



COLEGIO DE POSTGRADUADOS
INSTITUCION DE ENSEÑANZA E INVESTIGACION EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO

POSTGRADO EN CIENCIAS FORESTALES

ESTIMACIÓN DE PARÁMETROS GENÉTICOS Y SELECCIÓN DE GENOTIPOS
DE *Cedrela odorata* L. EN UN ENSAYO DE PROCEDENCIAS-PROGENIES

EDGAR HERNÁNDEZ MÁXIMO

T E S I S

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL

PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, EDO. DE MEXICO

2015

La presente tesis titulada: ESTIMACIÓN DE PARÁMETROS GENÉTICOS Y SELECCIÓN DE GENOTIPOS DE *Cedrela odorata* L. EN UN ENSAYO DE PROCEDENCIAS-PROGENIES, realizada por el alumno: EDGAR HERNÁNDEZ MÁXIMO, bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS
FORESTALES

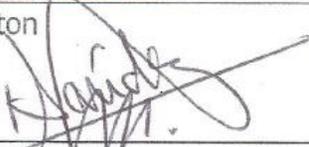
CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERO



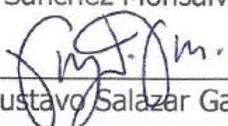
Dr. Javier López Upton

ASESOR



M.C. Vicente Sánchez Monsalvo

ASESOR



M.C. Jesús Gustavo Salazar García

Montecillo, Texcoco, Estado de México, Julio de 2015

ESTIMACIÓN DE PARÁMETROS GENÉTICOS Y SELECCIÓN DE GENOTIPOS DE *Cedrela odorata* L. EN UN ENSAYO DE PROCEDENCIAS-PROGENIES

Edgar Hernández Máximo, M.C.
Colegio de Postgraduados, 2015.

RESUMEN GENERAL

Cedrela odorata L. es un árbol forestal de máxima importancia en México, cuyas plantaciones deben basarse en germoplasma probado genéticamente. Se estimaron parámetros genéticos a 3, 5, 7 y 11 años de edad de variables de crecimiento (altura, diámetro normal y volumen) y de conformación a 11 años (rectitud del fuste y grosor de ramas). Se estableció un ensayo de progenie en Tezonapa, Ver. con 168 familias de polinización libre pertenecientes a 19 procedencias del sureste Mexicano. Asimismo se analizaron las relaciones existentes entre los ciclos fenológicos vegetativos con el crecimiento de los árboles y factores climáticos a nivel de procedencias, al agrupar poblaciones similares. Se encontraron diferencias significativas entre procedencias y familias en las variables de crecimiento y rectitud ($p < 0.001$) y en grosor de ramas ($p < 0.05$). La heredabilidad individual (h^2_i) fluctuó entre años de 0.16 a 0.25 para la altura, 0.16 a 0.27 para diámetro y de 0.12 a 0.29 en volumen. En la heredabilidad de medias de familias (h^2_f) los valores para altura, diámetro y volumen van de 0.23 a 0.32, 0.25 a 0.35 y 0.22 a 0.37, respectivamente, mejorando con la edad. h^2_i y h^2_f resultaron bajas para rectitud de 0.12 y 0.21, y para grosor de ramas de 0.10 y 0.17. Las características de crecimiento mostraron una alta correlación fenotípica ($r_p \geq 0.81$) y genética ($r_g = 0.99$) entre ellas. Las correlaciones de rectitud con altura, diámetro, volumen y grosor de ramas fueron: r_p de -0.29, -0.22, -0.24 y 0.07 y r_g de -0.24, -0.13, -0.18 y 0.56; para el grosor de ramas con la altura, diámetro y volumen resultaron r_p de 0.13, 0.12 y 0.14; y r_g de 0.04, 0.11 y 0.13. Las correlaciones genéticas edad-edad fueron altas de 0.94 a 1.0 para altura, 0.93 a 1.0 para diámetro y 1.0 para volumen. Dejando en pie el 20% de los mejores árboles para formar un huerto semillero, se obtendría una ganancia de 56% en volumen al usar esta variable como criterio de selección. La selección temprana a los tres años con base en el diámetro sería eficiente para mejorar el volumen a 11 años con una ganancia de 37.3%, a los siete años por volumen sería de 54%. Todas las opciones sin modificar significativamente las variables de conformación. Hubo diferencias significativas ($p < 0.0001$) a nivel de procedencias y familias para las variables fenológicas. En el mes de noviembre-2013 25% de los individuos iniciaron con la caída de hoja, para diciembre la mayoría de los árboles habían perdido el 50% de follaje. Durante marzo-2014 la mayor parte de los árboles no habían iniciado la brotación de follaje, en el mes de junio del mismo año el 96% de los individuos ya tenían la copa completamente cubierta por hojas, finalizando con esta etapa. Es posible encontrar una gran variabilidad dentro de esta fenofase entre familias y procedencias durante todo el periodo evaluado. En general las procedencias de mayor incremento en altura, diámetro o volumen de los árboles tiran sus hojas más lentamente reteniéndolo por más tiempo, para brotación los individuos con las categorías más altas en cuanto a volumen tuvieron brotación tardía. Asimismo, las procedencias con individuos que provienen de sitios más húmedos presentan categorías fenológicas para brotación tardías comparadas con aquellas de lugares más secos. Las procedencias que fueron precoces en cuanto a caída de hojas son los mismos que inician con la recuperación de estas prontamente.

Palabras clave: Parámetros genéticos, fenología, correlación, variables de crecimiento

ESTIMATION OF GENETIC PARAMETERS AND SELECTION OF GENOTYPES OF *Cedrela odorata* L. IN A PROVENANCE-PROGENY TRIALS

GENERAL ABSTRACT

Cedrela odorata L. (Spanish cedar) is a forest tree of utmost importance in Mexico and therefore its plantations should be based on genetically-tested germplasm. Genetic parameters were estimated at 3, 5, 7 and 11 years of age for growth traits (height, diameter at breast height [DBH] and volume) and at 11 years for form variables (stem straightness and branch thickness). A progeny trial was established in Tezonapa, Veracruz with 168 open-pollinated families from 19 populations of the Mexican southeast. The relationships between the vegetative phenological cycles, growth of trees and climate at provenance level by grouping similar populations were also analyzed. Significant differences among provenances and families in growth and straightness ($p < 0.001$) and branch thickness ($p < 0.05$) variables were found. Individual heritability (h^2_i) fluctuated between years from 0.16 to 0.25 for height, from 0.16 to 0.27 for DBH and from 0.12 to 0.29 for volume. For family level heritability (h^2_f), values for height, DBH and volume range from 0.23 to 0.32, 0.25 to 0.35 and from 0.22 to 0.37, respectively, improving with age; h^2_i and h^2_f were low for straightness, 0.12 and 0.21, respectively, and branch thickness, 0.10 and 0.17, respectively. Growth traits showed a high phenotypic ($r_p \geq 0.81$) and genetic ($r_g = 0.99$) correlation among them. Straightness correlations with height, DBH, volume and branch thickness were: r_p of -0.29, -0.22, -0.24 and 0.07 and r_g of -0.24, -0.13, -0.18 and 0.56; for branch thickness with height, DBH and volume were: r_p of 0.13, 0.12 and 0.14 and r_g of 0.04, 0.11 and 0.13. Age-age genetic correlations were high, from 0.94 to 1.0 for height, 0.93 to 1.0 for DBH and 1.0 for volume. By leaving 20% of the best trees standing to form a seed orchard, a 56% gain in volume would be obtained by using this variable as the selection criterion. Early selection at three years old based on DBH would be efficient to improve volume at 11 years with a 37.3% gain, whereas at seven years the volume gain would be 54%. None of the options would dramatically alter the form variables. There were significant differences ($p < 0.0001$) at families and provenances level in phenological variables. In November, 2013, 25% of trees began to leaf drop, by December most of the trees had lost 50% of foliage. During March 2014 most of the trees had not started sprouting foliage, you can be found a great variability within this phenophase between families and backgrounds throughout the period evaluated. In general the sources of greatest increase in height, diameter and volume were late budding trees and early falling leaves, holding longer their foliage.

Keywords: Heritability, *Cedrela odorata*, genetic correlation, genetic gain, height, DBH, volume.

AGRADECIMIENTOS

Al Colegio de Postgraduados, por permitirme realizar mis estudios de maestría, en especial al Programa en ciencia Forestales, por contribuir en mi formación personal y profesional.

Al Consejo de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por brindarme el apoyo de una beca, dándome la oportunidad de poder realizar estudios de Maestría.

Al Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias, por el apoyo económico brindado durante mi instancia de maestría.

Al Dr. Javier López Upton, por ser parte de mi consejo particular, por su amistad y por el apoyo brindado en la elaboración de esta tesis a través de sus consejos, revisión y aportaciones a los capítulos y por compartir su valioso tiempo conmigo.

Al M. C. Vicente Sánchez Monsalvo por dedicar su tiempo en la revisión de esta tesis y ayudarme en la toma de datos de campo, también por su amistad y apoyo moral brindado.

Al M. C. J. Gustavo Salazar García por la revisión de la tesis y por sus observaciones brindadas para mejorar este trabajo.

A Mónica Méndez Neri, por su comprensión y por todo el apoyo brindado. A mis padres y hermanos por sus valiosos consejos y motivación para seguir adelante.

A todos los compañeros y amigos conocidos durante mi estancia en el Colegio de Postgraduados, con quienes pase gratos momentos y por brindarme su amistad.

CONTENIDO

RESUMEN GENERAL.....	i
GENERAL ABSTRACT.....	ii
AGRADECIMIENTOS.....	iii
LISTA DE CUADROS.....	vi
LISTA DE FIGURAS.....	viii
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	1
LITERATURA CITADA.....	4
CAPÍTULO I. ESTIMACIÓN DE PARÁMETROS GENÉTICOS DE <i>Cedrela odorata</i> L. EN UN ENSAYO DE PROCEDENCIAS-PROGENIES.....	6
RESUMEN.....	6
SUMMARY.....	7
INTRODUCCIÓN.....	8
MATERIALES Y MÉTODOS.....	10
Descripción del área de estudio.....	10
Diseño y establecimiento del ensayo de procedencias-progenies.....	10
Variables evaluadas.....	12
Análisis estadístico.....	12
Estimación de parámetros genéticos.....	13
RESULTADO Y DISCUSIÓN.....	16
Heredabilidad individual y de familias.....	20
Correlaciones fenotípicas y genéticas.....	21
Respuesta esperada a la selección.....	23
CONCLUSIONES.....	26
LITERATURA CITADA.....	27
CAPÍTULO II. ASPECTOS FENOLÓGICOS DE <i>Cedrela odorata</i> L. EN UN ENSAYO DE PROCEDENCIAS-PROGENIES.....	31
RESUMEN.....	31
SUMMARY.....	32
INTRODUCCIÓN.....	33

MATERIALES Y MÉTODOS.....	35
Diseño y establecimiento del ensayo de procedencias-progenies.....	35
Evaluación de caída y brotación de follaje.....	36
Variables de crecimiento.....	38
Variables climáticas.....	38
Análisis de datos.....	39
RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	41
Caída de follaje.....	43
Brotación de follaje.....	44
Correlación entre la fenología contra variables de crecimiento y variables climáticas a nivel de procedencias y familias.....	46
CONCLUSIONES.....	52
LITERATURA CITADA.....	53

LISTA DE CUADROS

CUADRO	Pág.
1.1.	Ubicación geográfica de las poblaciones y número de familias por cada origen de <i>Cedrela odorata</i> L. establecidas en el ensayo de procedencias-progenies..... 11
1.2.	Valores promedio, error estándar, y componentes de la varianza de las variables evaluadas por edad en un ensayo de procedencias-progenie de <i>Cedrela odorata</i> L. en Tezonapa, Veracruz..... 16
1.3.	Comparación de medias de altura (ALT), diámetro (DN), volumen (VOL), rectitud del fuste (REC) y grosor de ramas (GRO) por población de <i>Cedrela odorata</i> L. a los 11 años..... 19
1.4.	Coeficiente de variación genética (CV_G), heredabilidades a nivel individual (h^2_i) y de medias de familias (h^2_f) en un ensayo de procedencias-progenie de <i>Cedrela odorata</i> L. de 11 años de edad..... 20
1.5.	Correlaciones genéticas (debajo de la diagonal) y fenotípicas (sobre la diagonal) entre las variables evaluadas en un ensayo de procedencias-progenie de <i>Cedrela odorata</i> L. de 11 años de edad establecido en Tezonapa, Ver..... 22
1.6.	Correlación genética (edad-edad) y fenotípica estimadas entre la altura, diámetro y volumen entre edad 11 y diferentes edades en un ensayo de procedencias progenie de <i>Cedrela odorata</i> 23
1.7.	Respuesta directa e indirecta esperada en valores absolutos (R) y relativos (%) en un ensayo de <i>Cedrela odorata</i> de 11 años de edad..... 24
2.1.	Agrupación de las procedencias de cedro rojo utilizadas en el ensayo de procedencias-progenie del Campo Experimental El Palmar..... 36
2.2.	Diferencias significativas a nivel de procedencias y familias y valores promedio, mínimo y máximo de las variables fenológicas y de crecimiento en un ensayo de procedencias-progenie de <i>Cedrela odorata</i> L..... 42
2.3.	Porcentaje de árboles a nivel de grupo por fecha de la fenología de la pérdida de follaje de los individuos de <i>Cedrela odorata</i> L. en un ensayo de procedencias-progenie..... 43
2.4.	Porcentaje de árboles por procedencia por fecha de la fenología brotación de 45

	follaje de los individuos de <i>Cedrela odorata</i> en un ensayo de procedencias-progenie.....	
2.5.	Coeficientes de correlación de Pearson y significancia de las variables de las fenofases estudiadas contra las variables de crecimiento y climáticas a nivel de procedencias.....	48
2.6.	Coeficientes de correlación de Pearson a nivel de medias de familias y significancia entre variables de crecimiento y los valores de la caída de hojas y brotación.....	51

LISTA DE FIGURAS

Figura		Pág.
1.1.	Ubicación geográfica del ensayo de procedencias-progenies de <i>Cedrela odorata</i> L.	10
1.2.	Volumen promedio por población registrado en el ensayo de procedencias-progenie de <i>Cedrela odorata</i> L. durante los cuatro años evaluados.....	18
2.1.	Escala fenológica empleada para evaluar la caída de hojas en un ensayo de procedencias-progenie de <i>Cedrela odorata</i> L.....	37
2.2.	Escala fenológica empleada para evaluar la brotación de follaje en un ensayo de procedencias-progenie de <i>Cedrela odorata</i> L.....	37
2.3.	Porcentajes de variables fenológicas y promedios de las variables climáticas obtenidas de la estación meteorología del Campo Experimental el Palmar (2009-2014).....	39
2.4.	Relación fenológica por procedencias de caída de follaje con el volumen de <i>Cedrela odorata</i> L. El triángulo indica la procedencia local.....	47
2.5.	Relación fenológica por procedencias de la brotación de follaje con el volumen de <i>Cedrela odorata</i> L. El triángulo indica la procedencia local.....	49
2.6.	Relación fenológica por procedencias de la brotación de follaje con la precipitación de <i>Cedrela odorata</i> L. El triángulo indica la procedencia local.....	49
2.7.	Relación fenológica por procedencias de la brotación de follaje con la el índice de aridez de <i>Cedrela odorata</i> L. El triángulo indica la procedencia local.....	50
2.8.	Relación fenológica de procedencias entre la caída y brotación de hojas de <i>Cedrela odorata</i> L. El triángulo indica la procedencia local.....	50

INTRODUCCIÓN GENERAL

El cultivo intensivo de plantaciones forestales comerciales busca obtener la máxima producción de madera de la mejor calidad a los costos más bajos posibles. La selección del sitio apropiado, las prácticas silvícolas, así como las fuentes de semillas adecuadas son decisiones importantes para aumentar los rendimientos de las plantaciones (Ward *et al.*, 2008). Así es necesario disponer de germoplasma que genere planta de calidad genética superior, siendo la forma más común a través de huertos semilleros de árboles mejorados genéticamente desarrollados en la zona de plantación (White *et al.*, 2007).

Para establecer estas fuentes de germoplasma es necesario hacer selección de árboles con base en características de importancia económica. Las pruebas de progenie son de gran valor, pues constituyen la base para hacer una selección genética efectiva de los mejores progenitores y además generan la información necesaria para llevar a cabo posteriores programas de mejoramiento (Zobel y Talbert, 1988; Clausen, 1990). Al inicio de un programa de mejoramiento genético, estas pruebas sirven para determinar si un árbol progenitor tiene la calidad genética superior al comparar el rendimiento de su progenie contra la de otros progenitores, los cuales fueron seleccionados con base en su apariencia fenotípica (Quijada, 1980; Zobel y Talbert, 1988; Clausen, 1990; White *et al.*, 2007). Estos ensayos permiten determinar el valor reproductivo de los árboles seleccionados y la estimación de parámetros genéticos como la heredabilidad y las correlaciones genéticas entre diferentes características (Falconer y Mackay, 1996; White *et al.*, 2007), lo que es de importancia para estimar los beneficios que se pueden obtener de los programas de selección y cruce (Zobel y Talbert, 1988).

Cedrela odorata L. es una de las especies forestales de mayor importancia económica en México, su madera tiene gran demanda, debido a que es considerada como preciosa, es aromática, moderadamente liviana, fácil de trabajar, resistente a las termitas y a la pudrición, lo que la hace muy duradera; se emplea para elaborar muebles, instrumentos musicales, artesanías y en la construcción (Cintrón, 1990; Santiago *et al.*, 2007; Niembro, 2010). Es posible que exista una gran variabilidad genética de esta especie, por la adaptación a distintas condiciones ambientales en América (Navarro y Vázquez 1986). Pese a esto, las plantaciones forestales de cedro rojo se enfrentan a la amenaza permanente del ataque de *Hypsipyla grandella* Zeller. La

larva de este lepidóptero provoca severos daños que deforman el árbol, reducen su crecimiento en los tres primeros años, y limita el éxito de las plantaciones comerciales (Navarro *et al.*, 2004). Se considera que es posible disminuir los efectos mediante el manejo integrado de la plaga con control biológico, aplicación de insecticidas usados en el momento adecuado y con técnicas de mejoramiento genético al utilizar genotipos resistentes a esta plaga (Cornelius y Watt, 2003; Sánchez *et al.*, 2003).

Las poblaciones de una especie que se distribuyen naturalmente en un área relativamente amplia están expuestas a ambientes diferentes, y en cada uno hay características de su fenotipo son de un valor adaptativo mayor que otras, y su variabilidad está estrechamente relacionada con la variación del ambiente a la cual debe adaptarse para sobrevivir, lo que genera mayor diversidad genética (Donoso *et al.*, 2004).

