 Vista de nectarios extra florales en árboles en hojas de *Cedrela odorata* L (1) Raquis primario, (2) Peciolo, (3) Nervadura primaria del foliolo secundario, y (4) Nervadura secundaria del foliolo

En promedio el sitio 1 presentó el menor número de nectarios extraflorales, seguido por el sitio 3 y en el sitio 2 se encontraron hojas con mayor número de nectarios extraflorales, se puede atribuir a que estos árboles han sido más atacados y se han inducido la expresión de nectarios. Se ha reportado la capacidad de inducción de nectarios extraflorales ante el ataque de herbívoros en *Populus tremuloides* Michx. (Wooley *et al.*, 2007). Estos autores cuantificaron los nectarios extraflorales después de dos temporadas de defoliación inducida y determinaron que los árboles defoliados presentaron una densidad de nectarios extraflorales de 23% mayor que los no defoliados.

Pese a que en el sitio 2 se observaron más nectarios extra florales, los árboles presentan mayores valores de inclinación del fuste, en este sentido, un estudio en *Passiflora caerulea* L. reporta que las hormigas ocasionaron un efecto negativo sobre el número de larvas y huevos de *Agraulis vanillae* L.(mariposa espejito) que se alimenta de la planta, sin embargo el nivel de daño ocasionado a la planta no disminuyó, ya que son diversos los factores que influyen en este tipo de interacciones (Simonetti y Devoto, 2018).

El hecho de que el sitio con mayor número de nectarios resultó ser el sitio 2, también se puede atribuir a que estos árboles han sido más atacados y se han inducido la expresión de nectarios. Es necesario saber si el número de nectarios estuvo influenciado por las condiciones ambientales del sitio. Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas entre sitios ($p=0.3233$), debido a que el error estándar de cada sitio es muy alto porque es necesario tomar más muestras en cada sitio para poder evaluar con mayor precisión. Se observaron diferencias estadísticas en a nivel de desempeño de los individuos ($p= 0.0444$), (Cuadro 4.3) podría atribuirse a que los árboles de menor desempeño en promedio presentan mayor número de nectarios al haber sido más atacados a lo largo de su vida y por ello indujeron la producción de nectarios (Wooley *et al.*, 2017).

Cuadro 3.3. Análisis de varianza para el número de nectarios extra florales en árboles de dos ensayos y un banco clonal de *Cedrela odorata* L.

Fuente	G. L.	F-Valor	Pr > F
Sitio	2	1.16	0.3233
Desempeño	2	3.33	0.0444

Cuadro 3.4. Estadísticos descriptivos para el número de nectarios extra florales en árboles de dos ensayos y un banco clonal de *Cedrela odorata* L.

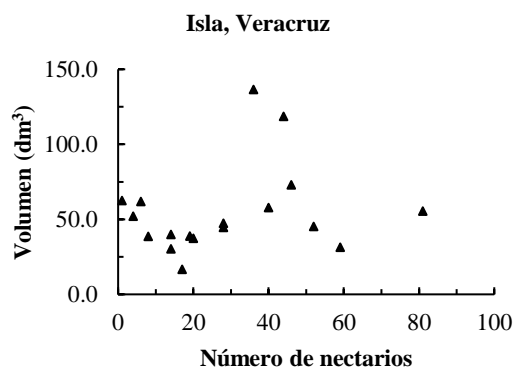
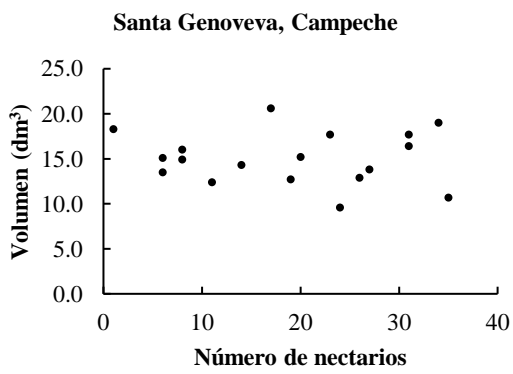
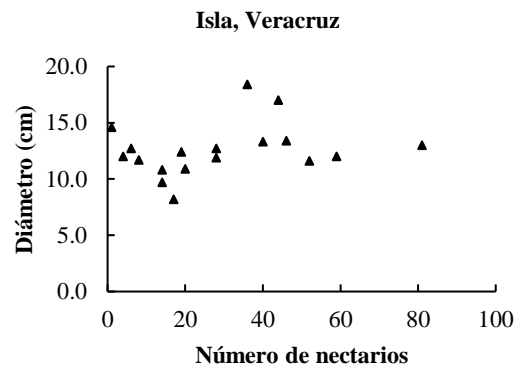
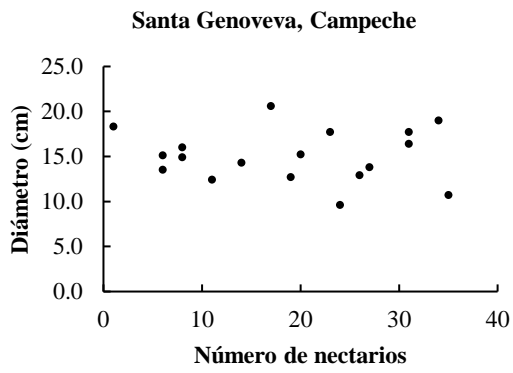
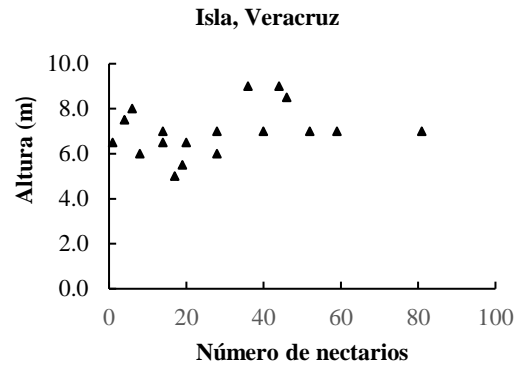
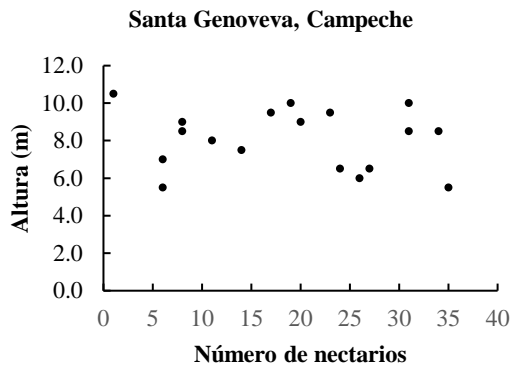
Sitio	Parámetro	Número de pares de folíolos secundarios	Número nectarios extraflorales						
			Pecíolo	Raquis primario	Folíolo secundario	Nervadura primaria del folíolo secundario	Nervadura secundaria del folíolo	Peciolulo	Total en la hoja
Sitio 1	Media	7.9	5.5	6.4	0.4	6.8	0.0	0.0	18.9
	Mediana	8.0	5.0	6.0	0.0	4.0	0.0	0.0	20.0
	Error estándar	0.3	1.2	1.1	0.1	1.4	0.0	0.0	2.6
	Varianza	1.6	24.1	21.7	0.2	37.1	0.0	0.0	120.0
	Mínimo	6.0	0.0	0.0	0.0	1.0	0.0	0.0	1.0
	Máximo	10.0	17	15.0	1.0	23.0	0.0	0.0	35.0
Sitio 2	Media	8.8	6.9	8.8	0.2	12.3	0.0	0.5	28.8
	Mediana	9.0	4.0	5.0	0.0	12.0	0.0	0.0	20.0
	Error estándar	0.5	2.1	2.1	0.1	1.8	0.0	0.2	5.3
	Varianza	3.9	76.4	78.5	0.3	61.6	0.0	0.6	498.0
	Mínimo	6.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.0
	Máximo	13.0	34.0	31.0	2.0	27.0	0.0	2.0	81.0
Sitio 3	Media	7.3	6.2	6.1	0.6	12.6	0.1	0.1	25.3
	Mediana	7.0	1.0	2.5	0.0	10.0	0.0	0.0	15.0
	Error estándar	0.4	2.9	1.6	0.3	2.9	0.1	0.1	6.3
	Varianza de la muestra	3.2	140.0	46.0	1.2	141.0	0.1	0.1	667.0
	Mínimo	5.0	0.0	0.0	0.0	1.0	0.0	0.0	1.0
	Máximo	10.0	45.0	24.0	4.0	52.0	1.0	1.0	100.0

En dos sitios en los que se contó con datos de crecimiento e inclinación del fuste, solamente se observó correlación fenotípica negativa moderada en el sitio 2 en inclinación del fuste con número de nectarios en el raquis (-0.50), en el peciolo (-0.43), en la nervadura primaria del foliolo secundario (-0.43) y del número total de nectarios (-0.55) , así como en altura con el número de foliolos en la nervadura primaria (0.48); no así en el sitio 1 (Cuadro 4.3) donde no se observó relación entre diámetro, altura volumen o inclinación del fuste con el número de nectarios extraflorales presentes en las hojas (Figura 4.2). Sin embargo, se esperaba encontrar una relación positiva, con las variables de crecimiento en ambos sitios, bajo el supuesto de que los nectarios proveen una defensa indirecta y al aumentar la presencia de estos el desempeño de los individuos aumenta con la frecuencia de nectarios (Mortensen *et al.*, 2011). Asimismo, porque las variables dasométricas y de inclinación del fuste podrían ser influenciadas por la respuesta de la planta al ataque del barrenador que las plantas sufrieron en algún punto de su ciclo de vida.

