



*Universidad Nacional de Córdoba
Facultad de Ciencias Agropecuarias
Escuela para Graduados*



**PLASTICIDAD Y TOLERANCIA DE DIFERENTES ESPECIES Y PROCEDENCIAS
DEL GENERO *CEDRELA* A LAS BAJAS TEMPERATURAS**

Josefina Grignola

Tesis

Para optar al Grado Académico de
Magister en Ciencias Agropecuarias

Mención: Recursos Naturales

Córdoba, 2014

**PLASTICIDAD Y TOLERANCIA DE DIFERENTES ESPECIES Y PROCEDENCIAS
DEL GENERO *CEDRELA* A LAS BAJAS TEMPERATURAS**

Josefina Grignola

Comisión Asesora de Tesis

Director: Ing. Ftal. (Doctor) Luis F. Fornes

Asesores: Ing. Agr. (Doctor) Martin Acreche

In. Agr. (Mgter) Julio A. Di Rienzo

Tribunal Examinador de Tesis

Ing. Agr. (M.Sc.) Graciela Verzino

Prof. (MSc) Julio A. Di Rienzo

Dr. Cantero Jorge

Presentación formal académica

Mayo 2014

Facultad de Ciencias Agropecuarias

Universidad Nacional de Córdoba

AGRADECIMIENTOS

- ✓ Al Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA) por otorgarme la beca y el espacio para concretar este trabajo.
- ✓ A la Universidad Nacional de Córdoba y la Facultad de Ciencias Agropecuarias por haberme brindado la posibilidad de realizar esta tesis.
- ✓ A la Escuela de Graduados de la Facultad de Ciencias Agropecuarias, por sus eficientes labores y cordial trato.
- ✓ A mi Director de Tesis, el Ing. Ftal. Luis Fornes quién apoyo mi trabajo brindándome total libertad y confianza.
- ✓ A Martin Acreche y Julio DiRienzo, miembros de mi comisión de seguimiento, por brindarme sus conocimientos y experiencia.
- ✓ Al Dr. Juan Rodríguez-Rey, quién me brindó generosamente su colaboración, el conocimiento y las herramientas necesarias.
- ✓ A Leo Gallo, por su apoyo y buenos consejos.
- ✓ A todos mis amigos y compañeros de la EEA INTA Famaillá por la compañía, los hermosos almuerzos y por hacer de nuestro lugar de trabajo un espacio agradable.
- ✓ A Roberto y Adrián que me brindaron su apoyo, su cariño y siempre me alentaron y ayudaron a cumplir con mis metas.
- ✓ A mis amigos y compañeros de teatro y costura con quienes compartí hermosos momentos y charlas.
- ✓ A mi mamá y papá quienes me enseñaron a valorar la vida con su ejemplo de esfuerzo y valentía puestos a diario a lo largo de nuestras vidas. Juancho y Graciela gracias por apoyarme incondicionalmente y por seguir apostando por mí.
- ✓ A mis hermanos, Emilse, Keko, Seba y Ramirito, quiénes me acompañaron siempre brindándome todo su amor.
- ✓ A mis hermosos sobrinitos, Nachito, Pipi y Tuti por iluminar mi vida.

RESUMEN

Plasticidad y tolerancia de diferentes especies y procedencias del género *Cedrela* a bajas temperaturas