Cuando las especies son transferidas de la zona de recolecta a la de plantación las diferencias genéticas entre procedencias pueden ser grandes (e.g., López-Upton *et al.*, 2015), y frecuentemente esas diferencias son adaptativamente significativas (White *et al.*, 2007). Por lo que la selección del sitio apropiado, así como las fuentes de semillas adecuadas son decisiones importantes para aumentar los rendimientos de las plantaciones (Ward *et al.*, 2008). Con la transferencia de semilla de una especie de un sitio a otro se pueden obtener ganancias en cuanto al crecimiento y rendimiento, pero también existe el riesgo de que si el movimiento es demasiado extremo, la procedencia puede sufrir pérdidas en el crecimiento o en la supervivencia debido al estrés ocasionado por las condiciones ambientales más severas (White *et al.*, 2007).

El estudio de la fenología de las etapas vegetativas es importante ya que los ciclos de brotación y caída de las hojas están estrechamente relacionados con procesos como el crecimiento, el estado hídrico de la planta y el intercambio de gases (Reich, 1995). Este enfoque es valioso, ya que puede ayudar a comprender la magnitud de la variabilidad fenológica como estrategia de supervivencia en diferentes entornos y como los factores abióticos influyen en los patrones fenológicos (Figueiredo-Goulart, 2005). Los árboles responden con una fenología diferente que los locales cuando se mueven a latitudes más altas, presentando usualmente brotación y floración en etapas tempranas (Kramer, 1995; Deans y Harvey, 1995; Farmer, 1996).

Sin embargo, es importante considerar que los patrones fenológicos dentro de especies están influenciados tanto por factores abióticos como por componentes genéticos.

En el presente trabajo se consideraron los siguientes objetivos:

1. Estimar parámetros genéticos de variables de crecimiento y de conformación en un ensayo de procedencias-progenies de 168 familias de *Cedrela odorata* a los once años de edad, establecido en Tezonapa, Veracruz, y estimar la respuesta a la selección del 20% de los mejores árboles considerando el establecimiento de un huerto semillero sexual.

2. Analizar diferencias fenológicas en la caída y brotación de hojas entre familias de 19 poblaciones de los árboles a 11 años de edad de un ensayo de procedencias-progenies de *Cedrela odorata* establecidos en el Campo Experimental El Palmar, en el municipio de Tezonapa, Veracruz, y determinar relaciones existentes entre patrones fenológicos y variables de crecimiento y climáticas.

Los resultados obtenidos en este trabajo se presentan en dos capítulos, en el primero se explica el comportamiento de las características de crecimiento de las familias de medios hermanos de *Cedrela odorata* L. evaluadas a los 3, 5, 7 y 11 años de edad, y se describen los parámetros genéticos estimados para cada variable considerando heredabilidad individual y de medias de familias, así como correlaciones genéticas y fenotípicas y las ganancias genéticas. En el segundo capítulo se especifica el análisis de las correlaciones obtenidas de las fases vegetativas (caída y brotación de follaje), el número de días con follaje, las variables de crecimiento a los 11 años de edad (altura, diámetro y volumen), variables ambientales (precipitación, temperatura e índice de aridez) y la distancia de origen de las procedencias.

LITERATURA CITADA

- Cintrón, B.B. 1990. *Cedrela odorata* L. In: Silvics of North America. Volume 2. Hardwoods. USDA. Washington D.C. pp: 250-257.
- 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.
- Clausen, K. E. 1990. Diseños genéticos y pruebas de progenie In: Memoria Mejoramiento Genético y Plantaciones Forestales. T. Eguiluz P, A. Plancarte B. (Eds.). Centro de Genética Forestal, A.C. Chapingo, México. pp 67-77.
- Deans, J. D., and F. J. Harvey. 1995. Phenologies of sixteen European provenances of sessile oak growing in Scotland. *Forestry* 68:265-273.
- Donoso, C., y L. Gallo. 2004. Aspectos conceptuales y metodológicos. In: C. Donoso, A. Premoli, L. Gallo y R. Ipinza. (eds). Variación intraespecífica en las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina. Editorial Universitaria, Bosque Nativo. Santiago de Chile. pp: 23-36.
- Falconer, S.D., y T.F.C. Mackay. 1996. Introduction to Quantitative Genetics. 4^a ed. Longman, Exxex. UK. 464 p.
- Farmer, R. E. 1996. The genealogy of *Populus*. In: Stettler, R.F., H.D. Bradshaw, P.E. Heilman, and T.M. Hinckley (eds). Biology of *Populus* and its Implications for Management and Conservation. NRC Research Press, Ottawa Ontario, Canada pp: 33-50.
- Figueiredo, G. M., J. P. Lemos Filho, and M. Bernadete Lovato. 2005. Phenological variation within and among populations of *Plathymenia reticulata* in Brazilian Cerrado, the Atlantic forest and transitional sites. *Annals of Botany* 96: 445-455.
- Kramer, K. 1995. Phenotypic plasticity of the phenology of seven European tree species in relation to climatic warming. *Plant Cell and Environment* 18:93-104.
- López-Upton, J., J.K. Donahue, F.O. Plascencia E. y C. Ramírez H. 2005. Provenance variation in growth characters of four subtropical pine species planted in Mexico. *New Forests* 29(1): 1-13.
- Navarro, C., F. Montagnini, y G. Hernández. 2004. Genetic variability of *Cedrela odorata* Linnaeus: results of early performance of provenances and families from Mesoamerican grown in association with coffee. *Forest, Ecology and Management* 192: 217-227.

- Navarro, C., y W. Vazquez. 1986 Variabilidad genética en semillas y plántulas de *Cedrela odorata*. Turrialba, Costa Rica. CATIE. 13p.
- Niembro R., A. 2010. Manual de Semillas de árboles tropicales. J. A. Vozzo editor. Departamento de Agricultura de los Estados Unidos. Servicio Forestal. pp: 386-389.
- Quijada, R. M. 1980. Ensayos de progenie. *In* Mejora Genética de Árboles Forestales FAO/DANIDA (Eds.). Estudio FAO/DANIDA: Montes No. 20 Merida, Venezuela pp 224-230.
- Reich, P. B. 1995. Phenology of tropical forests: patterns, causes and consequences. *Canadian Journal of Botany* 73: 164-174.
- Sánchez M., V., J.G. Salazar G., J.J. Vargas H., J. López U., y J. Jasso M. 2003. Parámetros genéticos y respuesta a la selección en características del crecimiento de *Cedrela odorata* L. *Revista Fitotecnia Mexicana* 26: 19-27.
- Santiago T., O., V. Sánchez M., C.R. Monroy R., y J.G. Salazar G. 2007. Manual de producción de especies forestales tropicales en contenedor. Folleto Técnico No. 44. INIFAP-CIRGOC. Veracruz, México. 73 p.
- Ward, S. E., K.E. Wightman, and B. Rodríguez S. 2008. Early results from genetic trials on the growth of Spanish cedar and its susceptibility to the shoot borer moth in the Yucatan Península, México. *Forest Ecology and Management* 255: 356–364.
- White, T.L., T.W. Adams, and D.B. Neale. 2007. *Forest Genetics*. CAB International, Oxford.
- Zobel B., J. y J. Talbert T. 1988. *Técnicas de Mejoramiento Genético de Árboles Forestales*. Ed. Limusa. México. 545 p.

CAPÍTULO I

ESTIMACIÓN DE PARÁMETROS GENÉTICOS DE *Cedrela odorata* L. EN UN ENSAYO DE PROCEDENCIAS-PROGENIES

RESUMEN

Cedrela odorata L. es un árbol forestal de máxima importancia en México, cuyas plantaciones deben basarse en germoplasma probado genéticamente. Se estimaron parámetros genéticos a 3, 5, 7 y 11 años de edad de variables de crecimiento (altura, diámetro normal y volumen) y de conformación a 11 años (rectitud del fuste y grosor de ramas). Se estableció un ensayo de progenie en Tezonapa, Ver. con 168 familias de polinización libre pertenecientes a 19 poblaciones del sureste Mexicano. Se encontraron diferencias significativas entre poblaciones y familias en las variables de crecimiento y rectitud ($p < 0.001$) y en grosor de ramas ($p < 0.05$). La heredabilidad individual (h^2_i) fluctuó entre años de 0.16 a 0.25 para la altura, 0.16 a 0.27 para diámetro y de 0.12 a 0.29 en volumen. En la heredabilidad de medias de familias (h^2_f) los valores para altura, diámetro y volumen van de 0.23 a 0.32, 0.25 a 0.35 y 0.22 a 0.37, respectivamente, mejorando con la edad. h^2_i y h^2_f resultaron bajas para rectitud de 0.12 y 0.21, y para grosor de ramas de 0.10 y 0.17. Las características de crecimiento mostraron una alta correlación fenotípica ($r_p \geq 0.81$) y genética ($r_g = 0.99$) entre ellas. Las correlaciones de rectitud con altura, diámetro, volumen y grosor de ramas fueron: r_p de -0.29, -0.22, -0.24 y 0.07 y r_g de -0.24, -0.13, -0.18 y 0.56; para el grosor de ramas con la altura, diámetro y volumen resultaron r_p de 0.13, 0.12 y 0.14; y r_g de 0.04, 0.11 y 0.13. Las correlaciones genéticas edad-edad fueron altas de 0.94 a 1.0 para altura, 0.93 a 1.0 para diámetro y 1.0 para volumen. Dejando en pie el 20% de los mejores árboles para formar un huerto semillero, se obtendría una ganancia de 56% en volumen al usar esta variable como criterio de selección. La selección temprana a los tres años con base en el diámetro sería eficiente para mejorar el volumen a 11 años con una ganancia de 37.3%, a los siete años por volumen sería de 54%. Todas las opciones de selección temprano no modifican significativamente las variables de conformación.

Palabras clave: Heredabilidad, *Cedrela odorata*, correlación genética, ganancia genética, altura, diámetro volumen.

ESTIMATION OF GENETIC PARAMETERS OF *Cedrela odorata* L. IN A PROVENANCE-PROGENY TRIALS

SUMMARY

Cedrela odorata L. (Spanish cedar) is a forest tree of utmost importance in Mexico and therefore its plantations should be based on genetically-tested germplasm. Genetic parameters were estimated at 3, 5, 7 and 11 years of age for growth traits (height, diameter at breast height [DBH] and volume) and at 11 years for form variables (stem straightness and branch thickness). A progeny trial was established in Tezonapa, Veracruz with 168 open-pollinated families from 19 provenances of the Mexican southeast. Significant differences among provenances and families in growth and straightness ($p < 0.001$) and branch thickness ($p < 0.05$) variables were found. Individual heritability (h^2_i) fluctuated between years from 0.16 to 0.25 for height, from 0.16 to 0.27 for DBH and from 0.12 to 0.29 for volume. For family level heritability (h^2_f), values for height, DBH and volume range from 0.23 to 0.32, 0.25 to 0.35 and from 0.22 to 0.37, respectively, improving with age; h^2_i and h^2_f were low for straightness, 0.12 and 0.21, respectively, and branch thickness, 0.10 and 0.17, respectively. Growth traits showed a high phenotypic ($r_p \geq 0.81$) and genetic ($r_g = 0.99$) correlation among them. Straightness correlations with height, DBH, volume and branch thickness were: r_p of -0.29, -0.22, -0.24 and 0.07 and r_g of -0.24, -0.13, -0.18 and 0.56; for branch thickness with height, DBH and volume they were: r_p of 0.13, 0.12 and 0.14 and r_g of 0.04, 0.11 and 0.13. Age-age genetic correlations were high, from 0.94 to 1.0 for height, 0.93 to 1.0 for DBH and 1.0 for volume. By leaving 20% of the best trees standing to form a seed orchard, a 56% gain in volume would be obtained by using this variable as the selection criterion. Early selection at three years old based on DBH would be efficient to improve volume at 11 years with a 37.3% gain, whereas at seven years the volume gain would be 54%. None of the options would dramatically alter the form variables.

Keywords: Heritability, *Cedrela odorata*, genetic correlation, genetic gain, height, DBH, volume.

INTRODUCCIÓN

El cultivo intensivo de plantaciones forestales comerciales busca obtener la máxima producción de madera de la mejor calidad a los costos más bajos posibles. La selección del sitio apropiado, las prácticas silvícolas, así como las fuentes de semillas adecuadas son decisiones importantes para aumentar los rendimientos de las plantaciones (Ward *et al.*, 2008). Así es necesario disponer de germoplasma que genere planta de calidad genética superior, siendo la forma más común a través de huertos semilleros de árboles mejorados genéticamente desarrollados en la zona de plantación (White *et al.*, 2007).

Para establecer estas fuentes de germoplasma es necesario hacer selección de árboles con base en características de importancia económica. Para determinar si un árbol progenitor tiene calidad genética superior debe compararse en ensayos en campo el rendimiento de su progenie contra la de otros progenitores cuya apariencia también fue sobresaliente (White *et al.*, 2007). Estos ensayos permiten determinar el valor reproductivo de los árboles seleccionados y la estimación de parámetros genéticos como la heredabilidad y las correlaciones genéticas entre diferentes características (Falconer y Mackay, 1996; White *et al.*, 2007), lo que es de importancia para estimar los beneficios que se pueden obtener de los programas de selección y cruce (Zobel y Talbert, 1988).

Cedrela odorata es una de las especies forestales de mayor importancia económica en México, debido a que su madera tiene gran demanda, ya que es aromática, moderadamente liviana, fácil de trabajar, resistente a las termitas y a la pudrición, lo que la hace muy duradera; se emplea para elaborar muebles, instrumentos musicales, artesanías y en la construcción (Cintrón, 1990; Santiago *et al.*, 2007; Niembro, 2010). Pese a esto, las plantaciones forestales de cedro rojo se enfrentan a la amenaza permanente del ataque de *Hypsipyla grandella* Zeller. La larva de este lepidóptero provoca severos daños que deforman el árbol, reducen su crecimiento en los tres primeros años, y limita el éxito de las plantaciones comerciales (Navarro *et al.*, 2004). Es una plaga específica de la familia Meliaceae, siendo el cedro rojo la especie más susceptible, la que tiene una resistencia reducida al ataque de este insecto (Cornelius y Watt, 2003). Se considera que es posible disminuir los efectos mediante el manejo integrado de la plaga con insecticidas

usados en el momento adecuado y con técnicas de mejoramiento genético al utilizar genotipos resistentes a esta plaga (Cornelius y Watt, 2003; Sánchez *et al.*, 2003).

Los trabajos realizados con *C. odorata* han involucrado el monitoreo y el desarrollo de medios de control de *H. grandella*, y la evaluación de ensayos en plantaciones puras y cultivos agroforestales (Sánchez y Velázquez, 1998; Martínez *et al.*, 2010). Pocos autores han estudiado el comportamiento de los parámetros genéticos de las características de crecimiento de *C. odorata*. Navarro *et al.* (2004) examinaron la variación genética de procedencias y familias de Mesoamérica de cedro rojo asociado con café, y determinaron la heredabilidad para diámetro y altura a una edad de 25 meses. En México se han establecido pocas evaluaciones genéticas, Sánchez *et al.* (2003) con 42 familias de polinización libre a cinco años de edad y la respuesta esperada bajo dos escenarios de selección, encontraron valores de heredabilidad altos en características de crecimiento, lo que dio una ganancia genética en volumen de hasta 50%. Ward *et al.* (2008) obtuvieron para altura total a dos años de edad una heredabilidad individual de 0.16 y 0.09, al seleccionar el 20% de los mejores individuos determinaron una ganancia genética de 9.2 y 5.4% en ensayos establecidos en Noh Bec y Bacalar, Quintana Roo, respectivamente, y recomiendan la elección de varias procedencias en múltiples ensayos para reducir el riesgo de daños graves por *Hypsipyla*, así como la selección temprana buscando el rápido crecimiento para evitar daños por el insecto. El crecimiento acelerado en edad joven le permite al árbol escapar al ataque (Painter, 1951) y evitar deformaciones en su fuste, o bien tolerar el ataque recuperando la forma recta del fuste (Speight y Wainhouse, 1989), lo que debe evaluarse en conjunto con variables de crecimiento.

El objetivo del presente estudio es estimar parámetros genéticos de variables de crecimiento y de conformación en un ensayo de procedencias-progenies de 168 familias de *Cedrela odorata* a los once años de edad, establecido en Tezonapa, Veracruz, y estimar la respuesta a la selección del 20% de los mejores árboles considerando el establecimiento de un huerto semillero sexual.

MATERIALES Y MÉTODOS

Descripción del área del área de estudio

El ensayo se estableció en el Campo Experimental El Palmar, del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP) ubicado en Tezonapa, Ver., en las coordenadas 18° 32' L.N. y 96° 47' L.O. (Figura 1.1), a una altitud de 180 m s.n.m. El clima es de tipo cálido-húmedo con lluvias en verano, temperatura media anual de 24.4°C, mínima de 16.1 y máxima de 35.5°C. Los suelos donde se encuentra establecido el ensayo son acrisoles, profundo y de buen drenaje, con textura franco arcillo - arenosa y un pH de 6.0. En el periodo que va de 2009 a 2014 se registró una precipitación de 11,390 mm, equivalente a 1,898 mm anuales, en la estación invernal se observó una precipitación promedio de 43 mm durante un periodo de cinco años (2009-2013) (INIFAP, 2015).

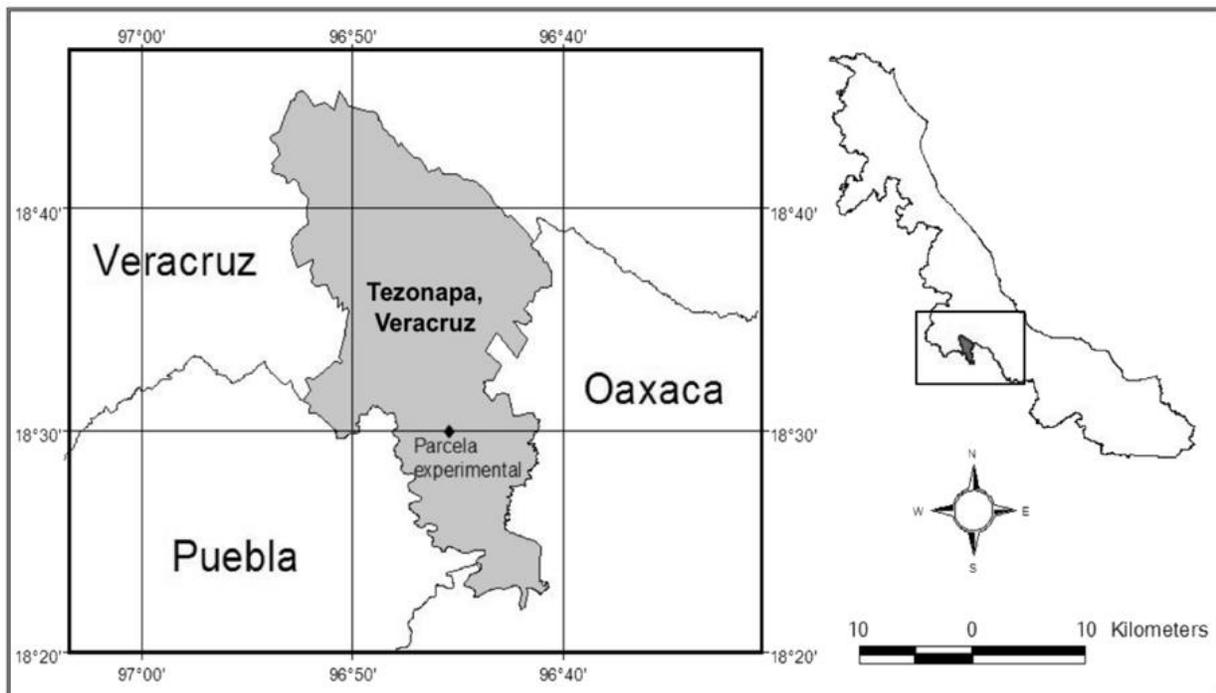


Figura 1.1. Ubicación geográfica del ensayo de procedencias-progenies de *Cedrela odorata* L.