Cuadro 3.5 Coeficientes de correlación de Pearson y significancia del número de nectarios de partes de la hoja y total con variables de crecimiento evaluadas en dos ensayos clonales de *Cedrela odorata* L. a los 7 años en Santa Genoveva, Campeche (Ensayo 1) e Isla, Veracruz (Ensayo 2)

	Raquis		Peciolo		Nervadura primaria		Total de nectarios	
	Sitio 1	Sitio 2	Sitio 1	Sitio 2	Sitio 1	Sitio 2	Sitio 1	Sitio 2
Diámetro	-0.30	0.14	0.20	0.06	-0.05	0.36	0.07	0.22
	<i>n.s</i>	<i>n.s</i>	<i>n.s</i>	<i>n.s</i>	<i>n.s</i>	<i>n.s</i>	<i>n.s</i>	<i>n.s</i>
Altura	-0.22	0.20	0.20	-0.02	-0.29	0.48	-0.16	0.27
	<i>n.s</i>	<i>n.s</i>	<i>n.s</i>	<i>n.s</i>	<i>n.s</i>	(0.05)	<i>n.s</i>	<i>n.s</i>
Volumen	-0.28	0.11	0.24	0.02	-0.03	0.38	-0.03	0.21
	<i>n.s</i>	<i>n.s</i>	<i>n.s</i>	<i>n.s</i>	<i>n.s</i>	<i>n.s</i>	<i>n.s</i>	<i>n.s</i>
Inclinación	0.20	-0.50	-0.02	-0.43	0.29	-0.43	0.26	-0.55
	<i>n.s</i>	(0.04)	<i>n.s</i>	(0.09)	<i>n.s</i>	(0.08)	<i>n.s</i>	(0.02)

n.s = no significativo



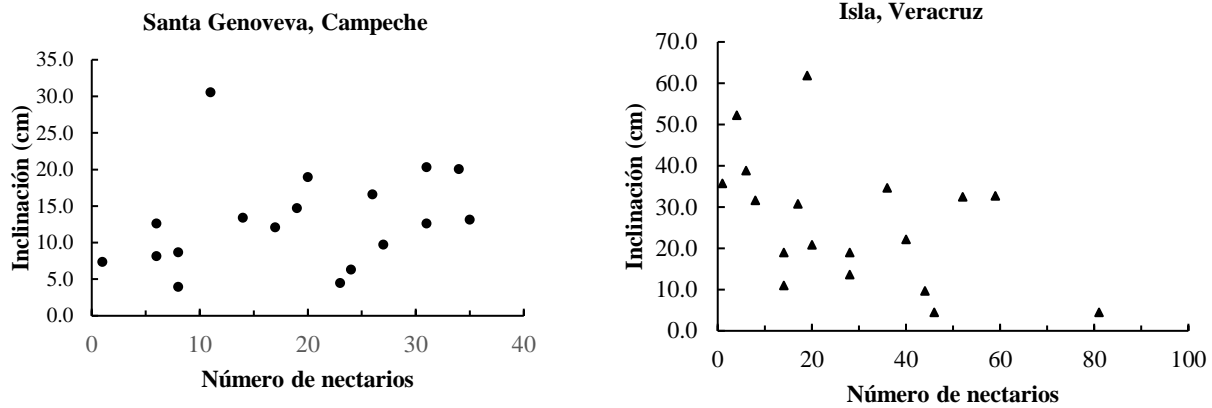


Figura 4.2. Relación entre altura, diámetro, volumen, inclinación con el número de nectarios extraflorales en árboles de dos sitios de evaluación de *Cedrela odorata* L.

Doak *et al.*, 2007 indica que la frecuencia de nectarios podría estar relacionada con la longitud del brote ya que hojas de *Populus tremuloides* Michx. formadas al final de la temporada de crecimiento presentaban mayor expresión de nectarios. Por su parte, Mortensen *et al.*, 2011, reporta que el crecimiento de *Populus tremuloides* Michx. no se relacionó con la expresión de nectarios extraflorales pero que las hojas con mayor cantidad de nectarios presentaron 4% menos daño de *Phyllocnistis populiella* Cham. (minero de las hojas).

Doak *et al.* (2017) reportan que la relación entre número de nectarios y el daño causado por *Phyllocnistis populiella* Chamber (minero de hojas) varía de acuerdo con la altura del árbol en *Populus tremuloides* Michx., en individuos más bajos se observa una relación negativa entre daño y número de nectarios, no así en rametos altos, sugiriendo que el beneficio de los nectarios extraflorales es menor en rametos altos.

El sitio de Isla, Veracruz (sitio 2) que tiene menor precipitación y además el tipo de suelo es arenoso, por lo que los árboles podrían sufrir más estrés e inducir la producción de NEF, se ha reportado que durante la estación más seca la concentración de azúcar en los nectarios fue más alta en una plantación con 92.5% de daño por barrenador, lo que indica que cuando aumenta la presión de los herbívoros *C. odorata* puede inducir estrategias de defensa biótica (Chavarro Rodríguez *et al.*, 2013). Además, la precipitación del sitio puede influir en la transpiración, principalmente se ha relacionado con la disponibilidad de agua que es un factor importante en la producción de nectarios (Hiel *et al.*, 2005),

Para obtener resultados más precisos sobre las relaciones con variables de interés y que a su vez pueden estar influenciadas por el nivel del daño y la respuesta de cada individuo, así como para estudiar el control genético de los nectarios, será necesario tomar un tamaño de muestra más grande. En futuras investigaciones se recomienda analizar si los nectarios guardan relación con el nivel de ataque del barrenador, con la cantidad de hormigas presentes o si existe diferencia en cantidad de nectarios en árboles jóvenes de menor edad a los evaluados en estos ensayos. En edades más jóvenes se podría evaluar más el impacto de los beneficios del mutualismo de los nectarios ya que durante los primeros tres años de la plantación son cruciales dado que los ataques de *Hypsipyla grandella* ocasionan mayores daños deformando el árbol y reduciendo su crecimiento (Navarro et al., 2004), asimismo se ha encontrado que los nectarios son más activos en órganos de plantas jóvenes (Kenfack et al., 2012). También es importante determinar la época del año para analizar, ya que *Cedrela odorata* produce hojas nuevas entre los meses de abril y mayo, después del periodo de defoliación. Cuando los árboles se producen nuevos brotes, estos son atacados por el barrenador y los nectarios aumentan su actividad durante este periodo ya que las plantas tienen mayor riesgo de ataque (Rico-Gray et al., 2004)

3.6 CONCLUSIONES

Los nectarios se encuentran principalmente en el peciolo, raquis de las hojas y en la nervadura principal de los folíolos. Aunque en este estudio no pudo evidenciarse estadísticamente, se observó que el número de nectarios es más abundante en sitios sometidos a mayor estrés hídrico o biológico, lo cual tendría que confirmarse en futuros estudios utilizando un mayor número de muestras. La única relación entre el número de glándulas presentes en las hojas y el diámetro, altura, volumen o inclinación del fuste, fue en el segundo ensayo entre número de nectarios con inclinación del fuste. Para tener mayor certeza de si existe o no correlación entre el número de glándulas por hoja se sugiere aumentar el tamaño de muestra y hacer el estudio en plantas más jóvenes cuando el efecto del ataque del barrenados ocasiona mayor daño a la conformación del árbol. Dado que, si se encontraron diferencias significativas en el número de nectarios a nivel de desempeño en crecimiento y conformación en los individuos, en etapas más jóvenes el mutualismo con hormigas podría ser más beneficioso para el árbol y propiciar un mejor desempeño en su crecimiento.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES GENERALES

Cedrela odorata es considerada una especie de máxima prioridad para las actividades reguladas por la FAO, entre otras la exploración y recolección, la evaluación, la conservación y la utilización de germoplasma, y propusieron el realizar ensayos de procedencias y de progenies (FAO, 2002). En México esta especie tiene una madera muy parecida para su uso en muebles. Por tal motivo a partir de 1993, el Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP), comenzó con la recolección de germoplasma como parte de programas de mejoramiento genético (Sánchez Monsalvo *et al.*, 2003). Parte de esos programas son los dos ensayos y el banco clonal evaluados en el presente estudio.

Los resultados generados a partir de del análisis de componentes principales realizado en el Capítulo II, indican que las variables más discriminatorias resultaron ser el diámetro, la rectitud del fuste, el largo y ancho de hoja, la longitud del peciolulo y el ancho de foliolos secundarios, es decir son las características que más caracterizan a los clones de cedro rojo producidos por injertación, ya que aportaron mayor peso a los componentes principales. Estas variables fueron consistentes en los dos ensayos clonales y las variables de hojas coincidieron en el análisis del banco clonal.

Las variables más discriminatorias presentan valores de H_c^2 de moderados a altos y positivos, lo que es transcendental ya que para que un descriptor sea útil este debe ser heredable. Respecto a la interacción genotipo ambiente, para las variables diámetro, rectitud del fuste los valores de r_B fluctúan de 0.74 a 0.79, mientras longitud del peciolulo y ancho de foliolos secundarios son de 0.90 y 0.80, sin embargo, para longitud y ancho de hoja presentaron estos valores son de 0.64 y 0.53, por lo que se consideran más inestables entre ambientes.

Con base en los valores de heredabilidad, de los coeficientes de variación y las correlaciones genéticas estimados en el capítulo III se concluye que el volumen presenta alto control genético y, además, correlación negativa con inclinación del fuste. Es importante tomar en cuenta esta variable por sus repercusiones en la calidad de la madera, por lo que esta variable puede ser el criterio para realizar la selección de genotipos superiores.

La mayoría de las correlaciones fenotípicas y genéticas difirieron en cada sitio, sin embargo, algunas de las que más contribuyeron al ACP que fueron consistentes en ambos ensayos, tal es el caso de diámetro y altura, longitud de hoja con longitud del foliolo secundario, longitud del foliolo

secundario con ancho de foliolo secundario, índice de forma del foliolo secundario y ancho del foliolo secundario.