El género *Cedrela* incluye árboles tropicales y sub-tropicales con madera de alto valor en el mercado. En Argentina se las puede encontrar en la Selva Tucumano-Oranense y Paranaense. Frente al cambio climático global y la pérdida de biodiversidad, la evaluación del comportamiento de las distintas procedencias de *Cedrela fissilis*, *C. balansae*, *C. saltensis* y el híbrido natural entre estos dos últimos, comparado con testigos comerciales en diferentes ambientes naturales, ofrece información básica para los planes de producción sustentable y conservación en el marco de la ley 26.331 de ordenamiento territorial. Para esto, las especies y procedencias fueron comparadas en condiciones de vivero y se evaluó la tolerancia a las bajas temperaturas mediante la concentración de azúcares solubles simples y la permeabilidad de la membrana. Además, el material se evaluó durante tres años consecutivos en ensayos de campo ubicados en zonas ecológicamente contrastantes, bajo un diseño experimental BCA con 16 repeticiones en parcelas monoárbol. Se detectó una interacción altamente significativa a nivel de especies y procedencias con respecto a los sitios de ensayo. En general, la sobrevivencia fue afectada intensamente luego del primer invierno, indicando una alta sensibilidad a las bajas temperaturas en el periodo de “establecimiento”. La sobrevivencia fue mayor en los sitios con mayor temperatura mínima absoluta. Las precipitaciones de los sitios de procedencia de las semillas tienen un efecto significativo sobre las variables evaluadas. De los resultados de vivero se desprende que aquellas especies que tienen menor concentración de azúcares en las hojas durante el otoño-invierno tienen mayores diámetros del tallo y menor altura total. Es probable que las estrategias de adaptación varíen según la procedencia, siendo complejo delinear un comportamiento único por especie/ambiente. Concluyendo, se resalta la importancia del origen de las semillas en el momento de realizar un emprendimiento forestal. El material remanente en cada sitio y con mejor desarrollo es muy valioso y servirá como fuente para su posterior programa de domesticación para fines productivos y rescatar el material genético para la conservación.

Palabras clave: *Cedrela*, ensayos de procedencias, interacción genotipo x ambiente, plasticidad y crecimiento, estrés por bajas temperaturas.

ABSTRACT

Plasticity and tolerance of different species and provenances of the genus *Cedrela* to low temperatures

The genus *Cedrela* includes tropical and sub-tropical trees with high timber value for the market. In Argentina they can be found in the Tucumano-Oranense and Paranaense rainforest. Due to global climate change and biodiversity loss, the performance assessment the different provenances of *Cedrela fissilis*, *C. balansae*, *C. saltensis* and the natural hybrid between the latter, compared with commercial checks in different natural environments, provides basic information for sustainable production and conservation. This is mandatory in the 26.331 law of land classification. Species and provenances were compared in the nursery for tolerance to low temperatures by measuring concentration of simple soluble sugars and permeability membrane. In addition, the material was evaluated for three consecutive years under field trials located in ecologically contrasting areas under a BCA experimental design with 16 replications in single tree plots. A highly significant interaction at the level of species and provenances with respect to the test sites was detected. In general, the survival was strongly affected after the first winter, indicating a high sensitivity to low temperatures in the period of "establishment". The survival was higher at sites with greater absolute minimum temperature. The precipitations of the provenance have a significant effect on the studied variables. The results of nursery show that those species that have lower sugars concentration in the leaves during the autumn-winter have large stem diameters and low total height. The adaptation strategies vary according to the provenance of the plants, therefore it is complex to delineate a single species behavior under different environmental conditions. In summary, the importance of seed source in a forestry project is highlighted. The material remaining at each site and that achieved the highest development is very valuable and will serve as a source for further domestication programs for productive purposes and conservation.

Keywords: *Cedrela*, provenances trials, genetic by environment interaction, plasticity and growth, cold stress.

TABLA DE CONTENIDO

LISTA DE FIGURAS.....	8
LISTA DE TABLAS	9
LISTA DE ABREVIATURAS Y/O SÍMBOLOS.....	11
INTRODUCCIÓN.....	13
1.1 Bosques nativos de Argentina	15
1.2 Bosques húmedos sub-tropicales en Argentina	16
1.3 Género <i>Cedrela</i>	18
1.4 Importancia del ambiente en plantas leñosas	19
1.5 El estrés en las plantas. Definición y tipos	20
1.6 Costos y beneficios del estrés	22
1.7 El estrés debido a bajas temperaturas	22
1.8 Efecto de variables ambientales sobre la fenología de las especies del género <i>Cedrela</i> en Argentina	23
1.9 Aclimatación en las plantas leñosas. Etapas.	24
1.9.1 Consecuencias sobre la estabilidad de las membranas.....	26
1.9.2 Función de los azúcares en las plantas frente a una situación de estrés por bajas temperaturas	27
1.10 Fundamentación de la investigación	29
MATERIALES Y MÉTODOS.....	33
2.1 Material Vegetal	33
2.1.1 Características de los sitios de origen de las semillas de <i>Cedrela</i>	36
2.1.2 Producción de plantas en el vivero.....	38
2.2 Ensayos de vivero	39
2.2.1 Diseño experimental.....	40
2.2.2 Mediciones en vivero	41
2.2.3 Determinaciones Bioquímicas.....	42