Diseño y establecimiento del ensayo de procedencias-progenie

El ensayo se estableció con un diseño de bloques completos al azar, en los meses de julio a septiembre de 2003, entre el primer bloque y el último hay una diferencia aproximada de diez semanas. Dicho experimento está conformado por 12 repeticiones, donde la parcela experimental

es de un árbol por familia. Se establecieron 168 familias de 19 poblaciones obtenidas en los estados de Veracruz, Tabasco, Chiapas, Oaxaca y Quintana Roo (Cuadro 1.1). De momento se decidió considerar que los materiales recolectados en un sitio se le llame población, y si estos son cercanos a otros y crecen de manera similar, entonces se consideran como una procedencia. Los árboles progenitores se seleccionaron con base en la altura, diámetro y forma del fuste. La plantación se efectuó en marco real con un distanciamiento de 3 x 3 m con un total de 2016 individuos. La preparación del sitio consistió en la eliminación de malezas, de manera mecanizada se efectuó un rastreo, y se realizó el trazo y cepas de 30 x 30 cm. Además, se plantó una línea de árboles de cedro alrededor de la plantación, para asegurar que todos los individuos crecieran bajo competencia completa. El control de malezas fue de forma manual, no se aplicaron insecticidas para el control de *Hypsipyla grandella* u otras plagas, ni se efectuaron aplicaciones de fertilizantes.

Cuadro 1.1. Ubicación geográfica de las poblaciones y número de familias por cada origen de *Cedrela odorata* L. establecidas en el ensayo de procedencias-progenies.

Localidad	Estado	Latitud Norte	Longitud Oeste	Altitud msnm	No. Familias
Martínez	Veracruz	20° 02' 07.6"	97° 01' 49.0"	90.5	15
Tlapacoyan	Veracruz	19° 56' 37.0"	97° 12' 57.6"	576.4	4
Misantla	Veracruz	19° 54' 17.7"	96° 48' 39.8"	427.5	6
Papantla	Veracruz	19° 48' 08.9"	96° 08' 04.4"	166.9	22
Cardel	Veracruz	19° 15' 45.9"	96° 16' 17.7"	37.4	10
Veracruz	Veracruz	18° 53' 20.7"	96° 09' 01.5"	36.0	3
Yanga	Veracruz	18° 47' 24.0"	96° 47' 30.1"	734.0	6
Tinaja	Veracruz	18° 44' 34.9"	96° 29' 04.6"	280.2	5
Omealca	Veracruz	18° 40' 39.4"	96° 45' 38.9"	323.0	3
Tierra Blanca	Veracruz	18° 30' 41.7"	96° 23' 51.6"	117.0	6
Tezonapa	Veracruz	18° 26' 31.8"	96° 04' 24.4"	134.0	24
Tuxtlas	Veracruz	18° 09' 43.7"	95° 08' 13.6"	148.6	15
Acayucan	Veracruz	17° 53' 13.3"	94° 50' 07.8"	73.5	5
Tuxtepec	Oaxaca	17° 56' 53.9"	96° 08' 04.4"	38.5	9
Cárdenas	Tabasco	17° 56' 57.0"	93° 12' 38.0"	17.8	21
Teapa	Tabasco	17° 31' 40.0"	92° 55' 46.0"	56.8	6
Balancán	Tabasco	17° 48' 16.0"	91° 33' 48.0"	9.0	1
Palenque	Chiapas	17° 28' 51.4"	91° 58' 01.5"	52.0	4
Bacalar	Q. Roo	18° 33' 20.0"	88° 28' 35.0"	33.5	3

Variables evaluadas

Se realizaron mediciones a la edad de 3, 5, 7 y 11 años (2014) en la temporada de invierno, cuando los árboles interrumpen su crecimiento. Se evaluó, la supervivencia como una característica binaria (0-muerto, 1-vivo), la altura total empleándose un estadal y diámetro de fuste a 1.3 m de altura con una cinta diamétrica. En los individuos que presentaron bifurcación debajo de 1.3 m de altura se midió el diámetro de ambos troncos y éste se promedió. Se estimó el volumen del fuste con la ecuación de Sánchez y García (2009):

$$VT = (0.000065659) * (DN)^{1.768431077} * (AT)^{1.137733502}$$

donde VT es el volumen total del árbol, DN es el diámetro normal medido a 1.30 m y AT es la altura total.

A los 11 años además se evaluó la rectitud del fuste con una escala de 1 a 4: 1-recto sin bifurcar, 2-ligeramente torcido sin bifurcar, 3-torcido o bifurcado recto y 4-muy torcido o bifurcado torcido. La bifurcación se cuantificó hasta los 4.0 m (Salazar y Boshier, 1989). Se valoró el grosor y ángulo de ramas con una escala de 1 a 3: 1-ramas delgadas, 2-medianas, y 3-gruesas; y 1-en ángulo recto, 2-normal, y 3-agudo, siendo mejor ángulos de inserción rectos). Sin embargo, debido a que no se encontraron diferencias significativas a nivel de familias para el ángulo de ramas ésta se descartó de los análisis posteriores.

Análisis estadístico

Para determinar diferencias entre familias en los valores promedio de las características y obtener los componentes de varianza se realizaron análisis de varianza con el procedimiento MIXED del paquete Statistical Analysis System (Littell *et al.*, 1996). El modelo estadístico que se utilizó fue:

$$Y_{ijk} = \mu + B_i + P_j + BP_{ij} + F_{k(j)} + e_{ijk}$$

donde Y_{ijk} es el valor de la observación del árbol de la k-ésima familia perteneciente a la j-ésima población en el i-ésimo bloque, μ es la media poblacional, B_i es el efecto fijo del bloque, P_j es el efecto fijo de la población, BP_{ij} es el efecto fijo de la interacción bloque por población, $F_{k(j)}$ es el

efecto aleatorio de la familia k anidada en la población j y e_{ijk} es el efecto aleatorio (error) asociado al árbol de la familia k de la población j en el bloque i.

La población se analizó como efecto fijo para el cálculo de heredabilidades. Con la finalidad de comparar la variabilidad entre poblaciones y familias, la población se consideró como efecto aleatorio para el cálculo de componentes de la varianza. Con el propósito de tener normalidad en los datos de rectitud y grosor de ramas, se transformaron con raíz cuadrada ($\sqrt{(Y_i + 1/2)}$) (Sokal y Rohlf, 1969; Little y Hills, 1989; Mugasha *et al.*, 1996).

Estimación de parámetros genéticos

Cuando los padres no están emparentados y la endogamia es cero (Squillace, 1974), se supone que las familias de polinización libre representan familias de medios hermanos y que el componente de varianza de familias representa 1/4 de la varianza genética aditiva (Falconer y Mackay, 1996). En este trabajo para evitar sobrestimación, se empleó un coeficiente de determinación genética de 3 para el cálculo de la varianza genética aditiva, suponiendo que la correlación genética entre hermanos obtenidos por polinización libre es de 1/3 (Sorensen y White, 1988).

Con los componentes de varianza obtenidos del análisis estadístico se estimaron las varianzas genéticas y fenotípicas y las heredabilidades en sentido estricto, tanto a nivel individual (h^2_i) como de las medias de familia (h^2_f) para todas las variables con las ecuaciones:

$$h^2_i = \frac{3\sigma_f^2}{\sigma_f^2 + \sigma_e^2} \qquad h^2_f = \frac{1/4 \cdot 3 \sigma_f^2}{[\sigma_f^2 + \sigma_e^2/n]}$$

donde: σ_f^2 = varianza de familias; σ_e^2 = varianza del error; y n = media armónica del número de plantas por familia en el ensayo.

El error estándar de la heredabilidad [$EE(h^2)$] se calculó por (Dickerson, 1969):

$$EE(h^2_i) = \sqrt{\frac{3^2(\sigma_f^2)}{(\sigma_f^2 + \sigma_e^2)^2}}$$

Se determinaron las correlaciones genéticas y fenotípicas entre las variables observadas a una misma edad y de la misma característica registrada a diferentes edades (correlación edad-edad). Las correlaciones fenotípicas se estimaron con el uso del procedimiento CORR de SAS (SAS Institute, 1988). Para obtener las correlaciones genéticas (r_{gxy}) entre pares de variables se utilizó (Falconer y Mackay, 1996):

$$r_{gxy} = \frac{\sigma_{fxy}}{\sigma_{fx} \sigma_{fy}}$$

donde: σ_{fxy} es la covarianza de familias entre las variables x e y; σ_{fx} y σ_{fy} son las desviaciones estándar de familias de las variables x e y. En este caso σ_{fxy} se estimó como:

$$\sigma_{fxy} = \frac{[\sigma^2_{f(x+y)} - (\sigma^2_{fx} + \sigma^2_{fy})]}{2}$$

donde: $\sigma^2_{f(x+y)}$ es la varianza de familias de la variable x+y; σ^2_{fx} es la varianza de familias de la variable x; σ^2_{fy} es la varianza de familias de la variable y.

Asimismo, se calculó el error estándar de las correlaciones genéticas con (Falconer y Mackay, 1996):

$$EE(r_g) = 1 - r_g^2 \sqrt{\frac{EE(h^2_x) EE(h^2_y)}{2(h^2_x h^2_y)}}$$

El análisis de correlación genética entre edades requiere que ambas variables tengan el mismo número de observaciones, por lo que se empleó información de los árboles que tuvieron datos en los cuatro años.

La respuesta esperada a la selección (R_y) o ganancia genética se estimó con (Falconer y Mackay, 1996):

$$R_y = 2 i h^2_y \sigma_{Py}$$

donde: i es la intensidad de selección; h^2_y es la heredabilidad en sentido estricto de la característica y; σ_{Py} es la desviación estándar fenotípica de y. Esta ecuación supone que los árboles seleccionados permanecerán en un huerto semillero, o bien, serán clonados y establecidos en un huerto semillero clonal, de donde se obtendrá semilla para el establecimiento de

plantaciones. La intensidad de selección (i) fue 1.4, equivalente a seleccionar 20% de los mejores árboles dentro de la población para la característica deseada (Falconer y Mackay, 1996). La respuesta esperada se obtuvo también en porcentaje, al dividir el valor absoluto de R_y entre la media de la población original. Para el cálculo de la respuesta indirecta a la selección (R_{Cy}) se empleó (Falconer y Mackay, 1996):

$$R_{Cy} = 2 i h_x h_y r_{Gxy} \sigma_{Py}$$

donde: i es la intensidad de selección; h_x es la raíz cuadrada de la heredabilidad de la variable x ; h_y es la raíz cuadrada de la heredabilidad de la variable y , r_{Gxy} es la correlación genética entre las variables x e y ; σ_{Py} es la desviación estándar fenotípica de la variable y .

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

A los tres años de edad los árboles de *Cedrela odorata* registraron un promedio en altura total de 4.61 m y diámetro del tallo a 1.3 m de altura de 5.53 cm (Cuadro 1.2). Los valores son inferiores a los de Cornelius y Watt (2003) para un ensayo clonal establecido en Costa Rica, con medias de 5.8 m en altura y 6.2 cm en diámetro a los 34 meses de edad. Estas diferencias pueden ser a causa de la calidad genética de los materiales en prueba, las podas de formación y saneamiento que recibieron los clones, así como de la aplicación de fertilizante al momento de establecerlos. En nuestro estudio, a los once años de edad los árboles registraron un promedio en altura total de 10.65 m, diámetro de 14.0 cm, y volumen del fuste de 120 dm³.

Cuadro 1.2. Valores promedio, error estándar, y componentes de la varianza de las variables evaluadas por edad en un ensayo de procedencias-progenie de *Cedrela odorata* L. en Tezonapa, Veracruz.

Característica	Edad (años)	Promedio	Error Estándar	Componentes de varianza (%)			
				σ^2_p	σ^2_{bp}	$\sigma^2_{f(p)}$	σ^2_e
Altura (m)	3	4.61	0.03	4.74**	1.10	5.28**	88.88
	5	7.33	0.04	5.57**	0.98	6.89**	86.56
	7	8.51	0.05	6.63**	1.44	7.96**	83.97
	11	10.65	0.05	8.27**	1.26	6.80**	83.67
Diámetro normal (cm)	3	5.53	0.05	3.64**	0.00	5.26**	91.10
	5	9.71	0.08	4.63**	0.77	6.75**	87.85
	7	10.89	0.08	4.89**	0.85	8.58**	85.68
	11	14.00	0.11	5.84**	0.48	8.62**	85.06
Volumen (dm ³)	3	9.82	0.22	3.39**	0.06	4.01**	92.54
	5	41.68	0.76	4.63**	0.63	5.89**	88.85
	7	59.83	1.04	5.13**	0.77	8.67**	85.43
	11	119.81	2.09	5.59**	0.65	9.14**	84.62
Rectitud del fuste	11	3.08	0.01	3.69**	0.79	4.01**	91.51
Grosor de ramas	11	2.20	0.01	0.00	0.00	2.83*	97.17

σ^2_p = Varianza de población; σ^2_{bp} = Varianza de bloque por procedencia; $\sigma^2_{f(p)}$ = Varianza de familias dentro de procedencias; σ^2_e = Varianza del error. (* $P \leq 0.05$; ** $P \leq 0.0001$).

En los primeros cinco años los individuos de *C. odorata* tuvieron un incremento promedio anual (IMA) de 1.5 m en altura (ALT) y 1.9 cm en diámetro (DN); a los siete años fue de 1.2 m y

1.5 cm en las mismas variables y a los 11 se registraron incrementos de 0.97 m en altura y 1.3 cm en diámetro; el incremento por año mostró una tendencia a la baja que se mantuvo durante los cuatro periodos de evaluación. Los resultados obtenidos a los cinco años en el presente trabajo son superiores a los reportados por Sánchez *et al.* (2003) para *C. odorata* en un ensayo de progenies de cinco años en el mismo campo experimental y a los de Márquez *et al.* (2009) en un ensayo de procedencias-progenie de ocho años de edad ubicado en el estado de Veracruz (IMA en ALT y DN de 1.01 m y 1.4 cm). El incremento promedio anual en volumen fue en aumento en los años de evaluación de 3.3 a 10.9 dm³ (Cuadro 1.2). La reducción en el incremento en altura puede atribuirse a los daños causados por *H. grandella* en los brotes terminales, debido a que el insecto destruye el crecimiento del tallo existente (Cibrián *et al.*, 1995; Cornelius y Watt, 2003). Por otra parte, el aumento de la competencia por espacio entre los árboles con la edad disminuye el crecimiento en diámetro (Ignacio *et al.*, 2005).

Se encontraron diferencias significativas a nivel de poblaciones y de familias a los 3, 5, 7 y 11 años de edad en altura, diámetro, volumen y rectitud ($p < 0.0001$), y en grosor de ramas ($p < 0.05$). La variabilidad de las características evaluadas aumentó gradualmente con la edad; la varianza de familias resultó mayor a los once años en diámetro y volumen que para el resto de los caracteres. La mayor variabilidad fue del error, de entre el 83.7 y 98.3% de la variación total estimada, indicando un amplio nivel de variación entre árboles dentro de las familias, lo que permitiría hacer selección dentro de ellas. Las poblaciones contribuyeron con el 0.0 al 8.3% (Cuadro 1.2). Valores similares a los obtenidos en otras especies forestales (Riemenschneider, 1988; Magnussen y Yeatman, 1990; Farfán *et al.*, 2002) y para la misma especie a la edad de cinco años (Sánchez *et al.*, 2003).

No se determinaron diferencias significativas entre poblaciones y familias en las cuatro evaluaciones en supervivencia. A tres años la supervivencia fue de 80 % y disminuyó a 77.5 % a los 11 años. Las poblaciones que registraron la mayor supervivencia al final fueron: Misantla, Veracruz, Tierra Blanca, Cárdenas y Tlapacoyan con valores que van del 87.5 al 83 %; mientras que Palenque, La Tinaja y Bacalar presentaron los porcentajes menores (69, 67 y 67%). Sánchez *et al.* (2003) reporta 95% en el ensayo de cedro rojo en este lugar. La mortandad del arbolado se puede atribuir a los daños ocasionados por la debilidad natural de algunos individuos, el barrenador *H. grandella* y al poco manejo que recibió el ensayo (sólo control de malezas),

efectuado así con el propósito de determinar que genotipos manifiestan resistencia a los ataques del barrenador.

Las fuentes de Cárdenas y Tuxtepec tuvieron los mejores crecimientos en las cuatro evaluaciones; Bacalar presentó los valores más bajos. Estos resultados pueden ser por la adaptación a diferentes ambientales del origen del germoplasma, ya que la precipitación en Bacalar es menor al promedio anual que se registra en El Palmar (Tezonapa), y es la geográficamente más lejana al sitio de prueba. Las diferencias entre poblaciones fueron detectadas desde la edad de tres años (*e.g.* en volumen, Figura 1.2).