En futuras investigaciones referentes a morfología y la obtención de descriptores, se recomienda incluir variables de fruto y semilla, dado que en la presente investigación no fueron incluidos porque los individuos aun no llegaban a la edad reproductiva. Debe igualmente realizarse el estudio con estacas enraizadas, dado que el uso de portainjertos (cuyo genotipo diferente entre todos ellos) debe influir en la falta de consistencia en las características de crecimiento o morfológicas entre rametos de un clon en el mismo sitio o entre sitios.

Los valores superiores en heredabilidad para los caracteres en el Isla, Veracruz, así que, en San Francisco, Campeche como las diferencias en magnitud y sentido de las correlaciones genéticas en cada sitio de evaluación analizadas en el Capítulo III, reflejan el hecho de que los efectos ambientales ejercieron menos influencia en Isla al tener mayor número de muestra. Sin embargo, en ambos sitios se determinaron valores bajos de heredabilidad, lo que puede ser atribuible al tamaño reducido de repeticiones rametos de cada clon en los ensayos aunado al uso de patrones para injerto genera alta variación ambiental en relación a la variación genética.

Cabe mencionar que los valores promedio en San Francisco fueron mayores, lo que en primer lugar se puede atribuir a la mayor mortandad que ocasionó que los árboles tuvieran menos competencia y se desarrollaran mejor. Otro factor puede ser la mayor productividad del sitio, ya que, si bien en Isla tiene mayor precipitación anual, la evaporación es mucho más alta (SMN, 2010), lo que disminuye el suministro de agua, fundamental para el crecimiento de árboles tropicales para todos sus procesos fisiológicos (Araque *et al.*, 2010).

En el análisis en de correlaciones genéticas Tipo B, muestra valores moderados para diámetro y volumen, por lo que el efecto de la interacción GxA no es tan fuerte en estas características ($r_B < 0.74$). Pese a las diferencias ambientales y de manejo entre los sitios interacción genotipo ambiente es moderada y es causada por pocos clones que son los más interactivos en volumen. Con la exclusión de tres clones interactivos (120, 85 y 61) en el análisis mejora el valor de r_B a 0.99 y sin efectos en los valores de heredabilidad de volumen ni de las variables evaluadas. El volumen presentó variación genética considerable de acuerdo con los valores de CV_G , por lo que es posible obtener buena ganancia genética con la selección de los clones más productivos y menos interactivos. También se encontraron clones muy productivos en San Francisco (67, 71, 72 y 95), sin embargo, no tienen un alto desempeño

en Isla, para evitar pérdida de ganancia genética en estos clones se recomienda usarlos solo en la región de San Francisco.

Respecto al conteo de nectarios extraflorales reportado en el Capítulo IV se describe la ubicación y cantidad presente en hojas de *C. odorata*, encontrándose principalmente distribuidos aleatoriamente en la superficie del raquis de la hoja. Sin embargo, no se encontró relación entre número de nectarios con variables de crecimiento o inclinación. Es necesario investigar más sobre las especies de hormigas visitantes a tales nectarios con la finalidad de determinar la efectividad de la protección de las hormigas a los árboles y su influencia en el desarrollo y tolerancia a ataques de *H. grandella*, así como usar un tamaño de muestra mayor que en el presente estudio.

La presente investigación sobre la evaluación genética y morfológica de clones sobresalientes de *Cedrela odorata* L. contribuye a generar la información necesaria para dar continuidad a los trabajos de mejoramiento genético a largo plazo de una especie nativa y con ello generar dar paso a la producción de germoplasma de calidad para el establecimiento de plantaciones forestales comerciales exitosas.

LITERATURA CITADA

- Abdi, H. and L. J. Williams. 2010. Principal component analysis. John Wiley & Sons. 2: 433-455. doi: 10.1002/wics.101
- Anushka, P. V. A., K. K. Liyanage, S. P. Withanage and B. W. Baddewithana. 2017. Analysis of phenotypic diversity of selected *hevea* accessions from irrdp 1981 germplasm collection conserved in Sri Lanka. International Proceedings of IRC 2017. 1(1): 203-212.
- Apple, J. L., and D. H. J. Feener. 2001. Ant visitation of extrafloral nectaries of *Passiflora*: the effects of nectary attributes and ant behavior on patterns in facultative ant– plant mutualisms. *Oecologia* 127:409–416.
- Araque, O., R. E. Jaimez, C. Azócar, W. Espinoza, y W. Tezara. 2009. Relaciones entre anatomía foliar, intercambio de gases y crecimiento en juveniles de cuatro especies forestales. *Interciencia* 34(10): 725-729.
- Assogbadjo, A. E., T. Kyndt, B. Sinsin, G. Gheysen and P. Van Damme. 2006. Patterns of genetic and morphometric diversity in baobab (*Adansonia digitata*) populations across different climatic zones of Benin (West Africa). *Annals of botany*. 97(5): 819-830. doi:10.1093/aob/mcl043
- Badii, M. H. y V. Garza A. 2007. Resistencia en insectos, plantas y microorganismos. *Cultura Científica y Tecnológica. Impacto Ecológico* 4(18): 9-25.
- Baldanzi, M., M. L. Myczkowski, M. Salvini and M. Macchia. 2015. Description of 90 inbred lines of castor plant (*Ricinus communis* L.). *Euphytica* 202(1): 13-33.
- Bayramzadeh, V., P. Attarod, M. T. Ahmadi, M. Ghadiri, R. Akbari, T. Safarkar, A. Shirvany. 2012. Variation of leaf morphological traits in natural populations of *Fagus orientalis* Lipsky in the Caspian forests of Northern Iran. *Annals of Forest Research* 55(1): 33-42.
- Bennadji, Z. 2003. Legislación sobre recursos genéticos forestales en Latinoamérica. *Investigación agraria. Sistemas y recursos forestales*. 12(3): 135-143.
- Bentley, B. L. 1977. The protective function of ants visiting the extrafloral nectaries of *Bixa orellana* (Bixaceae). *Journal of Ecology* 65: 27-38.
- Binkley, D., O. C. Campoe, C. Alvares, R. L. Carneiro, Í. Cegatta and J. L. Stape. 2017. The interactions of climate, spacing and genetics on clonal *Eucalyptus* plantations across Brazil and Uruguay. *Forest Ecology and Management* 405: 271-283. doi: 10.1016/j.foreco.2017.09.050
- Bixenmann, R.J., P.D. Coley and T.A. Kursar. 2011. Is extrafloral nectar production induced by herbivores or ants in a tropical facultative ant–plant mutualism? *Oecologia* 165(2): 417–425. doi: 10.1007/s00442-010-1787-x. PMID:20872232.
- Bohren, B. B., W. G. Hill and A. Robertson. 1966. Some observations on asymmetrical correlated responses to selection. *Genetics Research* 7:44-57.
- Bonga, J.M. 1982 Vegetative Propagation in Relation to Juvenility, Maturity, and Rejuvenation. *In: J. M. Bonga and D. J. Durzan (Eds.) Tissue Culture in Forestry. Forestry Sciences* (5).

- Springer, Dordrecht. pp. 387-412. doi: 10.1007/978-94-017-3538-4_13
- Briceño-Vergara, A. J. 1997. Aproximación hacia un manejo integrado del barrenador de las meliáceas *Hypsipyla grandella* (Zeller). *Revista Forestal Venezolana*. 41(1): 23-28.
- Calixto, C. G., M. A. López, A. Equihua M., D. E. Lira y V. M. Cetina. 2015. Crecimiento de *Cedrela odorata* e incidencia de *Hypsipyla grandella* en respuesta al manejo nutrimental. *Bosque* 36(2): 265–273. doi: 10.4067/S0717-92002015000200012
- Cater, J.C., 1945. The silviculture of *Cedrela mexicana*. *Caribbean Forester* 6: 89–100.
- Chavarro-Rodríguez, N., C. Díaz-Castelazo and V. Rico-Gray. 2013. Characterization and functional ecology of the extrafloral nectar of *Cedrela odorata* in contrasting growth environments in central Veracruz, Mexico. *Botany* 91(10): 695-701. doi: /10.1139/cjb-2012-0289
- Chimello, A. M., J. G. Jesus, P. E. Teodoro, A. A. B. Rossil, K. L. Araújol, T. N. Marostega, L. G. Neves and M. A. A. Barelli. 2017. Morphological descriptors and ISSR molecular markers in the evaluation of genetic variability of *Tectona grandis* genotypes. *Genetics and Molecular Research* 16(2):1–16. doi: 10.4238/gmr16029665
- Cintron, B. B. 1990. *Cedrela odorata* L. In: *Silvics of North America*. R. M. Burns and B. H. Honkala (Eds.) Vol. 2. USDA, Forest Service. Washington, DC. pp: 250-257.
- CITES (Convención Sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres). 2007. CoP14 Prop. 33, Fourteenth meeting of the Conference of the Parties, June 3–15, 2007. The Hague, Netherlands. 26 p.
- Cornelius, J. P. and A. D. Watt. 2003. Genetic variation in a *Hypsipyla* -attacked clonal trial of *Cedrela odorata* under two pruning regimes. *Forest Ecology and Management* 183: 341–349. doi: 10.1016/S0378-1127(03)00142-7
- Crossa, J. and J. Franco. 2004. Statistical methods for classifying genotypes. *Euphytica* 137: 19-37.
- Darrouy Palacios, N., M. Castro Valdebenito, R. Cautín Morales, L. Kort Silva y R. Bozzolo Artaza. 2010. Efecto de la posición de la yema y de la poda en plantas de aguacate destinadas a la clonación. *Revista Fitotecnia Mexicana* 33(3): 249-256.
- Diario Oficial de la Federación. 1996. Ley Federal de variedades Vegetales. 25 de octubre de 1996. 14p.
- Daehler, C. C., M. Yorkston, W. Sun and N. Dudley. 1999. Genetic variation in morphology and growth characters of *Acacia koa* in the Hawaiian Islands. *International Journal of Plant Sciences*. 160(4):767-773.
- Doak P., D. Wagner, A. Watson. 2007. Variable extraxoral nectary expression and its consequences in quaking aspen. *Canadian Journal of Botany* 85(1):1–9. doi:10.1139/b06-137
- Falconer, D.S. and T.F.C. Mackay. 1996. *Introduction to Quantitative Genetics*. Addison Wesley Longman Limited, Edinburgh. 484 p.