2.2.4	Análisis estadístico del ensayo en vivero	45
2.3	Ensayos de campo	50
2.3.1	Descripción de los sitios de ensayo	50
2.3.2	Diseño experimental	54
2.3.3	Mediciones en los ensayos de campo	56
2.3.4	Análisis estadístico de los ensayos de campo	57
	RESULTADOS	60
3.1	Resultados de las mediciones de vivero a nivel de especies y poblaciones	60
3.1.1	Altura total y diámetro a la altura del cuello	60
3.1.2	Determinaciones bioquímicas	64
3.2	Resultados de las mediciones de campo	69
3.2.1	Supervivencia de especies y poblaciones en función del sitio para cada año	69
3.2.2	Altura total de las plantas	77
3.2.3	Análisis de interacción entre sitio y especie	88
3.2.4	Análisis de interacción entre temperatura mínima absoluta de cada sitio de plantación y supervivencia	90
3.2.5	Comparación de la altura y supervivencia de las plantas en los tres sitios de ensayo en el tercer año de medición	91
	DISCUSIÓN	95
	CONCLUSIONES	104
	BIBLIOGRAFÍA	106

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Mapa de ecoregiones forestales de la Argentina	16
Figura 2. Ubicación geográfica de las zonas de donde se extrajo las semillas.....	38
Figura 3. Altura total (a) y diámetro a la altura del cuello (DAC; b) promedio a los 70 días de germinadas en vivero de las diferentes especies del genero <i>Cedrela</i> estudiadas.	61
Figura 4. Valores promedios y error estándar de altura total (a) y diámetro a la altura del cuello (DAC; b) a los 70 días de vida para diferentes poblaciones de las especies de <i>Cedrela</i> (B: <i>C. balansae</i> ; H: híbridos; F: <i>C. fissilis</i> ; L: <i>C. angustifolia</i> ; S: <i>C. saltensis</i>).....	62
Figura 5. Valores medios y ajustados de Ln-IDT para cuatro valores de temperaturas mínimas para las diferentes especies de <i>Cedrela</i> estudiadas.....	66
Figura 6. Altura promedio total (cm) alcanzada por cada especie de <i>Cedrela</i> para los tres sitios estudiados (La Moraleja, La fronterita y El Siambón).....	90
Figura 7. Porcentaje de supervivencia en función de la temperatura mínima absoluta para diferentes especies del genero <i>Cedrela</i>	91