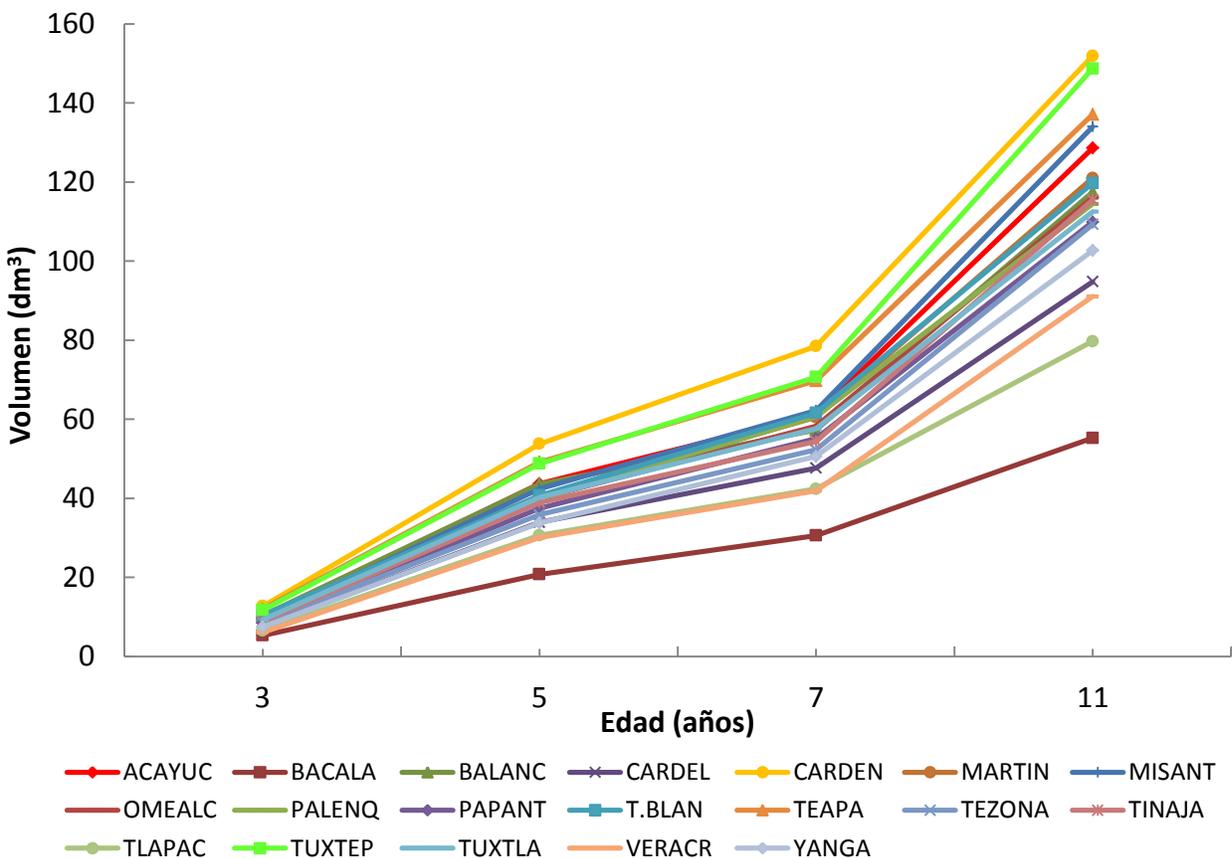


Figura 1.2 Volumen promedio por población registrado en el ensayo de procedencias-progenie de *Cedrela odorata* L. durante los cuatro años evaluados.

El valor promedio que se registró para rectitud del fuste y grosor de ramas fue relativamente alto (Cuadro 1.3), lo cual indica que en general la población presenta fustes con torceduras o bifurcaciones, así como ramas gruesas; aun así, al menos el 13% del arbolado

presentó valores de conformación entre 1 y 2, que corresponden a tallos rectos y con menos torceduras; estos individuos podrían ser seleccionados para un uso futuro si además presentan volumen sobresaliente. Para otras especies arbóreas de clima tropical se reportan comportamientos similares en cuanto a forma del fuste (Balcorta y Hernández, 2004; Mesén *et al.*, 2007; Mesen y Vásquez, 2009). Los materiales de Balancán, Cárdenas y Palenque registraron los valores promedio más bajos, que corresponden a un menor número de árboles bifurcados o torcidos con ramas menos gruesas (Cuadro 1.3).

Cuadro 1.3. Comparación de medias de altura (ALT), diámetro (DN), volumen (VOL), rectitud del fuste (REC) y grosor de ramas (GRO) por población de *Cedrela odorata* L. a los 11 años.

POBLACIÓN	ALT (m)	DN (cm)	VOL (dm ³)	REC**	GRO ⁺
Cárdenas	11.35 a	15.55 a	151.93 a	2.83 a	2.20 a
Tuxtepec	11.29 ab	15.41 ab	148.67 ab	3.02 ab	2.16 a
Teapa	10.90 abc	14.83 abc	137.08 abc	2.93 ab	2.19 a
Misantla	11.00 abc	14.90 abc	133.95 abc	3.11 abc	2.12 a
Acayucan	10.95 abc	14.83 abc	128.65 abc	3.05 abc	2.26 a
Martínez	10.69 bc	14.22 bcd	121.05 bc	3.13 abc	2.19 a
T. Blanca	10.65 bcd	14.24 abcd	119.67 bc	3.19 bc	2.21 a
Balancán	10.47 bcdef	12.96 cdef	117.47 bcd	2.70 a	2.17 a
Omealca	10.51 bcde	13.91 bcde	116.17 bcd	3.08 abc	2.33 a
Tinaja	10.27 cdef	13.78 cde	115.56 bcd	3.06 abc	2.18 a
Palenque	10.11 cdef	13.56 cde	114.63 bcd	2.93 ab	2.11 a
Papantla	10.40 cdef	13.89 cde	114.60 bcd	3.13 abc	2.20 a
Tuxtla	10.61 bcd	13.81 cde	112.50 cd	2.99 ab	2.20 a
Tezonapa	10.46 cdef	13.50 cde	109.29 cd	3.20 c	2.17 a
Yanga	9.97 def	13.13 cde	100.84 cd	3.31 c	2.23 a
Veracruz	10.00 cdef	12.52 cdef	91.09 cd	3.22 c	2.32 a
Cardel	9.38 f	11.97 ef	80.49 d	3.26 c	2.24 a
Tlapacoyan	9.61 ef	12.09 def	79.74 d	3.31 c	2.19 a
Bacalar	8.80 f	9.85 f	55.27 d	3.25 c	2.13 a

Las medias se ordenaron tomando como referencia el volumen. *Poblaciones con la misma letra no son estadísticamente diferentes. **Rectitud: escala de 1 a 4, donde 1= recto, 2= ligeramente torcido, 3= torcido o bifurcado recto, 4= muy torcido o bifurcado ligeramente torcido. ⁺Grosor de Rama: escala de 1 a 3, donde 1= ramas delgadas, 2= medianas, 3= gruesas, sin diferencias significativas entre poblaciones.

Heredabilidad individual y de familias

Entre las variables de crecimiento, la altura presentó un menor coeficiente de variación genética (CV_G). El diámetro y volumen presentaron un valor de casi 9 y 20% (Cuadro 1.4). Las variables de conformación tuvieron valores menores a 4% de CV_G . Así, las características de crecimiento de *Cedrela odorata* mostraron un control genético moderado. Durante el periodo de evaluación la heredabilidad individual (h^2_i) para la altura fluctuó entre 0.16 y 0.25, para diámetro de 0.16 a 0.27 y para volumen varió de 0.12 a 0.29. El valor de la heredabilidad de medias de familias (h^2_f) fue ligeramente mayor, mostrando un incremento en los valores conforme aumenta la edad del arbolado, excepto para la altura, cuya h^2_f se mantuvo constante a partir de los cinco años (Cuadro 1.4).

Cuadro 1.4. Coeficiente de variación genética (CV_G), heredabilidades a nivel individual (h^2_i) y de medias de familias (h^2_f) en un ensayo de procedencias-progenie de *Cedrela odorata* L. de 11 años de edad.

Característica	3 años			5 años			7 años			11 años		
	CV_G (%)	h^2_i	h^2_f									
Altura	5.64	0.16	0.23	4.86	0.22	0.29	5.13	0.25	0.32	4.58	0.22	0.31
Diámetro	7.60	0.16	0.25	7.32	0.21	0.29	8.04	0.27	0.34	8.81	0.27	0.35
Volumen	16.2	0.12	0.22	15.8	0.18	0.28	18.9	0.27	0.36	19.95	0.29	0.37
Rectitud	---	---	---	---	---	---	---	---	---	3.87	0.12	0.21
Grosor	---	---	---	---	---	---	---	---	---	3.11	0.10	0.17

$$CV_G = \left(\frac{\sigma_f}{\bar{x}} \right) 100$$

Las heredabilidades obtenidas tanto a nivel individual como de medias de familias fueron bajas de la rectitud del fuste y grosor de ramas (Cuadro 1.4). De acuerdo con Zobel y Talbert (1984) la forma del fuste (rectitud) se encuentra bajo un fuerte control genético, y normalmente se esperarían valores de heredabilidad mayores para esta variable. En su trabajo Mesén y Vásquez (2009) atribuyen el bajo valor de h^2_i para rectitud a la alta mortandad o bien a la escala de valoración que emplearon para realizar la evaluación, y puede ser éste el caso. Además, entre las poblaciones y familias no existen diferencias notorias en rectitud y en particular en el grosor de ramas.

Las heredabilidades a nivel individual (h^2_i) tanto para altura y diámetro son superiores a lo señalado por Ward *et al.* (2008), sin embargo son inferiores para las de medias de familias (h^2_f) en un ensayo genético de *C. odorata* de tres años de edad, quienes obtuvieron valores de ($h^2_{i=}$ 0.12, 0.13 y $h^2_{f=}$ 0.26, 0.28) en altura y diámetro. En un ensayo de progenies de cinco años Sánchez *et al.* (2003) empleando un coeficiente de 3, reportaron heredabilidades individuales de 0.38, 0.65 y 0.54 para diámetro, altura y volumen; y de medias de familias de 0.62, 0.53 y 0.59, para las mismas variables.

Al aplicar un coeficiente de 3 Navarro *et al.* (2004) determinaron una heredabilidad individual de 0.12 en diámetro y 0.20 para altura en individuos jóvenes de *Cedrela odorata* (a la edad de 25 meses), estas diferencias pudieron deberse a que el ensayo se estableció bajo condiciones climáticas distintas y a la asociación con café (sistema agroforestal), por lo que debió tener actividades de manejo como fertilización, lo que hace que las plantas alcancen más talla y se diferencien a menor edad las familias y aumente el valor de heredabilidad (López-Upton *et al.*, 1999).

Correlaciones fenotípicas y genéticas

Las correlaciones genéticas estimadas para las características de crecimiento a los 11 años de edad fueron superiores a las correlaciones fenotípicas; ambas fueron altas y positivas (Cuadro 1.5), lo cual demuestra que las variables están estrechamente relacionadas entre sí debido a que son interdependientes. Sánchez *et al.* (2003) encontraron a los cinco años que estas características tienen valores altos de correlación genética, de 0.91 a 0.95.

Los coeficientes de correlación fenotípica y genotípica entre la altura, el diámetro y volumen con la rectitud del fuste fueron relativamente bajos y negativos, indicando que al seleccionar árboles solo por la calidad superior de sus fustes rectos, no se mejorará prácticamente el crecimiento en altura, diámetro o volumen de la progenie, o *viceversa*, al seleccionar sólo por volumen tampoco se mejorará la rectitud del fuste. Sin embargo, hay cierta tendencia a que al seleccionar sólo árboles progenitores por el volumen se aumenta levemente el grosor de las ramas, por lo que se deberá buscar árboles grandes pero con ramas delgadas. El valor de las

correlaciones genéticas entre rectitud y el grosor de ramas indican que la selección de árboles rectos generarán hijos de ramas delgadas.

Cuadro 1.5. Correlaciones genéticas (debajo de la diagonal) y fenotípicas (sobre la diagonal) entre las variables evaluadas en un ensayo de procedencias-progenie de *Cedrela odorata* L. de 11 años de edad establecido en Tezonapa, Ver.

Edad / Variable	11 años				
	Altura	Diámetro	Volumen	Rectitud	Grosor
11 años	Altura	0.81	0.81	-0.29	0.13
	Diámetro normal	0.99(0.01) [†]	0.96	-0.22	0-12
	Volumen	0.99(0.004)	0.99(0.002)	-0.24	0.14
	Rectitud	-0.24(2.75)	-0.13(1.81)	-0.18(0.40)	0.07
	Grosor	0.04(3.86)	0.11(2.40)	0.13(0.54)	0.56(5.39)

[†]= Error estándar de las correlaciones genéticas.

Las correlaciones genéticas edad-edad obtenidas para altura, diámetro y volumen evaluadas a los 11 años, con respecto a las mediciones efectuadas a los 3, 5 y 7 años de edad, fueron altas (Cuadro 1.6). De esta manera, para las tres características consideradas, la selección de los árboles o familias se podría hacer desde los tres años de edad.

Si se considera necesario maximizar la respuesta genética a la selección por unidad de tiempo, entonces es importante evaluar la posibilidad de hacer selección en edades tempranas (Lambeth, 1980). Las correlaciones genéticas edad-edad resultaron altas, por lo que se podría reducir notablemente la duración del ciclo de mejoramiento genético dado que existe una correlación genética fuerte entre el crecimiento en edades juveniles (3 a 5 años) y el crecimiento a los 11 años de edad. Existe un gran interés por reducir el tiempo de los ensayos genéticos con el uso de pruebas de manejo intensivo (López-Upton *et al.*, 1999), mediante la reducción del espaciamiento en la plantación para acelerar el cierre de copas y la competencia entre genotipos (Li *et al.*, 1992; Woods *et al.*, 1995).

Cuadro 1.6. Correlación genética (edad-edad) y fenotípica estimadas entre la altura, diámetro y volumen entre edad 11 y diferentes edades en un ensayo de procedencias progenie de *Cedrela odorata*.

Variable y	Variable x-edad	Correlación Genética	Correlación Fenotípica
		r_{Gxy}	r_P
Altura 11	Altura 3	0.94 (0.21) [†]	0.74
	Altura 5	1.00 (0.001)	0.86
	Altura 7	0.99 (0.04)	0.91
Diámetro 11	Diámetro 3	0.93 (0.13)	0.77
	Diámetro 5	1.00 (0.02)	0.89
	Diámetro 7	1.00 (0.002)	0.94
Volumen 11	Volumen 3	1.00 (0.001)	0.77
	Volumen 5	1.00 (0.002)	0.89
	Volumen 7	1.00 (0.002)	0.94

[†]= Error estándar de las correlaciones genéticas.

Respuesta esperada a la selección

Si se seleccionaran 20% de los árboles con base en la altura a los 11 años de edad se esperaría un aumento de 11.8% en la altura promedio de los árboles a esa edad en la siguiente generación; al mismo tiempo, un aumento de casi 21% en el diámetro a 1.3 m y de 48% en volumen de los árboles a los 11 años de edad (Cuadro 1.7). Si se utiliza el diámetro a esa misma edad como criterio de selección, se obtendría una respuesta ligeramente mayor en altura (13.4%), diámetro (23.3%) y volumen (53.5%) a los 11 años de edad. Dado que el volumen del fuste es una función de la altura y el diámetro de los árboles, es de esperar un incremento en la población seleccionada con ambas como criterio de selección. La respuesta máxima se da usando el mismo volumen a los 11 años, con 55.9% de ganancia, con una leve mejoría de la rectitud de los árboles (3.6%) y aumento del grosor de las ramas (2.6%), debido a que los árboles con mayor porte tienden a tener ramas más gruesas. Si se seleccionan los árboles más rectos se esperaría una mejora en el volumen en un (6.7%, considerando la escala inversa de evaluación de la rectitud).

Cuadro 1.7. Respuesta directa e indirecta esperada en valores absolutos (R) y relativos (%) en un ensayo de *Cedrela odorata* de 11 años de edad.

Criterio de Selección	Edad	Respuesta esperada a 11 años de edad*									
		Altura		Diámetro		Volumen		Rectitud		Grosor	
		R (m)	%	R (cm)	%	R (dm ³)	%	R	%	R	%
Altura	11	1.26	11.81	2.92	20.87	57.60	48.08	-0.12	-4.01	0.01	0.65
	3	1.03	9.67	2.13	15.22	42.62	35.58	-	-	-	-
	5	1.26	11.81	2.64	18.84	52.39	43.73	-	-	-	-
	7	1.33	12.50	3.00	21.42	60.15	50.21	-	-	-	-
Diámetro Normal	11	1.39	13.04	3.27	23.37	64.18	53.57	-0.07	-2.38	0.05	2.13
	3	0.99	9.27	2.34	16.72	44.74	37.34	-	-	-	-
	5	1.23	11.53	2.89	20.66	55.63	46.43	-	-	-	-
Volumen	7	1.34	12.61	3.23	23.07	62.83	52.44	-	-	-	-
	11	1.43	13.43	3.35	23.95	67.01	55.93	-0.11	-3.46	0.06	2.65
	3	0.96	9.06	2.24	15.97	43.89	36.64	-	-	-	-
	5	1.20	11.29	2.75	19.61	54.25	45.28	-	-	-	-
Rectitud	7	1.38	12.97	3.27	23.33	65.17	54.40	-	-	-	-
	11	-0.23	-2.17	-0.29	-2.07	-8.04	-6.71	0.60	19.48	0.16	7.19
Grosor	11	0.03	0.30	0.22	1.56	5.21	4.35	0.19	6.09	0.40	18.37

* Respuesta esperada al seleccionar el 20% ($i=1.4$) de los mejores individuos en la población.

La selección temprana (a 3, 5 o 7 años), ya sea con base en la altura, en el diámetro medido a 1.30 m o en volumen sería bastante eficiente para mejorar estas características a la edad de 11 años. Por ejemplo, al seleccionar en relación al diámetro a los tres años produciría en la siguiente generación un aumento de 9.3% en altura promedio, 16.7% en diámetro y 37.3% en volumen a los 11 años, seleccionado esta variable a siete años la ganancia es de 52.4% (Cuadro 1.7).

La eficiencia de la selección temprana fue ligeramente mejor utilizando como criterio de selección el volumen, sin embargo, es más fácil y de menor costo la medición del diámetro. En la investigación de Sánchez *et al.* (2003) de *Cedrela odorata* se encontró que las respuestas esperadas a la selección en las características de crecimiento fueron elevadas, al compararlas con los resultados obtenidos en otras leñosas tanto coníferas como latifoliadas utilizando un intensidad de selección similar. Frecuentemente se encuentra que las ganancias genéticas en

edades jóvenes están altamente correlacionadas con las ganancias obtenidas a la edad de rotación (White *et al.*, 1993; Gwaze *et al.*, 1997; Wu, 1999).

Si se combina el material proveniente de ensayos genéticos o de huertos semilleros, con la realización de actividades silvícolas y podas de saneamiento, es posible que aumenten los valores de crecimiento y rectitud del fuste. Igualmente la aplicación de insecticidas en forma moderada puede mejorar los valores de crecimiento y control genético, y el valor del arbolado.

CONCLUSIONES

Se encontraron diferencias altamente significativas en las características de crecimiento entre las 19 poblaciones y familias probadas en el ensayo; las poblaciones Cárdenas, Tuxtepec y Teapa manifestaron un mejor comportamiento en estas características, debido posiblemente a que las familias de éstas se adaptaron satisfactoriamente al sitio de plantación.

En la mayoría de las características evaluadas las heredabilidades tanto individuales como de familias aumentaron con la edad, siendo valores moderados para la altura, diámetro a 1.3 m y el volumen del fuste, sin embargo las heredabilidades para las variables de conformación fueron bajas.

En general las correlaciones genéticas y fenotípicas fueron altas y positivas entre las variables relacionadas con el crecimiento (altura, diámetro normal y volumen). Al considerar los valores de heredabilidad, la selección del arbolado en este ensayo puede basarse en el volumen y considerar el eliminar árboles mal conformados para establecer un huerto semillero.