- FAO. 2002. Informe de la Duodécima Reunión del Cuadro del Expertos de la FAO en Recursos Genéticos Forestales. FO:FGR/5/Rep. FAO, Roma. 107p.
- Forner V., J. B. 1984. Interacciones entre el injerto y el patrón en los agríos. Hoja divulgativa 9/84 HD. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Moncada, Valencia. 19 p.
- Foster, G. S., R. K. Campbell and W. T. Adams. 1984. Heritability, gain, and C effects in rooting of western hemlock cuttings. Canadian Journal of Forest Research 14(5): 628-638. doi: 10.1139/x84-114
- Franco, T. L. y R. Hidalgo (Eds.). 2003. Análisis estadístico de datos de caracterización morfológica de recursos fitogenéticos. Boletín Técnico No. 8. Instituto Internacional de Recursos Fitogenéticos (IPGRI). Cali, Colombia. 89 p.
- Galván-Hernández, D. M., M. A. Macedo-Villarreal, F. F. Núñez de Cáceres-González, A. Sánchez-González and P. Octavio-Aguilar. 2018. Morphological variation of *Cedrela odorata* (Meliaceae): contrast between natural and managed populations. Acta Botanica Mexicana 125: 157-171. doi: 10.21829/abm125.2018.1330
- García, E. 2004. Modificación del sistema de clasificación climática de Köpen. 5ta ed. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México, México. 96 p.
- Goulet, E., A. Rueda and A. Shelton. 2005. Management of the mahogany shoot borer, *Hypsipyla grandella* (Zeller) (Lepidoptera:Pyralidae), through weed management and insecticidal sprays in 1- and 2-year-old *Swietenia humilis* Zucc. Plantations. Crop Protection 24: 821-828.
- Hernández-González, Z., J. Sahagún-Castellanos, P. Espinosa-Robles, M. T. Colinas-León, y J. E. Rodríguez-Pérez. 2014. Efecto del patrón en el rendimiento y tamaño de fruto en pepino injertado. Revista Fitotecnia Mexicana 37(1): 41-47.
- Hernández-Máximo, E., J. López-Upton, V. Sánchez-Monsalvo, J. J. Vargas-Hernández and J. G. Salazar-García. 2016. Early performance and genetic gain of *Cedrela odorata* families from wide-ranging sites in Mexico. Journal of Tropical Forest Science 28(4): 446-456.
- Hernández-Villarreal, A. E. 2013. Caracterización morfológica de recursos fitogenéticos. Revista Bio Ciencias 2(3): 113–118.
- Hilje, L. y J. Cornelius. 2001. ¿Es inmanejable *Hypsipyla grandella* como plaga forestal?. Hoja Técnica No. 38. Manejo Integrado de Plagas. CATIE, Costa Rica. 4 p.
- Hodge, G. R., P. W. Volker, B. M. Potts and J. U. Owen. 1996. A comparison of genetics information from open-pollinated and control-pollinated progeny tests in two eucalypt species. Theoretical and Applied Genetics 92: 53-63.
- Houle, D. 1992. Comparing evolvability and variability of quantitative Traits. Genetics 130: 195-204.
- Honorato-Salazar, J. A. y V. Sánchez-Monsalvo. 2019. Variabilidad de la densidad básica de la madera de diez clones sobresalientes de cedro rojo *Cedrela odorata* L. In: J. Martínez Herrera, M. Á. Ramírez Guillermo, J. Cámara-Córdova (comps.). Investigaciones Científicas y Agrotecnológicas para la Seguridad Alimentaria. INIFAP, Tabasco, México.

Año 1, No. 1. pp: 221-225.

- Hovenden, M. J. and J. K. Vander Schoor. 2003. Nature vs nurture in the leaf morphology of Southern beech, *Nothofagus cunninghamii* (Nothofagaceae). *New Phytologist* 161(2): 585-594. doi: 10.1046/j.1469-8137.2003.00931.x
- Howard, F. W. y M. Merida. 2004. El taladrador de las meliáceas, *Hypsipyla grandella* (Zeller)(Insecta: Lepidoptera: Pyralidae: Phycitinae). University of Florida. Florida, USA.. 9 p.
- Huber, A. y R. Trecaman. 2004. Eficiencia del uso del agua en plantaciones de *Pinus radiata* en Chile. *Bosque* 25(3): 33-43.
- INEGI. 2008. Conjunto de Datos Vectorial Unidades climáticas 1:1 000 000.
- Ipinza, R. 1998. Diseño de ensayos genéticos *In*: R. Ipinza, B. Gutiérrez y V. Emhart. (Eds.). Mejora Genética Forestal Operativa. Universidad Austral de Chile, Facultad de Ciencias Forestales. Valdivia, Chile. 417 p.
- Johnson, G. R. 1997. Site-to-site genetic correlations and their implications on breeding zone size and optimum number of progeny test sites for coastal Douglas-fir. *Silvae Genetica* 46: 280-285.
- Jolliffe, I. and J. Cadima. 2016. Principal component analysis: a review and recent developments. *Philosophical Transactions of the Royal Society*. 374(2065). doi: 10.1098/rsta.2015.0202
- Kenfack, D., M. Tindo, and M. Gueye. 2014. Extranuptial nectaries in *Carapa* Aubl. (Meliaceae-Cedreloideae). *Adansonia*. 36(2): 335-349.
- Kjær, E. D., H. R. Siegismund and V. Suangtho. 1996. A multivariate study on genetic variation in teak (*Tectona grandis* (L.)). *Silvae Genetica*. 45(5-6):361-3
- Lahera, W., A. Alvarez. and S. Gamez. 1994. The genetic improvement program in *Cedrela odorata* L. in Cuba. *Forest Genetic Resources* 22: 27-28.
- Lo Bianco, R. and F. Mirabella. 2018. Use of leaf and fruit morphometric analysis to identify and classify white mulberry (*Morus alba* L.) genotypes. *Agriculture* 8(10): 157. doi: 10.3390/agriculture8100157
- López-Santiago, J., R. Nieto-Ángel, A. F. Barrientos-Priego, E. Rodríguez-Pérez, M. T. Colinas-León, M. W. Borys y F. González-Andrés. 2008. Selección de variables morfológicas para la caracterización del tejocote (*Crataegus* spp.). *Revista Chapingo, Serie Horticultura* 14(2): 97-111.
- Mancebo, F., L. Hilje, G. A. Mora y R. Salazar. 2002. Biological activity of two neem (*Azadirachta indica* A. Juss., Meliaceae) products on *Hypsipyla grandella* (Lepidoptera: Pyralidae) larvae. *Crop protection* 21: 107-112.
- Méndez Espinoza., C., V. Sánchez Monsalvo. 2012. Descriptores morfológicos de *Cedrela odorata* L. para México. Folleto Técnico No. 7. CENID-COMEF, INIFAP. México, D. F., México. 52 p.
- Morales González, E., J. López Upton, J. J. Vargas Hernández, C. Ramírez Herrera y A. Gil

- Muñoz. 2013. Parámetros genéticos de *Pinus patula* en un ensayo de progenies establecido en dos altitudes. *Revista Fitotecnia Mexicana* 36(2): 155-162.
- Mortensen, B., D. Wagner and P. Doak. 2011. Defensive effects of extrafloral nectaries in quaking aspen differ with scale. *Oecologia*. 165(4): 983-993.
- Muranty, H., N. Schermann, F. Santi and J. Dufor. 1998. Genetic parameters estimated from a wild cherry diallel: consequences for breeding. *Silvae Genetica* 47(5-6): 249-257.
- Navarro, C., F. Montagnini and G. Hernández. 2004. Genetic variability of *Cedrela odorata* Linnaeus: results of early performance of provenances and families from Mesoamerica grown in association with coffee. *Forest, Ecology and Management* 92(2-3): 217-227. doi: 10.1016/j.foreco.2004.01.037
- Newton, A. C., A. D. Watt, F. López, J. P. Cornelius, J. F. Mesén and E. A. Corea. 1999. Genetic variation in host susceptibility to attack by the mahogany shoot borer, *Hypsipyla grandella* (Zeller). *Agricultural and Forest Entomology* 1(1): 11–18. doi: 10.1046/j.1461-9563.1999.00002.x
- Núñez-Colín, C. y D. Escobedo-López. 2011. Uso correcto del análisis clúster en la caracterización de germoplasma vegetal. *Agronomía Mesoamericana* 22(2): 605–612.
- Oliveira, P. S. and M. R. Pie. 1998. Interaction between ants and plants bearing extrafloral nectaries in Cerrado vegetation. *Anais Sociedade Entomológica do Brasil* 27: 161-176.
- Painter, R. H. 1958. Resistance of plants to insects. *Annual Review of Entomology* 3: 267–290.
- Patiño V., F. 1997. Recursos genéticos de *Swietenia* y *Cedrela* en los neotrópicos: Propuestas para acciones coordinadas. Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura (FAO)-Dirección de recursos forestales departamento de montes. Roma, Italia. 58 p.
- Pennington, T. D. y J. Sarukhán. 2005. Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies. Universidad Nacional Autónoma de México. 3a ed. México, D.F., México. 523 p.
- Pavlotzky, B. y O. Murillo. 2014. Ganancia genética esperada e interacción genotipo-ambiente en *Acacia mangium* en la Zona Norte de Costa Rica. *Agronomía Costarricense* 38(2): 08-17.
- Quesada-Méndez, I., L. Quintero-Barrera, F. A. Aristizábal y O. Rodríguez-Acuña. 2011. Evaluación de la variabilidad genética de clones de caucho natural presentes en la colección clonal del Instituto Sinchi, mediante el uso de descriptores morfológicos. *Colombia Forestal* 14(1): 69-79.
- Raymond, C. A. 2011. Genotype by environment interactions for *Pinus radiata* in New South Wales, Australia. *Tree Genetics & Genomes*. 7(4): 819-833.
- Ramírez-G, C., G. Vera C., F. Carrillo A., and O. S. Magaña. 2008. El cedro rojo (*Cedrela odorata* L.) como alternativa de reconversión de terrenos agrícolas en el sur de Tamaulipas. *Agricultura técnica en México*, 34(2): 243-250.
- Rico-Gray, V., P. S. Oliveira, V. Parra-Tabla, M. Cuautle & C. Díaz-Castelazo. 2004. Ant-plant