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Ubicación, altitud, temperaturas y precipitación media anual de las especies y poblaciones utilizadas.....	35
Tabla 2. Especies y poblaciones analizadas en el ensayo de vivero, con las determinaciones de altura total y diámetro a la altura del cuello (DAC), índice de daño tisular (IDT) y concentración de azúcares simples.....	40
Tabla 3: Características de los sitios donde se colocaron los ensayos.....	51
Tabla 4. Especies y poblaciones de plantas probadas en cada sitio de ensayo a campo	54
Tabla 5. Concentración de azúcares solubles simples (mg de glucosa+fructosa/g de hoja seca) y sus respectivos errores estándar para diferentes especies de <i>Cedrela</i> en dos momentos del año.....	64
Tabla 6. Concentración de azúcares solubles simples promedio (mg de glucosa+fructosa/g hojas secas) y sus respectivos errores estándar para diferentes poblaciones de <i>Cedrela</i> en dos momentos del año.....	65
Tabla 7. Valores promedios, error estándar y comparación de medias entre poblaciones de <i>Cedrela</i> para Ln-IDT en relación a la disminución de las temperaturas mínimas de cada muestreo.	67
Tabla 8. Valores promedios de supervivencia con sus errores estándar registrados en tres años consecutivos para diferentes especies de <i>Cedrela</i> en el sitio La Moraleja.	69
Tabla 9. Valores promedios de supervivencia con sus errores estándar registrados en tres años consecutivos para diferentes poblaciones de <i>Cedrela</i> en el sitio La Moraleja.....	71
Tabla 10. Valores promedios de supervivencia con sus errores estándar registrados en tres años consecutivos para diferentes especies de <i>Cedrela</i> en el sitio La Fronterita.	72
Tabla 11. Valores promedios de supervivencia con sus errores estándar registrados en tres años consecutivos para diferentes poblaciones de <i>Cedrela</i> en el sitio La Fronterita.	73
Tabla 12. Valores promedios de supervivencia con sus errores estándar registrados en tres años consecutivos para diferentes especies de <i>Cedrela</i> en el sitio El Siambón.	75

Tabla 13. Valores promedios de supervivencia con sus errores estándar registrados en tres años consecutivos para diferentes poblaciones de <i>Cedrela</i> en el sitio El Siambón.....	76
Tabla 14. Valores promedios de altura total (cm) con sus errores estándar registrados durante tres años consecutivos. Además, se presentan los valores de IAA e IMA para diferentes especies de <i>Cedrela</i> en el sitio La Moraleja.	78
Tabla 15. Valores promedios de altura total (cm) con sus errores estándar registrados en tres años consecutivos. Además, se presentan valores de IAA e IMA para diferentes poblaciones de <i>Cedrela</i> en el sitio La Moraleja.	80
Tabla 16. Valores promedios para la variable altura (cm) y su error estándar registrado en tres años consecutivos y valores de Incremento Anual de Altura (IAA) e Incremento Medio de Altura (IMA) para diferentes especies de <i>Cedrela</i> en el sitio La Fronterita.	81
Tabla 17. Valores promedios de altura total (cm) con sus errores estándar registrados en tres años consecutivos e IAA e IMA para diferentes poblaciones de <i>Cedrela</i> en el sitio La Fronterita.	83
Tabla 18. Valores promedios de altura total (cm) con sus errores estándar registrados en tres años consecutivos. Además, se presentan valores de IAA e IMA para diferentes especies de <i>Cedrela</i> en el sitio El Siambón.....	85
Tabla 19. Valores promedios de altura total (cm) con sus errores estándar registrados en tres años consecutivos. Además, se presentan valores de IAA e IMA para diferentes poblaciones de <i>Cedrela</i> en el sitio El Siambón.	87
Tabla 20: Altura total media (cm) alcanzada al tercer año por cada población anidada en especie ajustadas para cada sitio (La Moraleja, La Fronterita y El Siambón). Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$).	93
Tabla 21: Porcentaje de supervivencia de cada población población anidada en especie ajustadas para cada sitio (La Moraleja, La Fronterita y El Siambón) al cabo de tres años de plantación.	94

LISTA DE ABREVIATURAS Y/O SÍMBOLOS

ABA.....	Ácido Absícico
AFLP.....	Amplified Fragment Length Polymorphism
AIC.....	Akaike information criterion
BM.....	Bosque Montano
BCA.....	Bloques completamente aleatorizados.
cc.....	Centímetro cúbico
cm.....	Centímetro
CV.....	Coefficiente de Variación
DAC.....	Diámetro a la altura del cuello
DGC.....	Prueba de formación de grupos excluyentes
FAO.....	Food and Agriculture Organization
g	Gramo
ha.....	Hectárea
IAA.....	Incremento de Altura Anual
IDT.....	Índice de Daño Tisular
IMA.....	Incremento Medio de Altura
INTA.....	Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria
IPCC.....	Intergovernmental Panel on Climate Change
ITS.....	Internal Transcriber Spacer
IUCN.....	International Union for Conservation of Nature
K.....	Potasio
Kg.....	Kilogramos
Km.....	Kilómetros
L.....	Litro
Ln.....	Logaritmo natural
m.....	Metro
mg.....	Miligramo
mL.....	Mililitro