Las altas correlaciones edad-edad entre la evaluación a los 11 años y a los 3, 5 y 7 años hacen factible seleccionar a edades tempranas, con un reducido riesgo de eliminar individuos con desempeño superior a los 11 años de edad. Los resultados obtenidos para la respuesta esperada a la selección sugieren que es viable efectuar la selección desde los tres años, aunque es mejor a los siete años de edad, ya que los porcentajes de ganancia son cercanos a los que se obtendrían si se hiciera a los 11 años. Además, a menor edad es posible reducir los costos generados por la tomas de datos, siendo más sencillo medir el diámetro, sobre todo si ésta es empleada como criterio de selección.

LITERATURA CITADA

- Balcorta M., H.C., y J.J. Vargas H. 2004. Variación fenotípica y selección de árboles en una plantación de melina (*Gmelina arborea* Linn. Roxb.) de tres años de edad. Revista Chapingo, Serie Ciencias Forestales y del Ambiente 10:13-19.
- Cibrián T., D., J.T. Méndez M., R. Campos B., H.O. Yates y J.E. Flores L. 1995. Insectos Forestales de México. División de Ciencias Forestales. Universidad Autónoma Chapingo. México. pp: 112-115.
- Cintrón, B.B. 1990. *Cedrela odorata* L. In: Silvics of North America. Volume 2. Hardwoods. USDA. Washington D.C. pp: 250-257.
- 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.
- Dickerson, G.E. 1969. Techniques for research in quantitative animal genetics. In: Techniques and Procedures in Animal Science Research. Am. Soc. Animal Res. Albany, N. Y. pp: 36-79.
- Falconer, S.D., y T.F.C. Mackay. 1996. Introduction to Quantitative Genetics. 4ª ed. Longman, Exxex. UK. 464 p.
- Farfán V., E.G., J. Jasso M., J. López U., J.J. Vargas H. y C. Ramírez H. 2002. Parámetros genéticos y eficiencia de la selección temprana en *Pinus ayacahuite* Ehren. var. *ayacahuite*. Revista Fitotecnia Mexicana 25(3): 239-246.
- Gwaze, D. P., J. A. Woolliams, and P. J. Kanowski. 1997. Optimum selection age for height in *Pinus taeda* L. in Zimbabwe. Silvae Genetica 46(6):358-365.
- Ignacio, S.E., J.J. Vargas H., J. López U., y A. Borja de la R. 2005. Parámetros genéticos del crecimiento y densidad de madera en edades juveniles de *Eucalyptus urophylla* S. T. Blake. Agrociencia 39: 469-479.
- Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias (INIFAP). 2015. Normales climatológicas. Estación meteorológica Campo Experimental El Palmar. Consultado en línea 18 febrero del 2015. Disponible en: <http://clima.inifap.gob.mx/redinifap/>.
- Lambeth, C. C. 1980. Juvenile-mature correlations in *Pinaceae* and implications for early selection. Forestry Science 26(4): 571-580.

- Li, B., C. G. Williams, W. G. Carson, C. A. Harrington, and C. E. Lambeth. 1992. Gain efficiency in short-term testing: experimental results. *Canadian Journal of Forest Research* 22(3): 290-297.
- Little, T. M., and F. J. Hills. 1989. *Métodos estadísticos para la investigación en la agricultura*. Editorial Trillas. México. pp: 125-143.
- López-Upton, J., T. L. White, and D. A. Huber. 1999. Effects of site and intensive culture on family differences in early growth and rust incidence of loblolly and slash pine. *Silvae Genetica* 48(6): 284-293.
- Magnussen, S., and C. W. Yeatman. 1990. Predictions of genetic gain from various selection methods in open pollinated *Pinus banksiana* progeny trials. *Silvae Genetica* 39(3-4): 140-153.
- Márquez R., J., L. C. Mendizábal H., G. Cruz V., y E. Ramírez G. 2009. Evaluación de una prueba de procedencias/progenie de *Cedrela odorata* L. establecida en Emiliano Zapata, Veracruz, México. *Foresta Veracruzana* 11(1): 6-12.
- Martínez V., N., J. Estrada O., F. Góngora R., R. López C., L. Martínez G., y S. Curbelo G. 2010. Bioplaguicida de *Azadirachta indica* A. Juss (Nim) y la poda, una alternativa para el control de *Hypsipyla grandella* Zeller en plantaciones de *Cedrela odorata* L. *Revista Chapingo, Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 16(1): 61-68.
- Mesén, F., W. Vásquez, y E. Víquez. 2007. Ensayos de familias F₂ de *Eucalyptus deglupta* y *E. grandis* con fines de conversión en huertos semilleros. *Agronomía Costarricense* 31(2):9-20.
- Mesén, F., y W. Vásquez. 2009. Variación genética de procedencias y familias de *Vochysia guatemalensis* a los 18 años de edad en Sarapiquí, Heredia, Costa Rica. *Agronomía Costarricense* 33(2):157-170.
- Mugasha, A. G., S. A. O. Chamshama, S. Iddi, and L. Nshubemuki. 1996. Survival, growth and wood density of *Pinus kesiya* and *Pinus oocarpa* provenances at Kihanga Arboretum, Sao Hill, Tanzania. *Forest Ecology and Management* 87(1):1-11.
- Navarro, C., F. Montagnini, y G. Hernández. 2004. Genetic variability of *Cedrela odorata* Linnaeus: results of early performance of provenances and families from Mesoamerican grown in association with coffee. *Forest, Ecology and Management* 192: 217-227.
- Niembro R., A. 2010. *Manual de Semillas de árboles tropicales*. J. A. Vozzo editor. Departamento de Agricultura de los Estados Unidos. Servicio Forestal. pp: 386-389.

- Painter, R.H. 1951. Insect Resistance in Crop Plants. Macmillan, New York. 520 p.
- Riemenschneider, D.E. 1988. Heritability, age-age correlations, and inferences regarding juvenile selection in jack pine. *Forest Science*. 34(4): 1076-1082.
- Salazar, R., y D. Boshier. 1989. Establecimiento y manejo de rodales semilleros de especies forestales prioritarias en América Central. Serie Técnica. Informe Técnico No. 48. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 80 p.
- Sánchez M., V., y C. Velázquez E. 1998. Evaluación de dos insecticidas biológicos en el control de *Hypsipyla grandella* (Zeller), barrenador de brotes de las meliáceas. *Revista Ciencia Forestal en México* 23(83):33-39.
- Sánchez M., V., J.G. Salazar G., J.J. Vargas H., J. López U., y J. Jasso M. 2003. Parámetros genéticos y respuesta a la selección en características del crecimiento de *Cedrela odorata* L. *Revista Fitotecnia Mexicana* 26: 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.
- Santiago T., O., V. Sánchez M., C.R. Monroy R., y J.G. Salazar G. 2007. Manual de producción de especies forestales tropicales en contenedor. Folleto Técnico No. 44. INIFAP-CIRGOC. Veracruz, México. 73 p.
- Sokal, R.R., and F.J. Rohlf. 1969. *Biometry, The Principles and Practice of Statistics in Biological Research*. W.H. Freeman and Co., San Francisco. pp: 367-403.
- Sorensen, F.C., and T.L. White, 1988. Effect of natural inbreeding on variance structure in tests of wind-pollination Douglas-fir progenies. *Forest Science* 34:102-118.
- Speight M.R., and D. Wainhouse. 1989. *Ecology and Management of Forest Insect*. Clarendon Press, Oxford. 374 p.
- Squillace, A.E. 1974. Average genetic correlations among offspring from open-pollinated forest trees. *Silvae Genetica* 23:149-156.
- Ward, S. E., K.E. Wightman, and B. Rodríguez S. 2008. Early results from genetic trials on the growth of Spanish cedar and its susceptibility to the shoot borer moth in the Yucatan Península, México. *Forest Ecology and Management* 255: 356–364.
- White, T.L., G.R. Hodge, and G.L. Powell. 1993. An advanced-generation tree improvement plan for slash pine in the Southeastern United States. *Silvae Genetica* 42(6): 354-371.
- White, T.L., T.W. Adams, and D.B. Neale. 2007. *Forest Genetics*. CAB International, Oxford.

- Woods, J.H., D. Kotolelo, and A.D. Yanchuk. 1995. Early selection of coastal Douglas fir in a farm-field test environment. *Silvae Genetica* 44(4): 178-186.
- Wu, H.X. 1999. Study of early selection in tree breeding. II. Advantage of early selection through shortening the breeding cycle. *Silvae Genética*. 48(2): 78-83.
- Zobel B., J. y J. Talbert T. 1988. *Técnicas de Mejoramiento Genético de Árboles Forestales*. Ed. Limusa. México. 545 p.

CAPÍTULO II

ASPECTOS FENOLÓGICOS DE *Cedrela odorata* L. EN UN ENSAYO DE PROCEDENCIAS-PROGENIES

RESUMEN

El estudio de la fenología es importante ya que ayuda a comprender estrategia de supervivencia en diferentes entornos. En el mes de noviembre de 2013 a junio de 2014 se evaluó la caída y brotación de follaje de familias de 19 procedencias de *Cedrela odorata* L. en un ensayo de procedencias-progenies, en Tezonapa, Veracruz. Se realizaron análisis de correlación utilizando valores promedio de cada procedencia entre los valores promedio de cada fenofase, el número de días con follaje, las variables de crecimiento a los 11 años de edad, variables ambientales y la distancia de origen de las procedencias al ensayo. Se encontraron diferencias significativas a nivel de procedencias y familias para las variables de crecimiento, y el número de días con follaje. La caída de hojas inició en noviembre, en este mes y en diciembre se detectaron diferencias a nivel de procedencias y familias, no así durante los meses de febrero y marzo. La brotación inició en marzo, y se determinaron diferencias entre familias y procedencias en abril, mayo y junio, cuando finalizó la aparición del follaje. Las procedencias de Bacalar (la más lejana) y Tlapacoyan (la más cercana al ensayo) fueron las primeras en tirar completamente las hojas, mientras, que Cárdenas (Tabasco) y Veracruz fueron quienes retuvieron por más tiempo el follaje. Por otro lado, las Bacalar y Veracruz fueron las más tempranas en iniciar a producir follaje, en tanto que Cárdenas y Palenque fueron las más tardías en formar follaje. A nivel de procedencias hubo correlación negativa entre las variables de crecimiento con las de fenología de los árboles. Encontrando que las procedencias de lugares más húmedos tiraron después su follaje durante el periodo y son las que tuvieron mayor incremento en altura, diámetro o volumen. En cuanto a la brotación de follaje los individuos con categorías más altas en crecimiento presentan brotación tardía. Los primeros árboles en iniciar con la caída de hojas, son los que recuperan prontamente su follaje.

Palabras clave: Fenología, correlación, brotación, procedencias

PHENOLOGICAL ASPECTS OF *Cedrela odorata* L. IN A PROVENANCE-PROGENY TRIALS

SUMMARY

The study of phenology is important as it helps to understand survival strategies in different environments. The fall and sprouting of the foliage of several families of 19 provenances of *Cedrela odorata* L. in provenance trial-progenies, in Tezonapa, Veracruz, were evaluated From November 2013 to June 2014. Correlation analyzes were performed using average values for each origin among the average values of each phenophase, the number of days with foliage, growth variables at 11 years of age, environmental variables and the distance of origin of provenances to the test. Significant differences in terms of provenance and family for the growth variables and the number of days with foliage were found. Leaf fall began in November, in this month and in December provenance and families differences were detected, but not during February and March. Budding began in March, and differences between families and provenances in April, May and June were determined when end the appearance of the foliage. The origins of Bacalar (the farthest) and Tlapacoyan (closest to trial) were the first to fully pull the leaves, while Cardenas (Tabasco) and Veracruz who maintained longer foliage. On the other hand, Bacalar and Veracruz were the earliest to start producing foliage, while Cardenas and Palenque were the later to form foliage. At provenance level there was a negative correlation between growth variables with the phenology of trees. The origins from wettest places pulled after its foliage during the period and are those that had a higher increase in height, diameter or volume. Regarding sprouting the foliage, individuals sprouting with higher growth presented late budding. The first trees to begin with falling leaves are those who quickly recover their foliage.

Keywords: Phenology, correlation, sprouting, provenance

INTRODUCCIÓN

Las poblaciones de una especie que se distribuyen naturalmente en un área relativamente amplia están expuestas a ambientes diferentes, y en cada uno hay características de su fenotipo son de un valor adaptativo mayor que otras, y su variabilidad está estrechamente relacionada con la variación del ambiente a la cual debe adaptarse para sobrevivir, lo que genera mayor diversidad genética (Donoso *et al.*, 2004).

Cuando las especies son transferidas de la zona de recolecta a la de plantación las diferencias genéticas entre procedencias de árboles pueden ser grandes (e.g., López-Upton *et al.*, 2005; Ward *et al.*, 2008), y frecuentemente esas diferencias son adaptativamente significativas (Viveros-Viveros *et al.*, 2007; White *et al.*, 2007; Martiñón-Martínez *et al.*, 2010). Por lo que la selección del sitio apropiado, así como las fuentes de semillas adecuadas son decisiones importantes para aumentar los rendimientos de las plantaciones (Ward *et al.*, 2008).

Cedrela odorata L. es una de las especies forestales de mayor importancia económica en nuestro país (Cintrón, 1990; Santiago *et al.*, 2007; Niembro, 2010). Tiene una amplia distribución geográfica en América, por lo que es posible que exista una gran variabilidad genética por la adaptación a distintas condiciones ambientales (Navarro y Vázquez 1986). Por lo cual escoger la procedencia apropiada para utilizar en un sitio en particular es crítico para optimizar la supervivencia, productividad y salud de la plantación, mejorando el acoplamiento entre las condiciones ecológicas de la zona de plantación y las características genéticas de las plantas (White *et al.*, 2007; Viveros-Viveros *et al.*, 2005).

Una de las más importantes características que contribuyen a la supervivencia de los árboles y a las diferentes tasas de crecimiento, es el ciclo de los eventos fenológicos como fechas de brotación y de senescencia de las hojas (Vitasse *et al.*, 2009). El estudio de la fenología de las etapas vegetativas es importante ya que los ciclos de brotación y caída de las hojas están estrechamente relacionados con procesos como el crecimiento, el estado hídrico de la planta y el intercambio de gases (Reich, 1995). Este enfoque es valioso, ya que puede ayudar a comprender la magnitud de la variabilidad fenológica como estrategia de supervivencia en diferentes entornos y como los factores abióticos influyen en los patrones fenológicos (Figueiredo-Goulart, 2005). El

tiempo de los eventos fenológicos puede afectar directa y significativamente el crecimiento y reproducción de la planta (Robert *et al.*, 2001), por ejemplo, se ha observado que genotipos de árboles de hoja caduca con brotación temprana y/o caída tardía de hojas, es decir, con largos periodos de producción anual, tienen altas tasas de crecimiento (Wang y Tigerstedt, 1993; Farmer, 1996).

Sin embargo, es importante considerar que los patrones fenológicos dentro de especies están influenciados tanto por factores abióticos como por componentes genéticos. Por ejemplo, se han encontrado correlaciones entre fenofases y características del suelo en bosques tropicales (Cardoso *et al.*, 2012), y patrones de formación de hojas fueron fuertemente influenciadas por el régimen de lluvias en poblaciones de vegetación tropical (Nanda *et al.*, 2013).

Con la transferencia de semilla de una especie de un sitio a otro se pueden obtener ganancias en cuanto al crecimiento y rendimiento, pero también existe el riesgo de que si el movimiento es demasiado extremo, la procedencia puede sufrir pérdidas en el crecimiento o en la supervivencia debido al estrés ocasionado por las condiciones ambientales más severas (White *et al.*, 2007). Los árboles responden con una fenología diferente que los locales cuando se mueven a latitudes más altas, presentando usualmente brotación y floración en etapas tempranas (Kramer, 1995; Deans y Harvey, 1995; Farmer, 1996).

Por lo anterior, el objetivo del presente estudio fue analizar diferencias fenológicas en la caída y brotación de hojas entre familias de 19 procedencias de los árboles a 11 años de edad de un ensayo de procedencias-progenies de *Cedrela odorata* establecidos en el Campo Experimental El Palmar, en el municipio de Tezonapa, Veracruz, y determinar relaciones existentes entre patrones fenológicos y variables de crecimiento y climáticas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Diseño y establecimiento del ensayo de procedencias-progenie

La semilla utilizada en el ensayo de procedencias-progenies de cedro rojo del Campo Experimental El Palmar proviene de individuos de diferentes condiciones ambientales, realizado para conservar materiales superiores de una amplia distribución en México. La recolecta cubrió 19 poblaciones naturales y pretendió abarcar el máximo posible del gradiente altitudinal de la especie que va de 9 a 700 msnm (Cuadro 1, Capítulo 1).

El ensayo se estableció con un diseño de bloques completos al azar, en los meses de julio a septiembre de 2003. Dicho experimento está conformado por 12 repeticiones, donde la parcela experimental es de un árbol por familia. Se establecieron 168 familias de 19 poblaciones de los estados de Veracruz, Tabasco, Chiapas, Oaxaca y Quintana Roo. Los árboles progenitores se seleccionaron con base en la altura, diámetro y forma del fuste. La plantación se efectuó en marco real con un distanciamiento de 3 x 3 m con un total de 2016 individuos. Además, se plantó una línea de árboles de cedro alrededor de la plantación, para asegurar que todos los individuos crecieran bajo competencia completa.

Algunas poblaciones se encuentran relativamente cercanas entre ellas y tiene pocas familias. Con la finalidad de determinar la existencia de diferencias en fenología según orígenes diferentes se decidió agrupar las poblaciones para formar procedencias con mayor número de individuos, mismas que fueran ambientalmente semejantes. Así se realizó una agrupación mediante un análisis multivariado de conglomerados del paquete estadístico INFOSTAT, utilizando el método de agrupación jerárquico de Ward con una distancia euclidiana. Las variables utilizadas para la agrupación fueron altitud, latitud, longitud, temperatura media anual, precipitación promedio anual, índice de aridez y la distancia de origen de las procedencias. Mediante este análisis se obtuvieron ocho procedencias con las que se trabajó para hacer las correlaciones (Cuadro 2.1).

Cuadro 2.1. Agrupación de las procedencias de cedro rojo utilizadas en el ensayo de procedencias-progenie del Campo Experimental El Palmar.