- interactions: Their seasonal variation and effects on plant fitness. in M. L. Martínez and N. Psuty (eds.). *Ecological Studies*, 171: Coastal Dunes, Ecology and Conservation. Springer-Verlag, Berlin. Pp. 221-239.
- Rivera, G. L., L. Galetto and L. Bemardello. 2007. Nectar secretion pattern, removal effects, and breeding system of *Ligaria cuneifolia* (Loranthaceae). *Canadian Journal of Botany* 74(12): 1996-2001.
- Robertson, A. 1959. The sampling variance of the genetic correlation coefficient. *Biometrics* 15(3):n469.
- Rocandio-Rodríguez, M., A. Santacruz-Varela, L. Córdova-Téllez, H. López-Sánchez, F. Castillo-González, R. Lobato-Ortiz, J. J. García-Zavala and R. Ortega-Paczka. 2014. Caracterización morfológica y agronómica de siete razas de maíz de los Valles Altos de México. *Revista fitotecnia mexicana*. 37(4): 351-361.
- Rudgers, J. A. 2004. Enemies of herbivores can shape plant traits: selection in a facultative ant-plant mutualism. *Ecology* 85: 192–205.
- Said, A. A., A. Oukabli, F. Gaboun, M. H. Simard and C. El Modafar. 2013. Phenotypic biodiversity of an endemic wild pear, *Pyrus mamorensis* Trab., in North-Western Morocco using morphological descriptors. *Genetic Resources and Crop Evolution* 60(3): 927-938. doi: 10.1007/s10722-012-9889-4
- Salaya-Domínguez, J. M., J. López-Upton y J. J. Vargas-Hernández. 2012. Variación genética y ambiental en dos ensayos de progenies de *Pinus patula*. *Agrociencia* 46(5): 519-534.
- Salazar-García, J. G., J. López-Upton, V. Sánchez-Monsalvo. 2015. Evaluación de los experimentos clonales de *Cedrela odorata* L. en el Golfo y Sureste de México. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. Informe Final CONACYT. 45 p.
- Sampayo-Maldonado, S., J. López-Upton, V. Sánchez-Monsalvo and M. Jiménez-Casas, 2019. Genetic parameters of growth, and resistance to the shoot borer, in young clones of the tree *Cedrela odorata* (Meliaceae). *Revista de Biología Tropical* 67(3): 554–561. DOI: 10.15517/RBT.V67I3.32053.
- Sánchez Monsalvo, V. y C. Velázquez Estrada. 1998. Evaluación de dos insecticidas biológicos en el control de *Hypsiphylia grandella* (Zeller), barrenador de brotes de las Meliaceas. *Ciencia Forestal en México* 23(83):33- 39.
- Sánchez Monsalvo, V. , J. G. Salazar García, J. J. Vargas Hernández, J. López Upton y J. Jasso Mata. 2003. Parámetros genéticos y respuesta a la selección en características del crecimiento de *Cedrela odorata* L. *Revista Fitotecnia Mexicana* 26(1): 19–27.
- Sánchez M., V. y X. García C. 2009. Ecuaciones de volumen para plantaciones jóvenes de *Cedrela odorata* L. (Cedro rojo) en Tezonapa Veracruz. *In: Memoria IV Reunión Nacional de Innovación Agrícola y Forestal*. Saltillo, Coahuila, México. p. 363.
- Sánchez M., V. y J. A. Honorato S. 2019. La forma de fuste en la selección de árboles de cedro rojo (*Cedrela odorata* L.). p. 1085-1092. *In: V. J. C. Vinay, V. A. Esqueda E., O. H. Tosquy V., R. Zetina L., A. Ríos U., M. V. Vázquez H., A. L. Del Angel P. y C. Perdomo M.*

- (comps.). 2019. Avances en Investigación Agrícola, Pecuaria, Forestal, Acuícola, Pesquería, Desarrollo rural, Transferencia de Tecnología, Biotecnología, Ambiente, Recursos naturales y Cambio climático. INIFAP, CP, UACH, INAPESCA, UV, TecNM. Medellín, Ver., México. Año 3, Núm. 1, 2488 p.
- Sánchez-Vargas, N. M., J. J. Vargas-Hernandez, L. del M. Ruiz-Posadas y J. López-Upton. 2004. Repetibilidad de parámetros genéticos en un ensayo clonal de *Eucalyptus urophylla* S. T. Blake en el sureste de México. *Agrociencia* 38: 465-475.
- Santos, R. C., J. L. Pires, and R. X. Correa. 2012. Morphological characterization of leaf, flower, fruit and seed traits among Brazilian *Theobroma* L. species. *Genetic Resources and Crop Evolution* 59(3): 327-345. doi: 10.1007/s10722-011-9685-6
- SAS Institute Inc. 2002. SAS / STAT 9.0 User's Guide. SAS Institute Inc. Cary, North Carolina, USA.
- Schmutz, U. and P. Lüdders. 1999. Effect of NaCl salinity on growth, leaf gas exchange, and mineral composition of grafted mango rootstocks (var. '13-1' and 'Turpentine'). *Gartenbauwiss* 64(2): 60-64.
- SEMARNAT (Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación. p. 67.
- Sierra de G., R., R. Diez B. y R. Alía M. 1999. Evaluación de la rectitud del fuste en seis procedencias de *Pinus pinaster* Ait. *Investigación Agraria. Sistemas y Recursos Forestales* 8: 264-278.
- Simonetti, G. and M. Devoto. 2018. La defensa de *Passiflora caerulea* por hormigas reduce el número de huevos y larvas de *Agraulis vanillae*, pero no el daño por herbivoría. *Ecología Austral* 28:123-132. doi: 10.25260/EA.18.28.1.0.635
- SMN (Servicio Meteorológico Nacional). 2010. Normales climatológicas por estado.
- Sousa Paiva, É. A., R. Andrade Buono and M. Neves Delgado. 2007. Distribution and structural aspects of extrafloral nectaries in *Cedrela fissilis* (Meliaceae). *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 202(6): 455-461.
- Sreekanth, P. M., M. Balasundaran and P. A. Nazeem. 2014. Genetic and morphological variation in natural teak (*Tectona grandis*) populations of the Western Ghats in Southern India. *Journal of Forestry Research* 25(4): 805-812.
- Toili, M. E. M., F. K. Rimberia, A. B. Nyende, and D. Sila. 2016. Morphological diversity of mango germplasm from the Upper Athi River region of eastern Kenya: An analysis based on non-fruit descriptors. *African Journal of Food, Agriculture, Nutrition and Development*. 16(2): 10913-10935. doi: 10.18697/ajfand.74.13755
- UPOV (Unión Internacional para la Protección de las Obtenciones Vegetales). 2002. Introducción General al examen de la distinción, la homogeneidad y la estabilidad y a la elaboración de descripciones armonizadas de las obtenciones vegetales UPOV/TG/3/1. Ginebra. 28 p.

- UPOV (Unión Internacional para la Protección de las Obtenciones Vegetales). 2005. Informe de la UPOV sobre el impacto de la protección de las obtenciones vegetales 353(S). Ginebra. 98 p.
- Varón, E. H., N. Barbera, P. Hanson, M. Carballo y L. Hilje. 2005. Potencial de depredación de *Hypsipyla grandella* por hormigas, en cafetales de Costa Rica. Manejo Integrado de Plagas y Agroecología 74: 17-23.
- Ward, S. E., K. E. Wightman and B. Rodríguez Santiago. 2008. Early results from genetic trials on the growth of Spanish cedar and its susceptibility to the shoot borer moth in the Yucatan Peninsula, Mexico. Forest Ecology and Management 255(2): 356–364. doi: 10.1016/j.foreco.2007.09.057
- White, T. L., T. W. Adams and D. B. Neale. 2007. Forest Genetics. CAB International, Oxford. 682 p.
- Wightman, K., B. Rodríguez Santiago, S. Ward y J. Cornelius. 2005. Domesticación de cedro y caoba en la Península de Yucatán. México. Recursos Naturales y Ambiente 44: 119–128.
- Wooley, S. C., J. R. Donaldson, M. T. Stevens, A. C. Gusse and R. L. Lindroth. 2007. Extrafloral nectaries in aspen (*Populus tremuloides*): heritable genetic variation and herbivore-induced expression. Annals of Botany 100(6): 1337-1346.
- Wricke, G. 1962. Über eine methode zur erfassung der ökologischen streubreite in feldversuchen. Zeitschrift für Pflanzenzüchtung 47: 92-96.
- Yamada, Y. 1962. Genotype by environment interaction and genetic correlation of the same trait under different environments. Japanese Journal of Genetics 37: 498-509.
- Zapata-Valenzuela, J. y R. Hasbun Zaror. 2011. Mejoramiento genético forestal acelerado mediante selección genómica. Bosque 32(3): 209–213. doi: 10.4067/S0717-92002011000300001.
- Zepahua-Acatecatl, G. 2014. Variación en crecimiento y tolerancia de clones de *Cedrela odorata* L. al ataque del *Hypsipyla grandella* Zeller. en el Campo Experimental El Palmar. Tesis de Licenciatura. Instituto Tecnológico Superior de Zongolica. Tezonapa, Ver. 145 p.