Procedencia	Población	Estado	Procedencia	Población	Estado
1. Tezonapa	Omealca	Veracruz	5. Papantla	Martínez	Veracruz
	Tezonapa	Veracruz		Misantla	Veracruz
	Tuxtepec	Oaxaca		Papantla	Veracruz
2. Tierra blanca	Tinaja	Veracruz	6. Cárdenas	Cárdenas	Tabasco
	Tierra Blanca	Veracruz		Balancán	Tabasco
	Tuxtlas	Veracruz			
	Acayucan	Veracruz			
3. Tlapacoyan	Tlapacoyan	Veracruz	7. Palenque	Teapa	Tabasco
	Yanga	Veracruz		Palenque	Chiapas
4. Veracruz	Cardel	Veracruz	8. Bacalar	Bacalar	Quintana Roo
	Veracruz	Veracruz			

Evaluación de caída y brotación de follaje

La fenología del follaje se evaluó con el uso de la escala desarrollada por Fournier (1974), la cual considera la ausencia o presencia del fenómeno fenológico asignando valores entre 0 y 4. A pesar de que los árboles ya tienen 11 años de edad, el arbolado presente en el ensayo aún no está en plena madurez fisiológica, por lo que no fue posible evaluar la fenología reproductiva (flores y frutos); y solo se consideraron las fenofases caída y brotación de hojas (fenología vegetativa).

Se hicieron observaciones periódicas durante la última semana de los meses de Noviembre de 2013 a Junio de 2014. En el mes de marzo hubo árboles que apenas estaban tirando sus hojas, mientras que en otros ya iniciaban a aparecer las hojas, esto es las fenofases se intercalaron por lo que se manejó como Marzo1 para los árboles con caída de hojas y Marzo2 para los árboles con brotación de follaje.

La caída de hojas ocurrió en los meses de Noviembre de 2013 a Marzo de 2014. Para evaluarla se aplicó la escala expuesta por Fournier (1974) de la siguiente forma: 0 ausencia del fenómeno observado (copa cubierta de hojas maduras, valor 0%); 1, copa ligeramente descubierta

(1-25% de follaje caído); 2, mitad de la copa descubierta (26-50% sin follaje); 3, más de la mitad de la copa descubierta (51-76% de copa sin follaje), 4, copa completa o casi descubierta (76-100% sin follaje) (Figura 2.1). La categoría se asignó de manera cualitativa, observando al individuo siguiendo un círculo alrededor del mismo para poder apreciar mejor la copa.

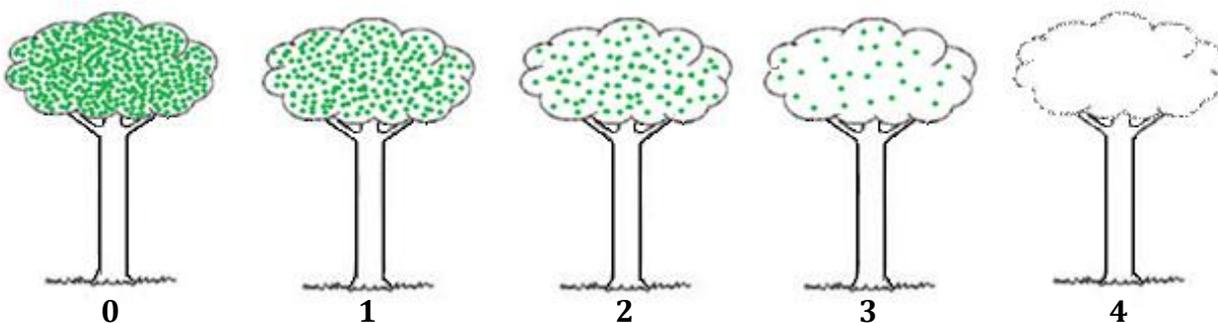


Figura 2.1. Escala fenológica empleada para evaluar la caída de hojas en un ensayo de procedencias-progenie de *Cedrela odorata* L.

Para el caso de la brotación se realizó el mismo procedimiento, la escala que se utilizó es la siguiente: 0, copa sin brotes o hojas nuevas (0%); 1, pocos brotes (1-25% de la copa con brotes); 2, mitad de la copa cubierta (26-50% de brotes); 3, más de la mitad de la copa cubierta por brotes (51-75%), 4 copa casi o completamente de brotes (76-100%) (Figura 2.2). La toma de datos se registró en los meses de marzo a junio de 2014.

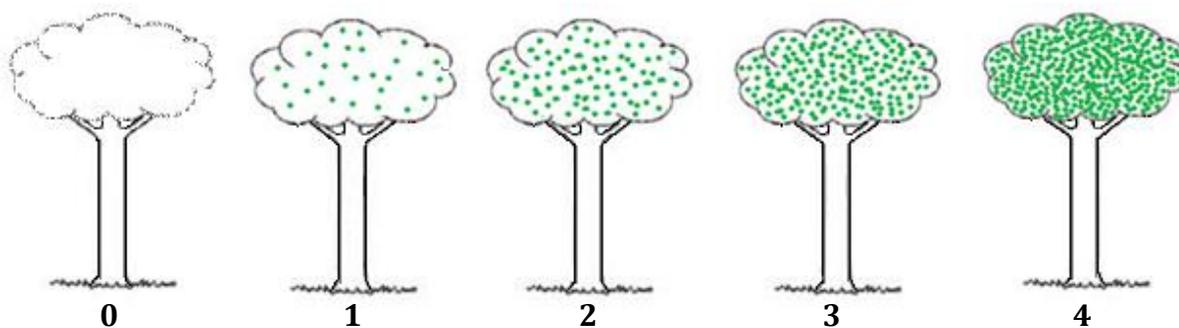


Figura 2.2. Escala fenológica empleada para evaluar la brotación de follaje en un ensayo de procedencias-progenie de *Cedrela odorata* L.

Variables de crecimiento

Para realizar el análisis de correlación entre las variables de crecimiento con la fenología se utilizaron los datos del 2014. Para la medición de la altura se utilizó un estadal y para el diámetro una cinta diamétrica. En los individuos que presentaron bifurcación debajo de 1.3 m de altura se midió el diámetro de ambos troncos y éste se promedió. Se estimó el volumen del fuste con la ecuación de Sánchez y García, (2009):

$$VT = (0.000065659) * (DN)^{1.768431077} * (AT)^{1.137733502}$$

donde: VT es el volumen total del árbol, DN es el diámetro normal medido a 1.30 m y AT es la altura total.

Variables climáticas

Para analizar la posible relación de las fases vegetativas y de crecimiento con las variables climáticas (precipitación y la temperatura) e índice de aridez y la distancia de origen de las procedencias, se reunió la información climática de los lugares donde se recolectó el germoplasma y se determinó la distancia aproximada del área de recolecta a la ubicación del ensayo de procedencias-progenie. Posteriormente mediante un modelo climático “*thin plate splines*” desarrollado para México (Crookston, 2010; Sáenz-Romero *et al.*, 2010), se obtuvieron una serie de valores de las variables climáticas por procedencia. Las variables determinadas fueron temperatura media anual (TMA), precipitación media anual (PMA), índice anual de aridez (IAA= $(DD5^{0.5})/PMA$; $DD5 = \text{grados día} > 5 \text{ } ^\circ\text{C}$) (Sáenz-Romero *et al.*, 2010). También se obtuvo la precipitación del mes de invierno y de otoño, sin embargo debido a que no se encontraron correlaciones significativas con la fenología de los árboles se eliminaron estas variables de análisis posteriores. La procedencia Tezonapa se tomó como procedencia local con la finalidad de examinar si hay diferencias climáticas entre el sitio del ensayo y las procedencias y establecer relaciones con la distancia geográfica de la prueba y el origen de cada procedencia. También se obtuvieron los datos de precipitación y la temperatura a partir del 2009 al 2014 de la estación meteorológica del C.E. El Palmar, que se encuentra aproximadamente a 1 km del sitio de estudio, con la finalidad de correlacionar variables climáticas del sitio con las variables de crecimiento y fenológicas (Figura 2.3).

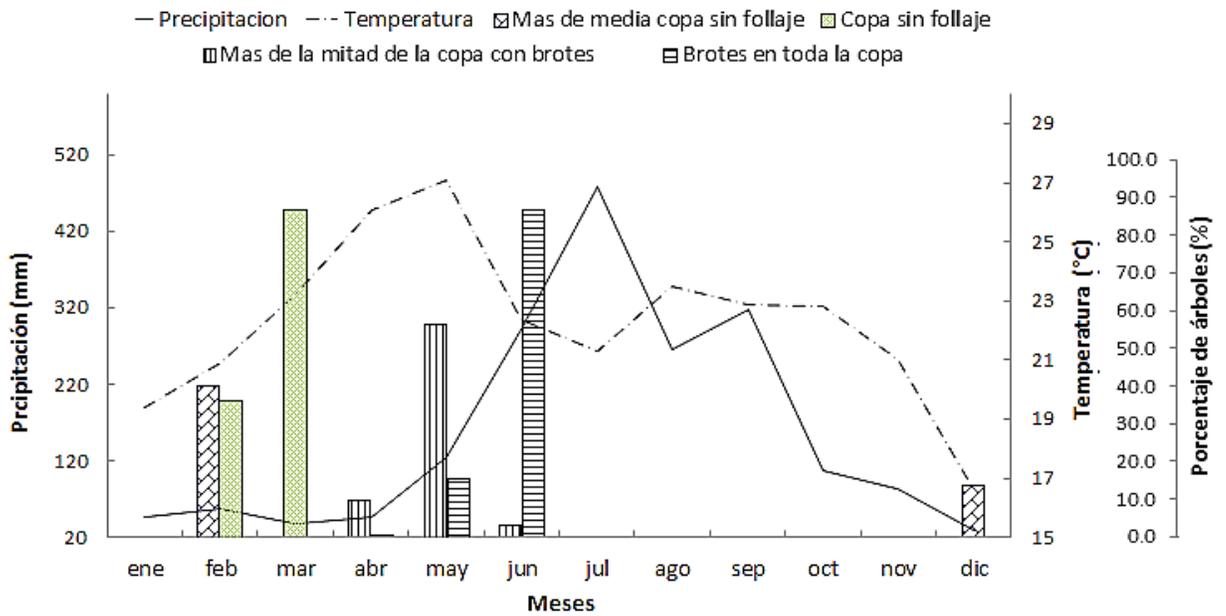


Figura 2.3. Porcentajes de variables fenológicas y promedios de las variables climáticas obtenidas de la estación meteorología del Campo Experimental el Palmar (2009-2014).

Análisis de datos

En cada una de las observaciones la suma de los valores correspondientes al total de los árboles de cada grupo, se dividió por el máximo valor alcanzable, 4 en este caso, y se multiplicó por 100 para permitir establecer cambios porcentuales en la característica medida (Urrego y del Valle, 2001). Para determinar las diferencias entre procedencias y familias en los valores promedio de las características se realizó un análisis de varianza con el procedimiento MIXED del paquete Statistical Analysis System SAS (SAS Institute, 1988). El modelo que se utilizó en este análisis fue:

$$Y_{ijk} = \mu + B_i + P_j + BP_{ij} + F_{k(j)} + e_{ijk}$$

donde: Y_{ijk} es el valor de la observación del árbol de la k -ésima familia perteneciente a la j -ésima procedencia en el i -ésimo bloque, μ es la media poblacional, B_i es el efecto fijo del bloque, P_j es el efecto fijo de la procedencia, BP_{ij} es el efecto fijo de la interacción bloque por procedencia, $F_{k(j)}$ es el efecto aleatorio de la familia k anidada en la procedencia j y e_{ijk} es el efecto aleatorio (error) asociado al árbol de la familia k de la procedencia j en el bloque i .

Además se realizaron análisis de correlación utilizando los valores promedio de cada procedencia entre los valores promedio de cada fenofase, el número de días con follaje, las variables de crecimiento a los 11 años de edad (altura, diámetro y volumen), variables ambientales (precipitación, temperatura media anual, índice de aridez) y la distancia de origen de las procedencias y correlación entre la caída de hojas y la brotación del follaje. Se utilizó el procedimiento CORR del paquete estadístico SAS (SAS Institute, 1988). De igual manera se realizó un análisis de correlación de las fenofases estudiadas con los valores de crecimiento a nivel de medias de familias.

La información recabada en campo permitió analizar la fecha en la cual se presenta el pico en la caída y brotación del follaje; así como la familia o procedencia en la cual estas etapas dan inicio y cuál de ellas fue la última en manifestarlas.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Se encontraron diferencias significativas ($p < 0.0001$) a nivel de procedencias y familias para las variables de crecimiento y fenológicas. En volumen existe alta variabilidad en volumen a nivel de procedencias registrando un valor promedio de 119.74 dm^3 , con árboles que presentan valores mínimos de 2.7 hasta individuos que registran los valores máximos de 502 dm^3 (Cuadro 2.2) ubicados dentro de las procedencias Veracruz y Tezonapa, respectivamente.

En caída de hojas hubo diferencias significativas entre procedencias y familias para el mes de noviembre y diciembre. En estas fechas, la categoría mínima de fenología observada fue de 0 con un valor máximo de 2 para el primer mes y de 3 para el segundo, registrando un promedio de 1.4 en noviembre y de 2.0 en diciembre. Esto indica que aunque hay individuos con copa completamente cubierta para el mes de noviembre, gran parte de estos han iniciado ya la caída de hojas en un 25%, y para el mes de diciembre la mayoría de los árboles han perdido el 50% de follaje. En el mes febrero y marzo no se presentaron diferencias significativas entre procedencias y familias, ya que en esta fecha casi la totalidad de los individuos tenían la copa mayormente desnuda, uniformizándose (Cuadro 2.2).

Para brotación de follaje las diferencias fueron significativas tanto para procedencias y familias en los meses en abril, mayo y junio. Las categorías mínimas y máximas registradas para estos meses (0 y 4) sugieren que durante todo este periodo es posible encontrar una gran variabilidad dentro de esta fenofase entre familias y procedencias, observando individuos que no han iniciado el proceso de brotación hasta individuos que lo han completado ya en su totalidad. En promedio durante el mes de marzo la mayor parte de los árboles no inician la brotación (0.04), para los meses siguientes los promedios registrados fueron 0.71 para mayo, 2.78 abril y 3.96 en junio, esto es llenos de follaje (Cuadro 2.2).

Cuadro 2.2. Diferencias significativas a nivel de procedencias y familias y valores promedio, mínimo y máximo de las variables fenológicas y de crecimiento en un ensayo de procedencias-progenie de *Cedrela odorata* L.

Fechas	Procedencias		Familias		Valores de procedencias		
	Valor de F	Prob.	Valor de F	Prob.	Promedio \pm error estándar	Mínimo	Máximo
Variables de crecimiento							
Altura (m) 2014	9.36	0.0001	1.82	0.0001	10.65 \pm 0.05	3	15.7
Diámetro (cm) 2014	6.73	0.0001	1.95	0.0001	14.00 \pm 0.11	3.41	30.05
Volumen (dm ³) 2014	6.84	0.0001	2.03	0.0001	119.74 \pm 2.08	2.732	507.816
Caída de hojas							
Noviembre	2.31	0.0344	1.34	0.0061	1.40 \pm 0.014	0	2
Diciembre	3.29	0.0041	1.58	0.0001	2.07 \pm 0.013	0	3
Febrero	1.37	0.2288	1.05	0.3301	3.25 \pm 0.017	0	4
Marzo	0.69	0.6803	1.19	0.0680	3.94 \pm 0.008	1	4
Brotación de follaje							
Marzo	5.22	0.0001	1.27	0.1979	0.04 \pm 0.006	0	2
Abril	2.01	0.0001	32.8	0.0001	0.71 \pm 0.025	0	4
Mayo	7.80	0.0001	16.54	0.0001	2.78 \pm 0.025	0	4
Junio	3.29	0.0042	4.11	0.0001	3.96 \pm 0.007	0	4
Días con follaje	6.57	0.0001	2.03	0.0001	210.07 \pm 0.75	153	307

Las diferencias encontradas en el presente estudio a nivel de procedencias y/o familias podrían ser explicadas desde el punto de vista de la adaptación de los individuos a diferentes condiciones ambientales debido a la plasticidad fenotípica y a diferencias genéticas entre sus procedencias (Rehfeldt, 2001). Por ejemplo, se ha reportado que en climas templados, árboles de temprana o de posterior brotación son más susceptibles a sufrir daños por heladas de primavera u otoño. Las heladas de primavera pueden matar a las hojas jóvenes y acortar la temporada de crecimiento global. Este daño afecta considerablemente la aptitud de un árbol y reduce su crecimiento anual (Lechowicz 1984; Leinonen y Hänninen 2002). En el otoño, los daños por heladas pueden reducir el almacenamiento de hidratos de carbono y en consecuencia afectar el ritmo de crecimiento de los próximos años (Norby *et al.*, 2003; Skomarkova *et al.*, 2006).

Caída de follaje

La pérdida de follaje de los individuos de *Cedrela odorata* en el ensayo de procedencias-progenie inició en el 2013 a finales del mes de octubre, para la evaluación del día 21 de noviembre ya había árboles totalmente sin hojas. En esta fecha se encontró que el 49% de los individuos de todas las procedencias que estaban tirando hojas se encontraban dentro de la categoría 1, mientras que el 48% fueron ubicados en la categoría 2, esto es, la mitad de la copa sin hojas y el 3% todavía no iniciaban con la caída de hojas (categoría 0). Los árboles ubicados dentro de la procedencia Bacalar presentaron mayor proporción de árboles con caída avanzada (temprana) de las hojas, categoría dos (63%), mientras que el 6 y 8 % de los árboles de la procedencia Tierra Blanca y Tlapacoyan no había tirado las hojas aún, categoría cero (Cuadro 2.3).

Cuadro 2.3. Porcentaje de árboles a nivel de grupo por fecha de la fenología de la pérdida de follaje de los individuos de *Cedrela odorata* L. en un ensayo de procedencias-progenie.

Procedencia	Noviembre			Diciembre					Febrero					Marzo-01				
	Categoría fenológica																	
	0	1	2	0	1	2	3	4	0	1	2	3	4	0	1	2	3	4
1. Tezonapa	3	55	42	0	6	75	19	0	0	1	8	48	43	0	0	2	1	97
2. Tierra blanca	6	53	41	4	32	56	8	0	0	0	14	50	36	0	0	2	2	96
3. Tlapacoyan	8	46	46	1	11	73	15	0	1	1	13	47	38	0	0	0	0	100
4. Veracruz	3	45	52	1	10	58	31	0	0	1	8	56	35	0	0	3	3	94
5. Papantla	5	53	42	0	12	74	14	0	0	1	15	49	35	0	0	2	2	96
6. Cárdenas	5	53	42	0	14	68	18	0	0	0	13	47	40	0	1	2	3	94
7. Palenque	1	45	54	0	4	76	20	0	0	0	8	59	33	0	0	1	1	98
8. Bacalar	0	38	63	0	4	67	29	0	0	0	4	46	50	0	0	0	0	100
% Total	3	49	48	1	12	68	19	0	0	1	10	50	39	0	0	2	2	96

0, 1, 2, 3 y 4 corresponden a la categoría fenológica 0=Copa completamente cubierta por hojas; 1=Copa ligeramente descubierta; 2=Mitad de la copa descubierta; 3=Más de la mitad de la copa descubierta; 4=copa completamente descubierta.

Para el día 15 de diciembre el 19% de los individuos estaban a punto de concluir con la caída de hojas, el 68% de los árboles todavía mantenían follaje cubriendo la mitad de la copa (categoría 2), mientras que el 12 % estaban iniciando con la caída de hojas (categoría 1). Los árboles de las procedencias Bacalar y Veracruz presentaron el mayor porcentaje en la categoría 3 con casi el 30% de los individuos con pérdida de follaje en el 75% de la copa. El 27 de febrero el 39% de los individuos de todas las procedencias ya habían tirado todas sus hojas. El 28 de marzo del 2014, el 96% de los individuos de todas las procedencias estaban desnudos (Cuadro 2.3).

En el periodo que va de 2009 a 2014, en la zona del ensayo se registró una precipitación de 11,390 mm y que no sucede en solo una precipitación, equivalente a 1,898 mm anuales INIFAP (2015). Sin embargo, durante el periodo de evaluación de caída de hojas (noviembre del 2013 a junio del 2014), los meses más secos se observaron a partir de diciembre a marzo, la precipitación estuvo por debajo de los 50 mm, que de acuerdo con Vélchez y Rocha (2004) es el valor que se puede tomar como referencia para determinar si un mes es o no es considerado como seco en un estudio realizado en Costa Rica. Gómez (2010) reporta que *Cedrela odorata* pierde sus hojas en la estación más seca del año especialmente desde el mes de diciembre a mayo. Sin embargo Rusch (1993), Loubry (1994) y Williams *et al.* (1997) mencionan que el momento de la caída de las hojas de los árboles está vinculado con algún cambio en las condiciones ambientales tales como la disponibilidad de agua, la temperatura o fotoperíodo. Por el contrario, Loubry (1994) encontró que los árboles individuales en un bosque tropical lluvioso tenían su propia periodicidad con respecto a la caída de las hojas, y que no estaba vinculado con una estación seca.

Brotación de follaje

El 28 de marzo el 2% de los árboles ya tenía la mitad de la copa cubierta por brotes (categoría 2), mientras que el 4% estaban iniciando a emitir brotes. El 25 de abril, el 43% de los individuos ya tenía algo de follaje, de esos, el 11 % se encontraban con más de la mitad de la copa con follaje. Al igual que en la caída de hojas este fenómeno se fue haciendo más notorio conforme transcurrían los meses hasta llegar a tener la copa completamente cubierta por brotes en el mes de junio del 2014. En esta época el 4 % de los individuos estaban a punto de finalizar con la etapa fenológica, mientras que la mayor parte de los árboles (96 %) ya tenían la copa

completamente cubierta por hojas (Cuadro 2.4). La brotación observada para *Cedrela odorata* en el ensayo dio inicio un mes antes del periodo de mayor precipitación de acuerdo a la estación meteorológica del INIFAP (2015). La mayor humedad se reportó en el mes de mayo a junio con 831 mm, en estas fechas la mayoría de los árboles estaban finalizando con la etapa fenológica. Los resultados obtenidos son similares a los reportado por Morellato *et al.* (2000) en un estudio realizado con especies arbóreas en los bosques tropicales del Atlántico del sureste de Brasil, encontraron que el periodo de producción de hojas ocurrió poco antes del periodo de mayor humedad, relacionándolo con la longitud del día y temperatura.

Cuadro 2.4. Porcentaje de árboles por procedencia por fecha de la fenología brotación de follaje de los individuos de *Cedrela odorata* en un ensayo de procedencias-progenie.

Procedencias	Marzo-02		Abril					Mayo					Junio					
	Categoría fenológica																	
	0	1	2	0	1	2	3	4	0	1	2	3	4	0	1	2	3	4
1. Tezonapa	97	3	0	59	25	11	5	0	5	6	9	70	10	0	0	0	3	97
2. Tierra Blanca	98	2	0	69	18	10	3	0	9	13	9	60	9	0	0	0	4	96
3. Tlapacoyan	98	1	1	46	33	15	6	0	1	6	1	68	24	0	0	0	2	98
4. Veracruz	90	6	4	26	10	14	48	2	4	5	2	39	50	0	1	0	3	96
5. Papantla	98	2	0	54	25	13	8	0	2	4	4	72	18	0	0	0	1	99
6. Cárdenas	100	0	0	71	17	9	3	0	6	7	8	68	11	0	0	0	5	95
7. Palenque	99	1	0	91	7	2	0	0	22	13	9	52	4	1	0	1	13	85
8. Bacalar	71	17	12	0	8	46	46	0	0	0	0	63	37	0	0	0	0	100
% total	94	4	2	52	18	15	15	0	6	7	6	61	20	0	0	0	4	96

0, 1, 2 ,3 y 4 corresponden a la escala fenológica 0=Copa sin brotes u hojas nuevas; 1= pocos brotes; 2= mitad de la copa cubierta por brotes; 3= más de la mitad de la copa cubierta por brotes; 4= copa completamente cubierta por brotes.

Las procedencias Cárdenas y Palenque (de Tabasco ambas) fueron los que tardaron más en tener follaje, todavía para abril la mayor parte de los árboles ubicados dentro de estas procedencias no tenían follaje (91 y 71%), con algunos árboles apenas brotando. Las procedencias Tierra Blanca, Tezonapa y Papantla (centro de Veracruz) le siguieron en el atraso

para generar follaje. Mientras que la procedencias Veracruz y Bacalar fueron los más precoces en el proceso de brotación, el 47% de los individuos tenían más de la mitad de la copa cubierta por brotes para ese mes. Al final del periodo de evaluación, para el mes de junio, el 96% de los árboles de las procedencias había concluido ya el proceso de brotación, siendo los árboles de la procedencia Bacalar los que para esta fecha ya habían terminado en su totalidad (100%). Por el contrario, el 85% de los individuos pertenecientes a la procedencia Palenque presentaban copas aun sin brotes u hojas nuevas.

Correlación entre la fenología contra variables de crecimiento y variables climáticas a nivel de procedencias y familias.

En general a nivel de procedencias se presentaron correlaciones negativas entre las variables de crecimiento con las de fenología de los árboles. La altura, diámetro y volumen se correlacionaron con la caída de hojas en todas las fechas de evaluación encontrándose en promedio valores cercanos a -0.70, lo cual indica que existe una fuerte correlación entre estas variables. Esto significa que las procedencias de mayor incremento en altura, diámetro o volumen de los árboles tuvieron menor caída de hojas o que los árboles retienen por más tiempo su follaje ante del periodo de falta de humedad con altas temperaturas (Figura 2.4). Los valores más bajos, registrados en el mes de marzo, se deben a que para esta fecha la mayor parte de los árboles ya no tenían follaje (Cuadro 2.5). Estos resultados son similares a lo reportado por Vitasse *et al.* (2009) para especies de clima templado, donde los individuos que retuvieron mayor tiempo el follaje fueron aquellas que presentaron las mayores tasas de crecimiento. Para las especies de hoja caduca, la pérdida estacional de hojas provoca un periodo de latencia, durante el cual la fotosíntesis generalmente se suspende, y este momento de la caída de hojas a menudo está vinculado con algún cambio en las condiciones ambientales tales como la disponibilidad de agua, la temperatura (Rusch, 1993) o fotoperíodo (Loubry, 1994).

Diferencias entre el ritmo anual de crecimiento se producen incluso en ambientes de climas estables como en los bosques húmedos, en estos ambientes, las respuestas de las plantas a los cambios estacionales establecen el incremento anual en diámetro para algunas especies (Borchert *et al.*, 2005). O'Brien *et al.* (2008) demostraron un incremento menor en diámetro durante los meses siguientes a la caída de las hojas de muchas especies de hoja caduca, mientras que una

relación entre el crecimiento y la fenología no se ha encontrado para las especies de hoja perenne. La pérdida de hojas es una estrategia de supervivencia de las plantas durante la temporada de sequía, pero viene a expensas de una temporada de crecimiento más corto y pérdida regular de biomasa (Poorter y Markesteijn, 2008).

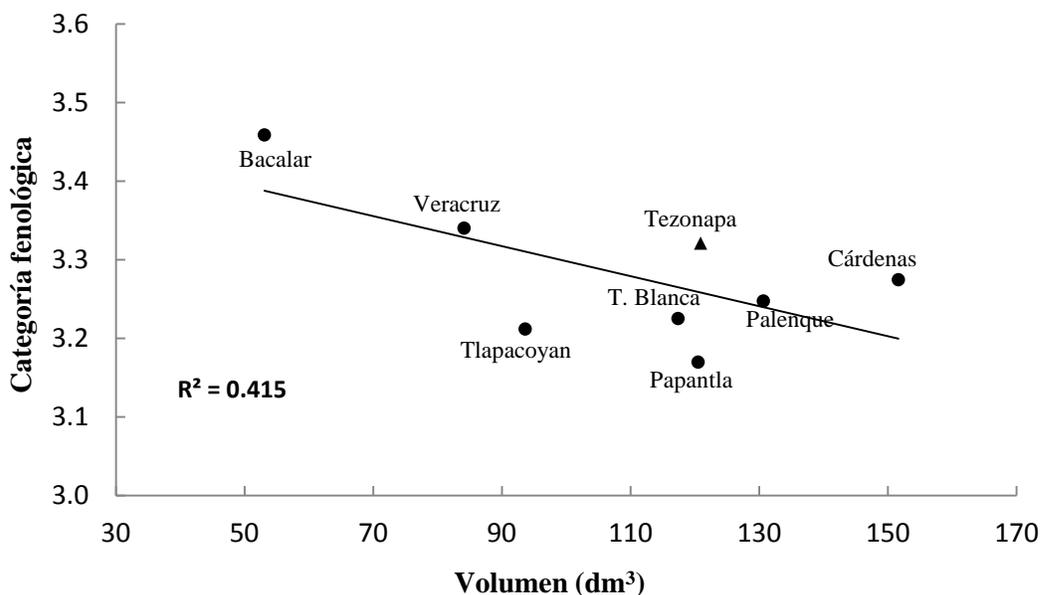


Figura 2.4. Relación fenológica por procedencias de caída de follaje con el volumen de *Cedrela odorata* L. El triángulo indica la procedencia local.

En cuanto a la brotación de follaje la correlación encontrada con las variables de crecimiento fue de ($r = -0.718$; $p = 0.045$ a $r = -0.886$; $p = 0.003$) para altura, ($r = -0.716$, $p = 0.046$ a $r = -0.927$; $p = 0.001$) para diámetro y ($r = -0.738$; $p = 0.037$ a $r = -0.88$; $p = 0.004$) para el volumen durante el periodo de marzo a mayo. En promedio, la correlación registrada para volumen con la aparición de hojas va de $r = -0.74$ ($p = 0.037$) a $r = -0.88$ ($p = 0.004$), para el periodo de marzo a mayo para todas las procedencias estudiadas. Esto señala que las procedencias que presentan brotación tardía son los individuos con las categorías más altas en cuanto a volumen (Figura 2.5). Esto podría ser explicado desde un punto de vista fisiológico en donde los árboles que producen follaje antes de tiempo, durante el periodo de sequía gastan energía en mantener el follaje en lugar de reservarlo para dar crecimiento del tallo (Cuadro 2.5). Es importante considerar que la fenología y el crecimiento están potencialmente modificados por factores ambientales. Por ejemplo, Wielgolaski (2001) encontró correlaciones entre fenofases y características físicas y químicas del suelo en bosques tropicales.

Cuadro 2.5. Coeficientes de correlación de Pearson y significancia de las variables de las fenofases estudiadas contra las variables de crecimiento y climáticas a nivel de procedencias.

		Caída de follaje				Brotación de follaje				Días con follaje
		Nov	Dic	Feb	Mar	Mar	Abr	May	Jun	
Variables de Crecimiento	Altura (m)	-0.769 <i>0.026</i>	-0.654 <i>0.079</i>	-0.654 <i>0.078</i>	-0.683 <i>0.062</i>	-0.881 <i>0.004</i>	-0.886 <i>0.003</i>	-0.718 <i>0.045</i>	-0.317 <i>n.s</i>	-0.729 <i>0.04</i>
	Diámetro (cm)	-0.761 <i>0.028</i>	-0.645 <i>0.084</i>	-0.726 <i>0.041</i>	-0.701 <i>0.053</i>	-0.927 <i>0.001</i>	-0.889 <i>0.003</i>	-0.716 <i>0.046</i>	-0.368 <i>n.s</i>	-0.754 <i>0.031</i>
	Volumen (dm ³)	-0.703 <i>0.052</i>	-0.606 <i>n.s</i>	-0.644 <i>0.085</i>	-0.675 <i>0.066</i>	-0.87 <i>0.005</i>	-0.88 <i>0.004</i>	-0.738 <i>0.037</i>	-0.395 <i>n.s</i>	-0.751 <i>0.032</i>
Variables ambientales	Temperatura (°C)	0.389 <i>n.s</i>	0.479 <i>n.s</i>	0.535 <i>n.s</i>	-0.236 <i>n.s</i>	-0.236 <i>n.s</i>	0.097 <i>n.s</i>	-0.288 <i>n.s</i>	-0.39 <i>n.s</i>	-0.077 <i>n.s</i>
	Precipitación (mm)	-0.208 <i>n.s</i>	-0.28 <i>n.s</i>	-0.391 <i>n.s</i>	0.159 <i>n.s</i>	0.159 <i>n.s</i>	-0.75 <i>0.032</i>	-0.779 <i>0.023</i>	-0.666 <i>0.071</i>	-0.874 <i>0.005</i>
	Índice de aridez	0.501 <i>n.s</i>	0.546 <i>n.s</i>	0.595 <i>n.s</i>	-0.047 <i>n.s</i>	-0.047 <i>n.s</i>	0.843 <i>0.009</i>	0.703 <i>0.052</i>	0.433 <i>n.s</i>	0.835 <i>0.01</i>
	Distancia (km)	0.607 <i>n.s</i>	0.371 <i>n.s</i>	0.602 <i>n.s</i>	0.466 <i>n.s</i>	0.466 <i>n.s</i>	0.36 <i>n.s</i>	0.116 <i>n.s</i>	-0.037 <i>n.s</i>	0.284 <i>n.s</i>
Caída de follaje	Noviembre	---	---	---	---	0.807 <i>0.016</i>	0.728 <i>0.041</i>	0.329 <i>n.s</i>	-0.243 <i>n.s</i>	0.389 <i>n.s</i>
	Diciembre	---	---	---	---	0.718 <i>0.045</i>	0.746 <i>0.034</i>	0.352 <i>n.s</i>	-0.23 <i>n.s</i>	0.403 <i>n.s</i>
	Febrero	---	---	---	---	0.873 <i>0.005</i>	0.76 <i>0.029</i>	0.471 <i>n.s</i>	0.174 <i>n.s</i>	0.598 <i>n.s</i>
	Marzo	---	---	---	---	0.545 <i>n.s</i>	0.309 <i>0 n.s</i>	0.174 <i>n.s</i>	0.049 <i>n.s</i>	0.172 <i>n.s</i>

n.s= no significativo. Índice anual de aridez IAA= $DD5^{0.5}/PMA$; (DD5=grados día > 5 °C)

En cuanto a las variables climáticas no se encontró correlación entre caída de hojas o brotación con la temperatura. La precipitación e índice de aridez se asociaron solo con la brotación de hojas en el mes de abril ($r = -0.80$) siendo para la primera negativa y positiva para la segunda, lo cual indica que esta fenofase es dependiente de la humedad. Los individuos de procedencias que provienen de sitios más húmedos presentan categorías fenológicas para brotación tardías comparadas con aquellos ubicados en procedencias de lugares más secos (Figura 2.6 y 2.7). Por ejemplo los árboles procedentes con precipitaciones de 247 mm registrado para los meses abril-mayo, periodo donde comienza a registrarse la brotación, tiene un déficit de humedad de -91, para estos meses la categoría fenológica en promedio es menor a uno. La procedencia Papantla con precipitación promedio registrada 99 mm para estos mismo meses

tuvo individuos con más follaje. Por lo general los árboles que son movidos a latitudes más altas responden con una fenología diferente que los locales, presentando usualmente brotación y floración en etapas tempranas (Kramer, 1995a; Deans y Harvey, 1995; Farmer, 1996). No se encontró correlación significativa entre la distancia de las procedencias con las fenofases estudiadas (Cuadro 2.5).

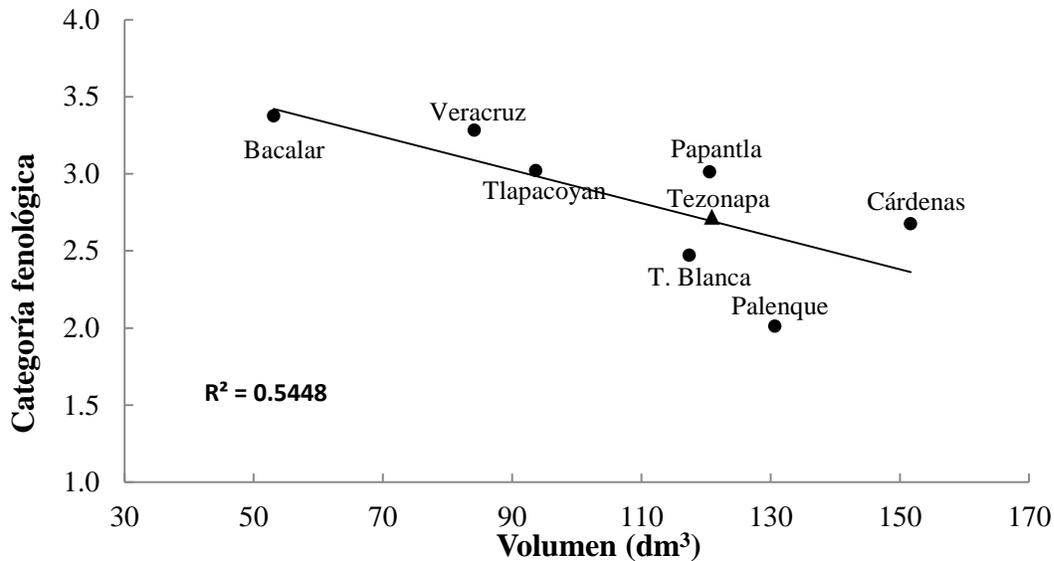


Figura 2.5. Relación fenológica por procedencias de la brotación de follaje con el volumen de *Cedrela odorata* L. El triángulo indica la procedencia local.