APÉNDICE

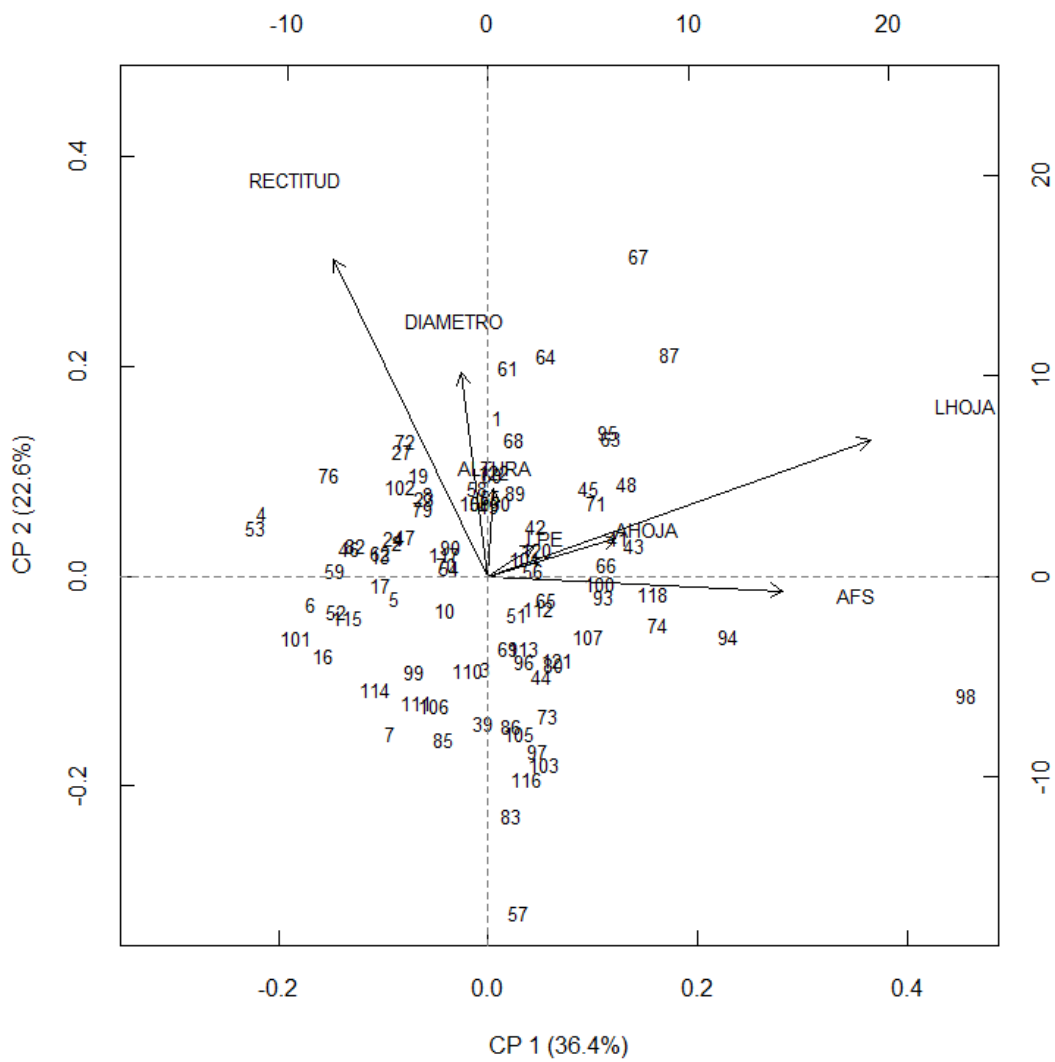


Figura A1. Diagrama de dispersión de los 90 clones de *Cedrela odorata* L. de un ensayo clonal en Santa Genoveva, Campeche, de acuerdo con los dos primeros componentes principales.

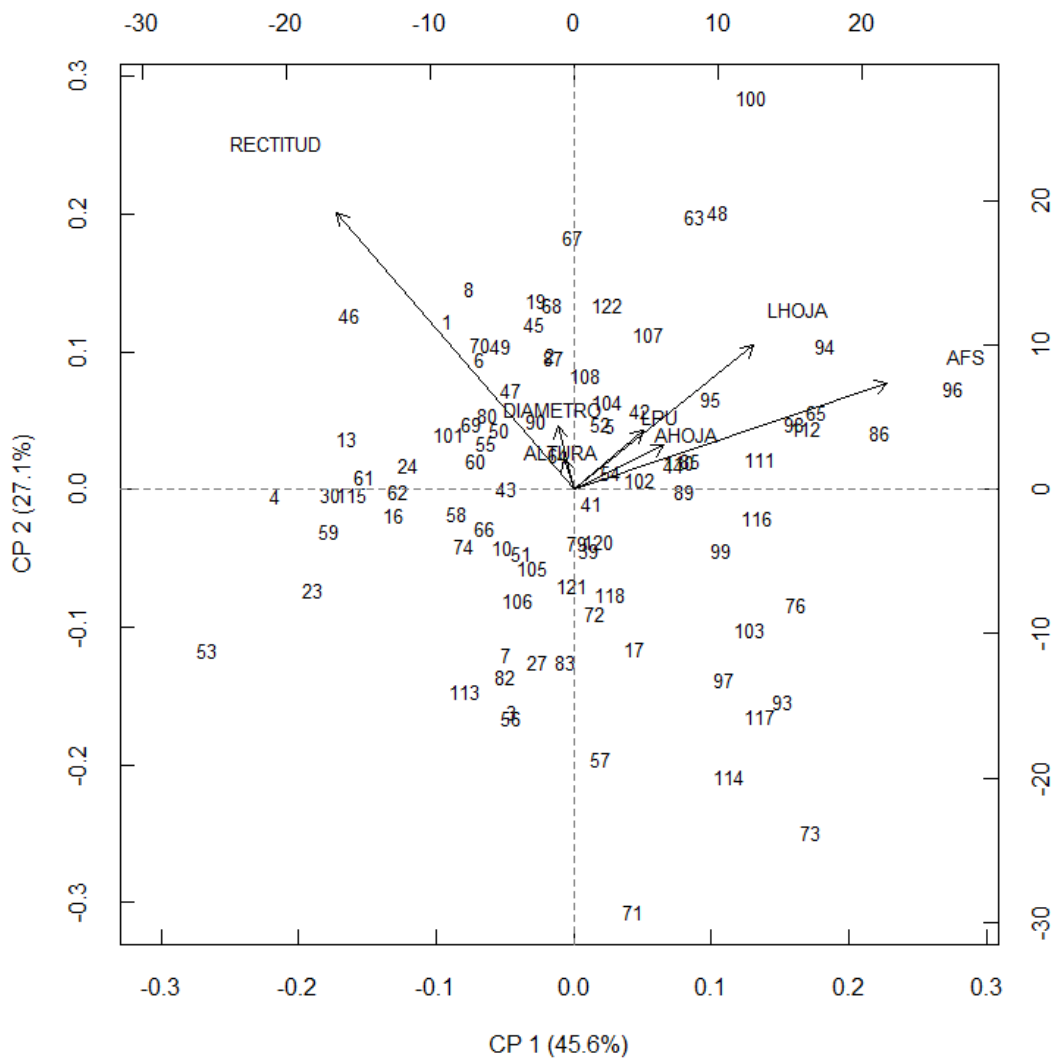


Figura A2. Diagrama biplot de dispersión de 90 clones de *Cedrela odorata* L. de un ensayo clonal en Isla, Veracruz, de acuerdo con los dos primeros componentes principales.

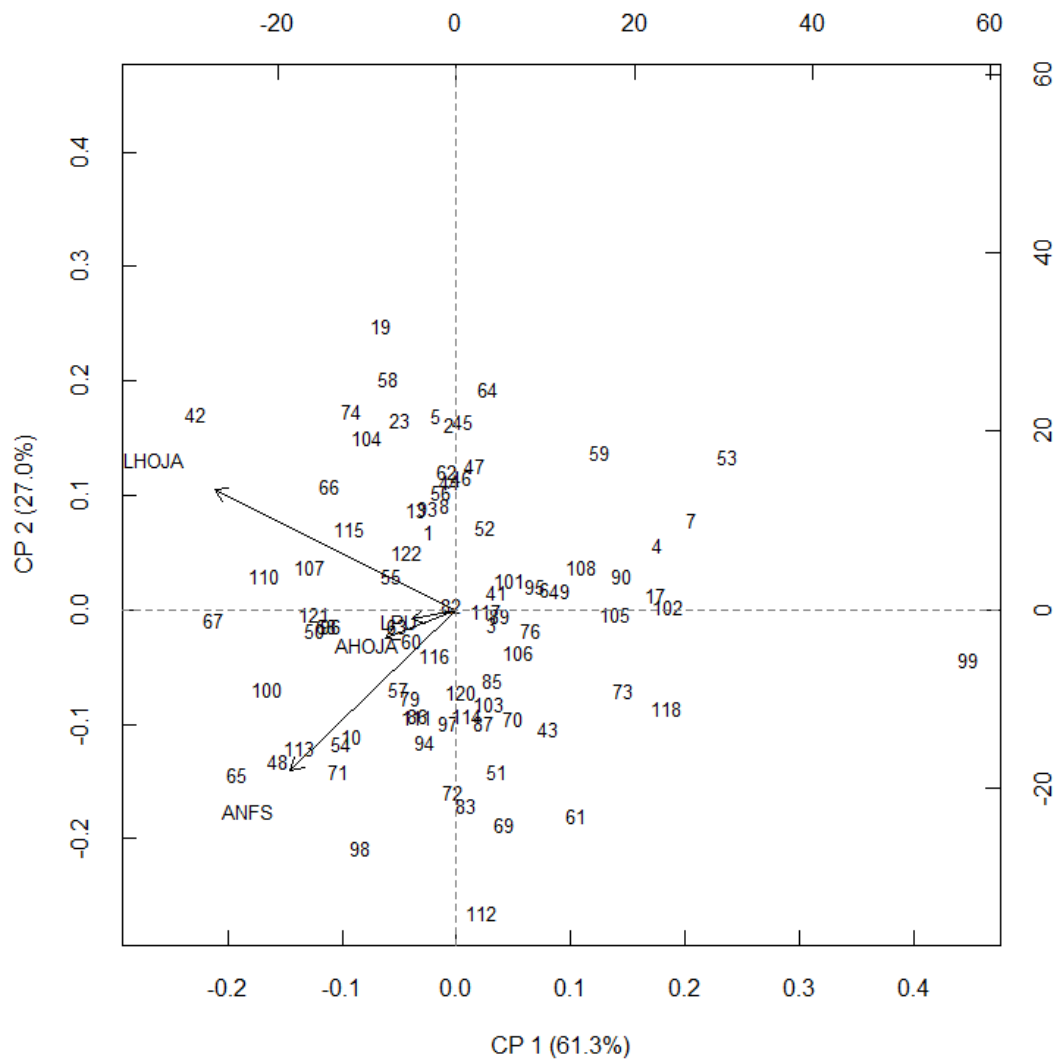


Figura A3. Diagrama biplot de dispersión de 90 clones de *Cedrela odorata* L. en un banco clonal en El Palmar, Veracruz, de acuerdo con los dos primeros componentes principales.

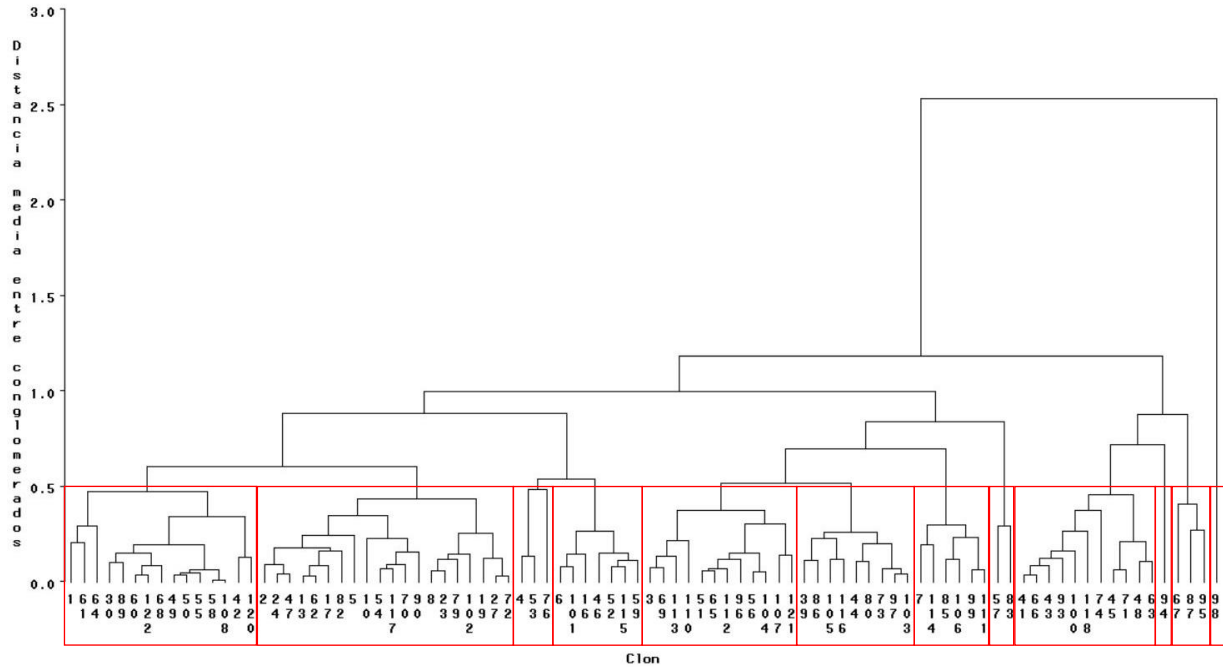


Figura A4. Dendrograma de agrupamiento de 90 clones de *Cedrela odorata* L. en un ensayo clonal en Santa Genoveva, Campeche (Ensayo 1), mediante el método de enlace promedio (AVERAGE) a distancia media entre conglomerados de 0.5

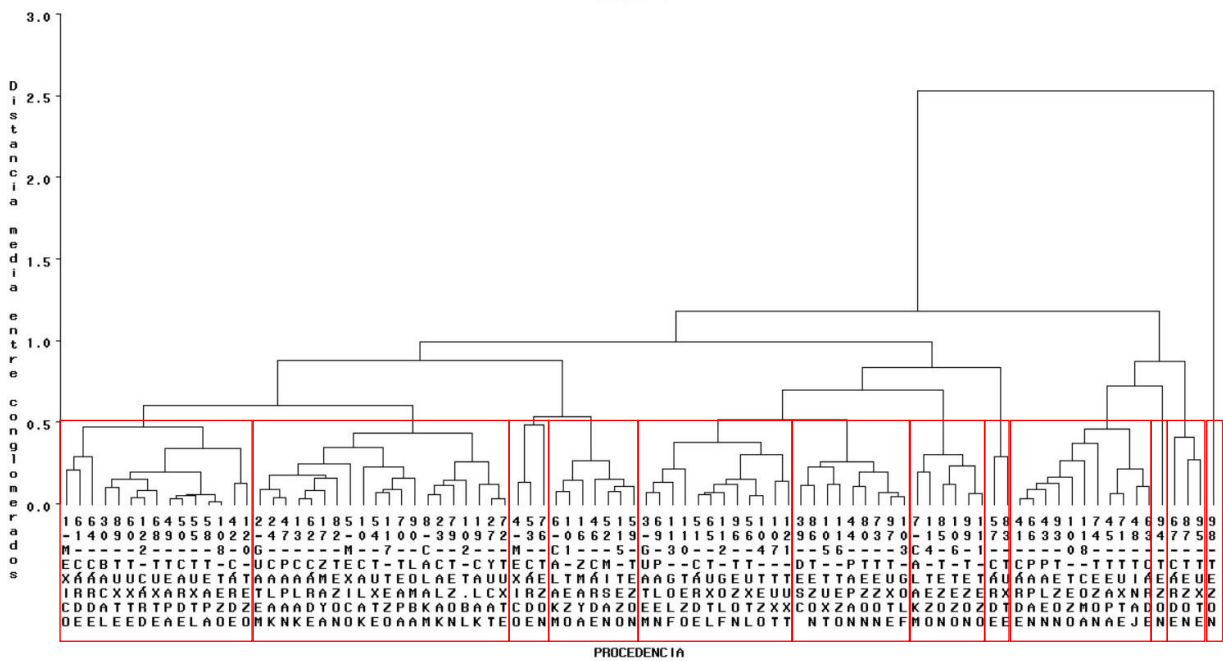


Figura A5. Dendrograma de agrupamiento de 21 procedencias de 90 clones sobresalientes de *Cedrela odorata* L. en un ensayo clonal en Santa Genoveva, Campeche (Ensayo 1), mediante el método de enlace promedio (AVERAGE) a distancia media entre conglomerados de 0.5

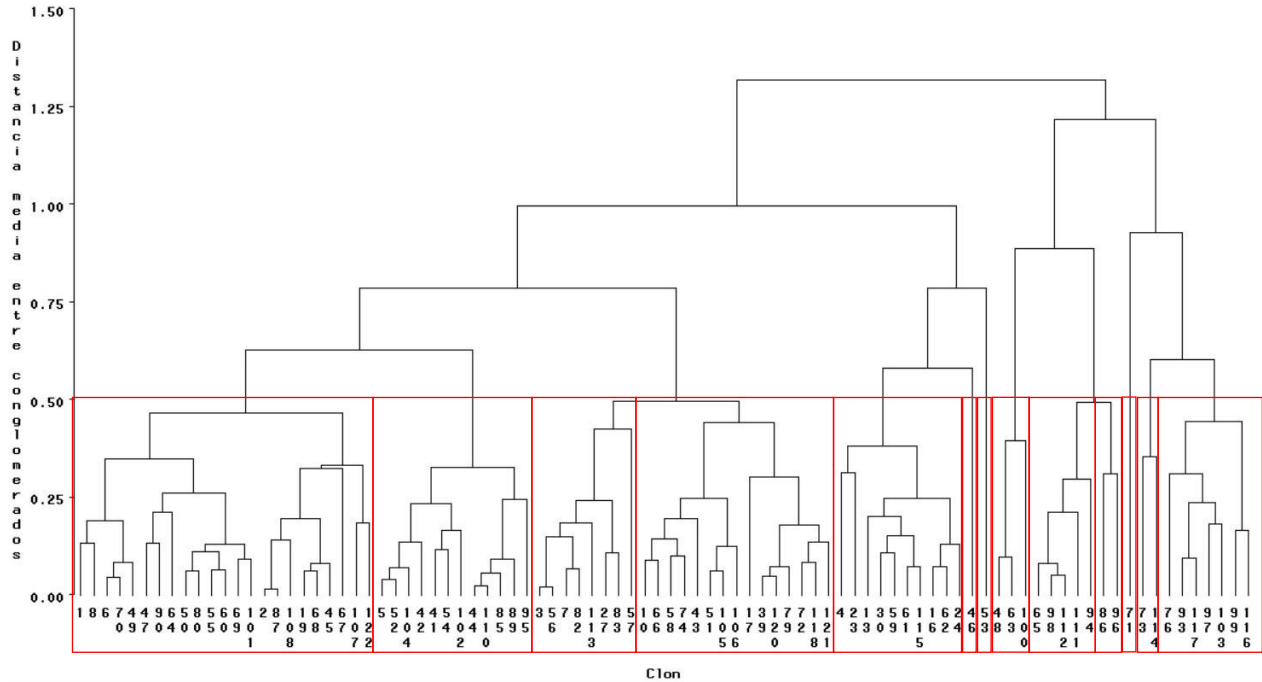


Figura A 6. Dendrograma de agrupamiento de 90 clones de *Cedrela odorata* L. en un ensayo clonal en Isla, Veracruz (Ensayo 2), mediante el método de enlace promedio (AVERAGE) a distancia media entre conglomerados de 0.5