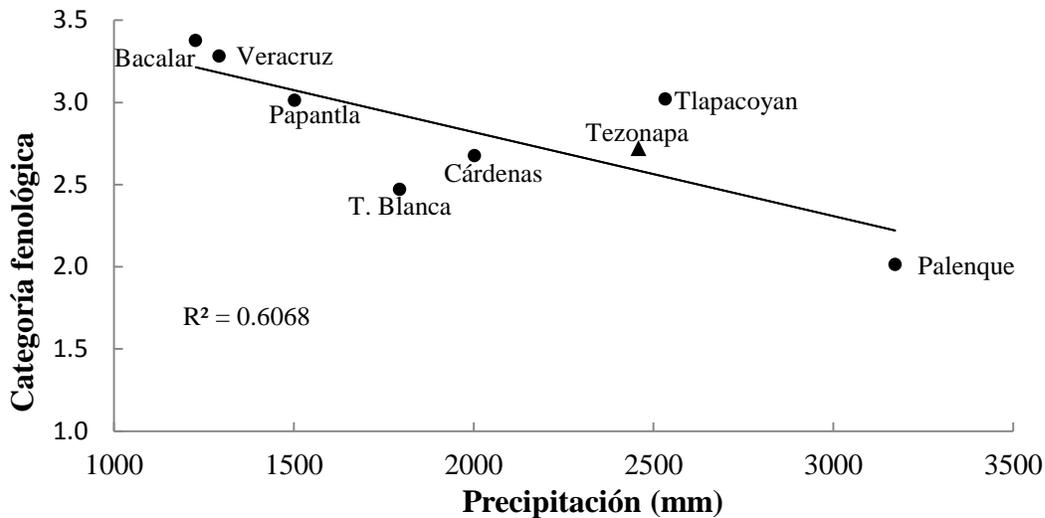


Figura 2.6. Relación fenológica por procedencias de la brotación de follaje con la precipitación de *Cedrela odorata* L. El triángulo indica la procedencia local.

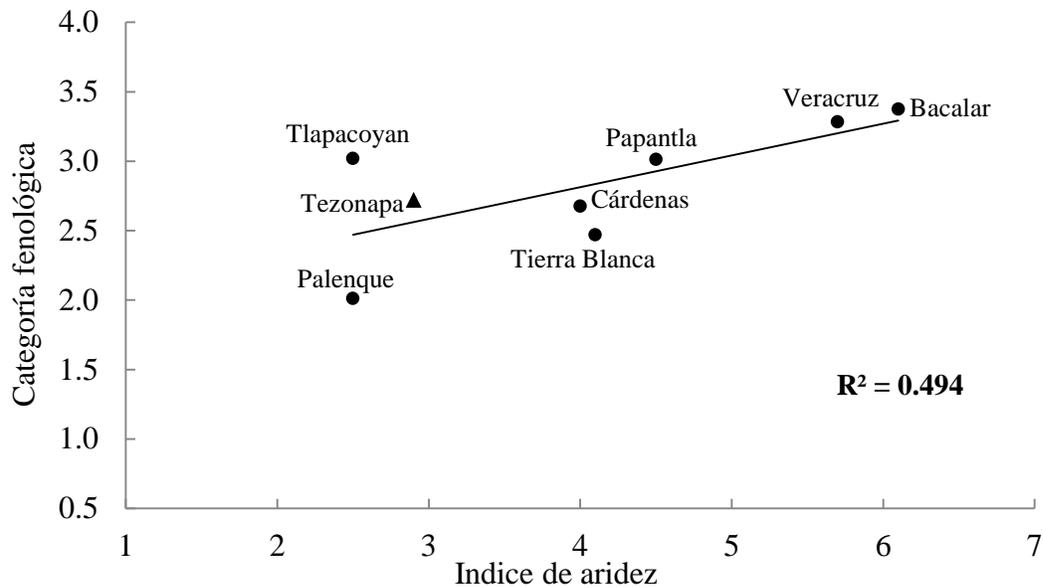


Figura 2.7. Relación fenológica por procedencias de la brotación de follaje con la el índice de aridez de *Cedrela odorata* L. El triángulo indica la procedencia local.

Se obtuvo una correlación positiva entre la caída y brotación de hojas en los meses de noviembre, diciembre, febrero contra marzo y abril, esto explica que hay cierta asociación entre estas fenofases, debido a que los árboles que comienzan a perder sus hojas son las primeras que inician con la recuperación de las mismas (Cuadro 2.5, Figura 2.8).

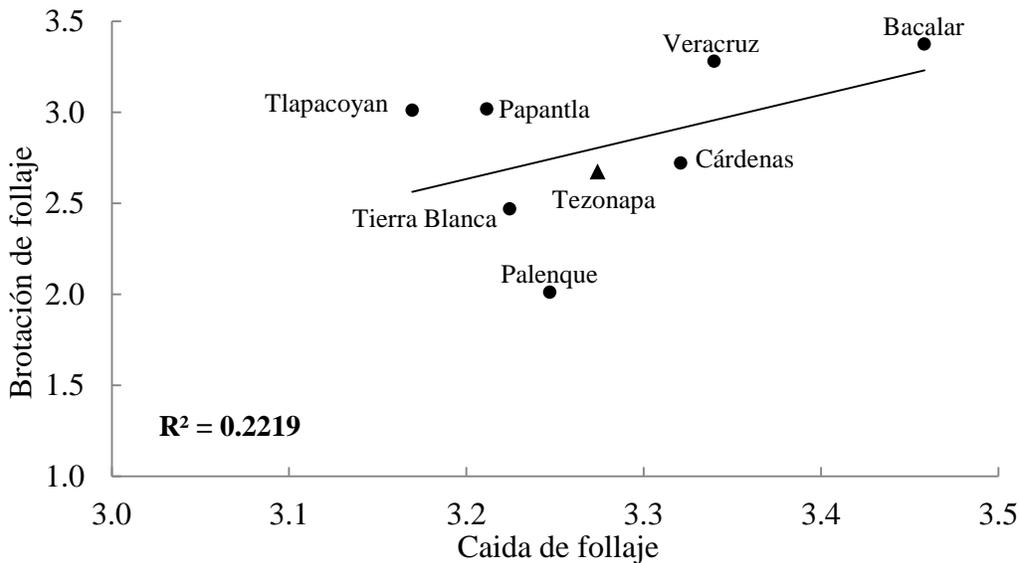


Figura 2.8. Relación fenológica de procedencias entre la caída y brotación de hojas de *Cedrela odorata* L. El triángulo indica la procedencia local.

A nivel de medias de familias se encontró de forma general que existe una correlación negativa entre la fenología y las variables de crecimiento. El volumen del fuste de los árboles se correlacionó negativamente aunque con coeficientes bajos con la caída de hojas en las cuatro fechas de evaluación que va de noviembre a marzo ($r=-0.207$; $p=0.006$, $r=-0.244$; $P=0.001$, $r=-0.164$; $p=0.03$ y $r=-0.149$; $p=0.05$), respectivamente. Esto indica que las familias con mayor volumen tienden a retener por más tiempo su follaje. Igualmente, el volumen se correlacionó levemente con la brotación en los meses de Marzo-02 y Abril ($r=-0.290$; $p=0.0001$ y $r=-0.306$; $p=0.0001$). Esto muestra que las procedencias con mayor volumen alargan su periodo de brotación (Cuadro 13).

Cuadro 2.6. Coeficientes de correlación de Pearson a nivel de medias de familias y significancia entre variables de crecimiento y los valores de la caída de hojas y brotación.

	Caída de follaje a los 11 años				Brotación de follaje a los 11 años			
	Noviembre	Diciembre	Febrero	Marzo1	Marzo2	Abril	Mayo	Junio
Altura	-0.158 <i>0.041</i>	-0.216 <i>0.005</i>	-0.081 <i>n.s.</i>	-0.128 <i>n.s.</i>	-0.369 <i>0.001</i>	-0.395 <i>0.001</i>	-0.145 <i>n.s.</i>	0.041 <i>n.s.</i>
Diámetro	-0.192 <i>0.012</i>	-0.254 <i>0.001</i>	-0.159 <i>0.039</i>	-0.137 <i>0.077</i>	-0.336 <i>0.001</i>	-0.326 <i>0.001</i>	-0.097 <i>n.s.</i>	-0.016 <i>n.s.</i>
Volumen	-0.208 <i>0.007</i>	-0.245 <i>0.001</i>	-0.165 <i>0.033</i>	-0.149 <i>0.054</i>	-0.291 <i>0.001</i>	-0.306 <i>0.001</i>	-0.095 <i>n.s.</i>	-0.019 <i>n.s.</i>

Debido a la restricción a un sitio experimental y a la evaluación de un ciclo fenológico únicamente, es necesario repetir evaluaciones en años siguiente para ver la repetibilidad de estos fenómenos y relacionar la precocidad floral con el origen de los materiales que ya están por florecer. También se sugiere que las evaluaciones de la fenología vegetativa para esta especie se realicen por lo menos cada 15 días.

CONCLUSIONES

Se encontraron diferencias significativas a nivel de procedencias y familias en la fecha de la caída, brotación del follaje y el crecimiento de *Cedrela odorata*.

Las procedencias de Bacalar y Tlapacoyan fueron las primeras que concluyeron el proceso de caída de hojas mientras, que Cárdenas y Veracruz fueron quienes retuvieron por más tiempo el follaje. En lo que respecta a la brotación del follaje, las procedencias Bacalar y Veracruz fueron las más tempranas en iniciar el proceso, en tanto que Cárdenas y Palenque fueron las más tardías.

Al menos para esta edad de evaluación en el ensayo de procedencias no se encontró una correlación entre la distancia de origen de la procedencia con la fenología de los árboles, ni con las variables de crecimiento evaluadas en este estudio.

Se obtuvo una correlación negativa entre las variables de crecimiento con la fenología de los árboles, notando que a mayor incremento en altura, diámetro o volumen de los árboles retienen por más tiempo el follaje a final del año.

En este estudio la fenofase de brotación se asoció a la humedad de las procedencias, los orígenes de sitios más húmedos presentan brotación tardía comparadas con aquellos ubicados en procedencias de lugares más secos.

Se obtuvo una correlación positiva entre la caída y brotación de hojas, los árboles que comienzan a perder sus hojas son los primeros que inician con la recuperación de las mismas en la primavera siguiente.

LITERATURA CITADA

- Borchert, R., K. Robertson, M. D. Schwartz, G. Williams-Linera. 2005. Phenology of temperate trees in tropical climates. *International Journal Biometeorology* 50:57–65.
- Cardoso, F. C. G., R. Marques, P. C. Botosso, and M. C. M. Marques. 2012. Stem growth and phenology of two tropical trees in contrasting soil conditions. *Plant Soil* 354:269–281.
- Cintrón, B. B. 1990. *Cedrela odorata* L. In: Russell, M. B. and B. H. Honkala. (eds). *Silvics of North America*. . Harwoods. USDA. Washington DC. pp: 250-257.
- Crookston, N. L. 2010. Research on Forest Climate Change: Potential Effects of Global Warming on Forests and Plant Climate Relationships in Western North America and Mexico <http://forest.moscowfsl.wsu.edu/climate/>(Consultado: Noviembre, 2014).
- Deans, J. D., and F. J. Harvey. 1995. Phenologies of sixteen European provenances of sessile oak growing in Scotland. *Forestry* 68:265-273.
- Donoso, C., y L. Gallo. 2004. Aspectos conceptuales y metodológicos. In: C. Donoso, A. Premoli, L. Gallo y R. Ipinza. (eds). *Variación intraespecífica en las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina*. Editorial Universitaria, Bosque Nativo. Santiago de Chile. pp: 23-36.
- Farmer, R. E. 1996. The genecology of *Populus*. In: Stettler, R.F., H.D. Bradshaw, P.E. Heilman, and T.M. Hinckley (eds). *Biology of Populus and its Implications for Management and Conservation*. NRC Research Press, Ottawa Ontario, Canada pp: 33-50.
- Figueiredo, G. M., J. P. Lemos Filho, and M. Bernadete Lovato. 2005. Phenological variation within and among populations of *Plathymenia reticulata* in Brazilian Cerrado, the Atlantic forest and transitional sites. *Annals of Botany* 96: 445-455.
- Fournier, L. A. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba* 24:422-423.
- Gómez, R., M. L. 2010. Fenología reproductiva de especies forestales nativas presentes en la jurisdicción de Corantioquia, un paso hacia su conservación. Corporación Autónoma Regional del Centro de Antioquia, Corantioquia. Medellín. 228 p.
- Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias (INIFAP). 2015. Normales climatológicas. Estación meteorológica Campo Experimental El Palmar. Consultado en línea 18 febrero del 2015. Disponible en: <http://clima.inifap.gob.mx/redinifap/>.

- Kramer, K. 1995. Phenotypic plasticity of the phenology of seven European tree species in relation to climatic warming. *Plant Cell and Environment* 18:93-104.
- Lechowicz, M. J. 1984. Why do temperature deciduous trees leaf out at different times? *Adaptation and ecology of forest communities. American Naturalist* 124: 821–842.
- Leinonen, I., and H. Hänninen. 2002. Adaptation of the timing of bud burst of Norway spruce to temperate and boreal climates. *Silva Fennica* 36 : 695–701.
- López-Upton, J., J.K. Donahue, F.O. Plascencia E. y C. Ramírez H. 2005. Provenance variation in growth characters of four subtropical pine species planted in Mexico. *New Forests* 29: 1-13.
- Loubry, D. 1994. La phénologie des arbres caducifoliés en forêt guyanaise (5° de latitude nord): Illustration d'un déterminisme à composantes endogène et exogène. *Canadian Journal of Botany* 72:1843–1857.
- Martiñón-Martínez, R.J., J.J. Vargas-Hernández, J. López-Upton, A. Gómez-Guerrero y H. Vaquera-Huerta. 2010. Respuesta de *Pinus pinceana* Gordon a estrés por sequía y altas temperaturas. *Revista Fitotecnia Mexicana* 33: 239–248.
- Morellato, L. P. C., D. C. Talora, A. Takahasi, C. C. Bencke, E. C. Romera, and V. B. Zipparro. 2000. Phenology of Atlantic rain forest trees: a comparative study. *Biotropica* 32:811-823.
- Nanda, A., Y. L. Krishna Murthy, and H. S. Suresh. 2013. Canopy trees leaf phenology in tropical dry deciduous and evergreen forests of Bhadra Wildlife Sanctuary Karnataka, India. *African Journal of Plant Science* 7: 170-175.
- Navarro, C., y W. Vazquez. 1986 Variabilidad genética en semillas y plántulas de *Cedrela odorata*. Turrialba, Costa Rica. CATIE. 13p.
- Niembro, R. A. 2010. Descripción de especies *Cedrela odorata* L. in: Vozzo, J.A. (ed). *Manual de Semillas de árboles tropicales*. Departamento de Agricultura de los Estados Unidos, USA. pp: 386-389.
- Norby, R. J., J. S. Hartz-Rubin, and M. J. Verbrugge. 2003. Phenological responses in maple to experimental atmospheric warming and CO₂ enrichment. *Global Change Biology* 9: 1792–1801.
- O'Brien, J. J., S. F. Oberbauer, D. B. Clark, and D. A. Clark. 2008. Phenology and stem diameter increment in Costa Rica Wet Tropical forest. *Biotropica* 40:151–159.
- Poorter, L., and L. Markesteijn. 2008. Seedling traits determine drought tolerance of tropical tree species. *Biotropica* 40:321–331.

- Rehfeldt, G. E., W. R. Wykoff, and C. C. Ying. 2001. Physiologic plasticity, evolution, and impacts of a changing climate on *Pinus contorta*. *Climatic Change* 50:355–376.
- Reich, P. B. 1995. Phenology of tropical forests: patterns, causes and consequences. *Canadian Journal of Botany* 73: 164-174.
- Robert, B. J., M. J. Lechowicz, X. Li, and H. A. Mooney. 2001. Phenology, growth, and allocation in global terrestrial productivity. In: J. Roy, B. Saugier, and H.A. Mooney. (eds). *Terrestrial global productivity*. Academic Press, London. pp: 61-79.
- Rusch, V. E. 1993. Altitude variation in the phenology of *Nothofagus pumilio* in Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 66:131–141.
- Sáenz-Romero, C., G. E. Rehfeldt, N. L. Crookston, P. Duval, R. St-Amant, J. Beaulieu, and B. A. Richardson. 2010. Spline models of contemporary, 2030, 2060 and 2090 climates for Mexico and their use in understanding climate-change impacts on the vegetation. *Climatic Change* 102: 595-623.
- 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.
- Santiago T., O., V. Sánchez M., C.R. Monroy R., y J.G. Salazar G. 2007. Manual de producción de especies forestales tropicales en contenedor. Folleto Técnico No. 44. INIFAP-CIRGOC. Veracruz, México. 73 p.
- Santos, D. L., M. Takaki. 2005. Fenología de *Cedrela fissilis* Vell. (Meliaceae) na região rural de Itirapina, SP, Brasil. *Acta Botanica Brasil* 19: 625-632.
- SAS Institute. 1988. SAS/STAT Guide for Personal Computers. SAS. Cary, N.C. 378 p.
- Skomarkova, M. V., E. A. Vaganov, M. Mund, A. Knohl, P. Linke, A. Boerner, and E. D. Schulze. 2006. Inter-annual and seasonal variability of radial growth, wood density and carbon isotope ratios in tree rings of beech (*Fagus sylvatica*) growing in Germany and Italy. *Trees* 20: 571–586.
- Urrego, L. E., y J. I. del Valle. 2001. Relación fenología-clima de algunas especies de los humedales forestales (guandales) del pacífico sur colombiano. *Interciencia* 26: 150-156.
- Vilchez, B. y O. Rocha. 2004. Fenología y biología reproductiva del nazareno (*Peltogyne purpurea* Pittier) en un bosque intervenido de la Península de Osa, Costa Rica, América Central. *Kurú: Revista Forestal* 1: 1-14.

- Vitasse, Y., D. Sylvain, C.C. Bresson, R. Michalet, and A. Kremer. 2009. Altitudinal differentiation in growth and phenology among populations of temperate-zone tree species growing in a common garden. *Canadian Journal of Forest Research* 39: 1259–1269.
- Viveros-Viveros, H., C. Sáenz-Romero, J. López-Upton, y J. J. Vargas-Hernández. 2005. Variación genética altitudinal en el crecimiento de plantas de *Pinus pseudostrabus* Lindl. en campo. *Agrociencia* 39: 575-587.
- Viveros-Viveros, H., C. Sáenz-Romero, J. López-Upton y J.J. Jesús Vargas-Hernández. 2007. Growth and frost damage variation among *Pinus pseudotrobus*, *P. montezumae* and *P. hartwegii* tested in Michoacán, México. *Forest, Ecology and Management* 253: 81-88.
- Wang, T., and P. M. A. Tigerstedt. 1993. Variation of growth rhythm among families and correlation between growth rhythm and growth rate in *Betula pendula* Roth. *Scandinavian Journal of Forest Research* 8: 489-497.
- Ward, S. E., K. E. Wightman, and B. Rodríguez S. 2008. Early results from genetic trials on the growth of Spanish cedar and its susceptibility to the shoot borer moth in the Yucatan Peninsula, México. *Forest Ecology and Management* 255: 356–364.
- Wielgolaski, F. E. 2001 Phenological modifications in plants by various edaphic factors. *International Journal of Biometeorology* 45: 196–202.
- Williams, R. J., B. A. Myers, W. J. Muller, G. A. Duff, and D. Eamus. 1997. Leaf phenology of woody species in a North Australian tropical savanna. *Ecology* 78: 2542–2558.
- White, T. L., T. W. Adams, and D. B. Neale. 2007. *Forest Genetics*. CAB International, Oxford.