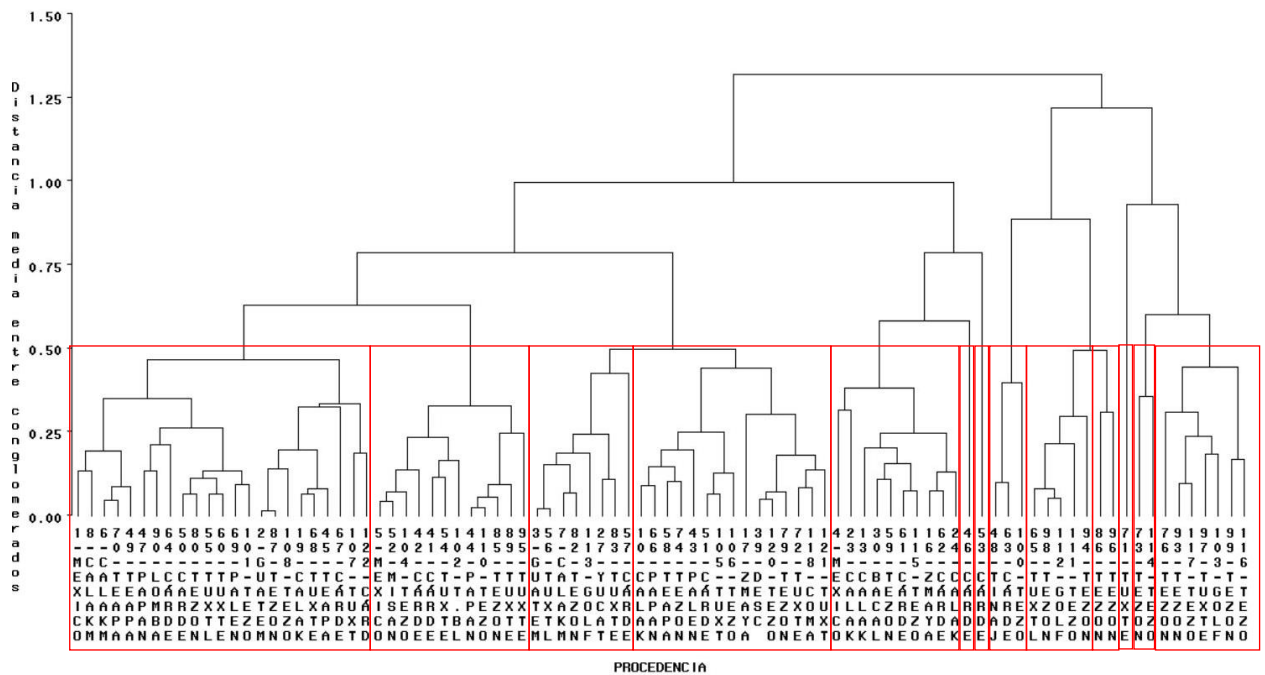


Figura A7. Dendrograma de agrupamiento de 21 procedencias de 90 clones de *Cedrela odorata* L. en un ensayo clonal en Isla, Veracruz (Ensayo 2) mediante el método de enlace promedio (AVERAGE) a distancia media entre conglomerados de 0.5

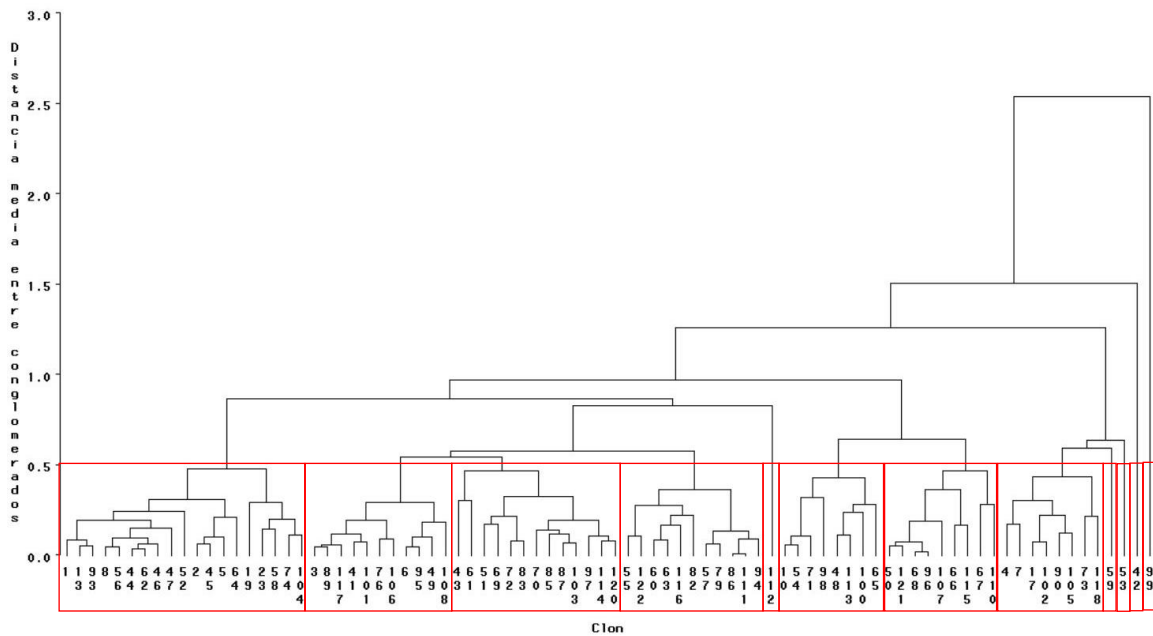


Figura A8. Dendrograma de agrupamiento de 90 clones de *Cedrela odorata* L. en un banco clonal en El Palmar, Veracruz, mediante el método de enlace promedio (AVERAGE) a distancia media entre conglomerados de 0.5

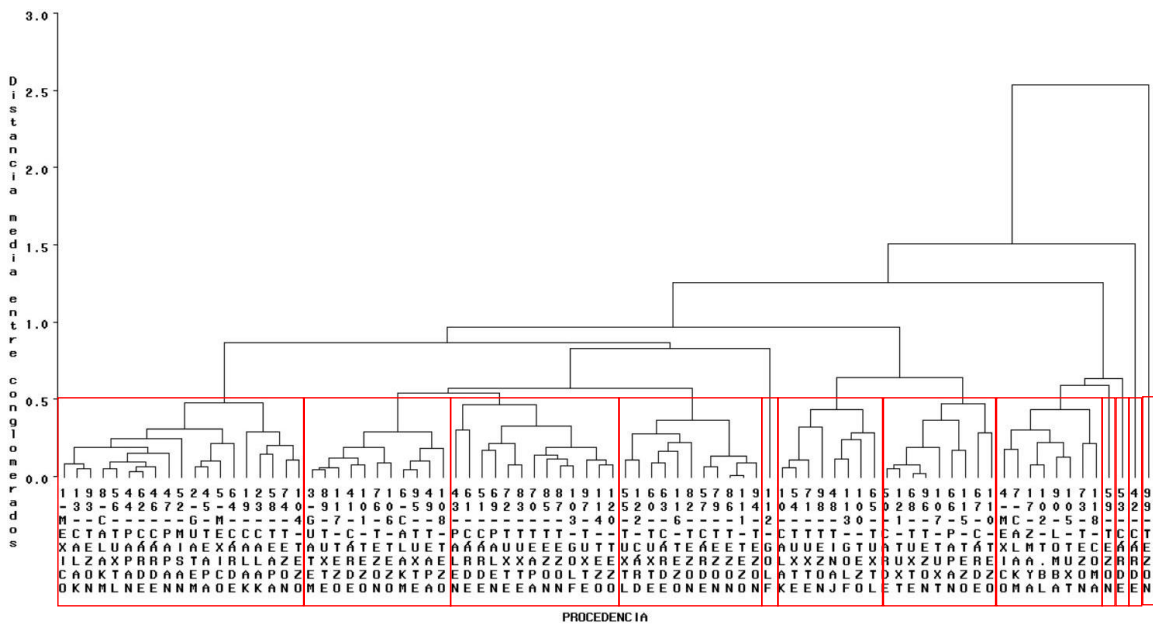


Figura A9. Dendrograma de agrupamiento de 21 procedencias de 90 clones de *Cedrela odorata* L. en un banco clonal en El Palmar, Veracruz, mediante el método de enlace promedio (AVERAGE) a distancia media entre conglomerados de 0.5