mm.....	Milímetro
M.s.n.m.....	Metros sobre el nivel del mar
N.....	Nitrógeno
NOA.....	Noroeste Argentino
P.....	Fósforo
pH.....	Potencial Hidrógeno
SM.....	Selva Montana
SP.....	Selva Paranaense
SPM.....	Selva Pedemontana
Ω	Conductividad

INTRODUCCIÓN

Recientes estudios realizados a partir de núcleos de hielo que abarcan muchos milenios permitieron llegar a la conclusión que las concentraciones atmosféricas mundiales de dióxido de carbono, metano y óxido nitroso han aumentado notablemente por efecto de las actividades humanas desde 1750. En los últimos 50 años este crecimiento fue del 70%, lo que permitió concluir que el calentamiento del sistema climático por acción del ser humano es inequívoco (Gallo, 2013; IPCC, 2007). Estos cambios están ejerciendo y ejercerán importantes efectos sobre el ambiente con variaciones drásticas de temperatura y humedad, ocurrencia de heladas a destiempo, desórdenes de las principales plagas, enfermedades que atacan a los cultivos, etc. (Régnière *et al.*, 2009). Por definición, un evento climático se considera extremo sólo si supera sustancialmente las capacidades de aclimatación normales de los organismos. Para entender mejor el impacto de los fenómenos climáticos extremos, además de las estadísticas climáticas, tenemos que evaluar cuál es el impacto de esos eventos en las plantas, ecosistemas y sus funciones (Gutschick y BassiriRad, 2003; Niu *et al.*, 2014; Smith, 2011).

Según algunas predicciones, si se considerara un aumento entre 1,5 y 2,5 °C de la temperatura media del planeta, el 30% de las especies actuales se extinguirían; y si el aumento excediese 3,5 °C las extinciones rondarían entre el 40-70%. Como se observa, los pronósticos para los próximos 100 años exceden estos límites (Gallo, 2013).

Esta situación, sumada al estado actual de deterioro de los recursos naturales como consecuencia de la actividad antrópica, plantea la necesidad de buscar en la naturaleza combinaciones genéticas capaces de adaptarse a nuevas situaciones, pero que al mismo tiempo mantengan su nivel productivo. Una estrategia válida para encontrar estas combinaciones genéticas consiste en realizar selecciones a nivel poblacional e individual y pruebas de plasticidad y tolerancia (Gallo, 2013).

Hasta hace un tiempo, las respuestas más importantes al cambio climático se enfocaban en la mitigación (minimizar las causas del calentamiento global del planeta) en vez de centrarse en la adaptación (incrementar en los sistemas naturales su resistencia frente a los efectos adversos del cambio climático). No obstante, puesto que actualmente se reconoce que cierto grado del cambio climático es inevitable, la adaptación está adquiriendo importancia en el ámbito de las políticas internacionales (Locatelli *et al.*, 2009). Expertos del Panel Intergubernamental sobre el Cambio Climático definen la adaptación al cambio climático como un “ajuste de los sistemas naturales o humanos en respuesta a estímulos climáticos reales o esperados, o a sus efectos, que atenúa los efectos perjudiciales o explota las oportunidades beneficiosas”. Tanto la adaptación como la mitigación del cambio climático son complementarias y están estrechamente vinculadas (Seppala *et al.*, 2009).

La diversidad genética es lo que asegura hasta cierto punto que esa adaptación a las nuevas condiciones sea posible (Alberto *et al.*, 2013). Las especies se pueden adaptar al cambio climático mediante la **plasticidad fenotípica** (modificación del fenotipo sin modificación del genotipo), **adaptación** (cambio de las frecuencias génicas) o **migración** a lugares idóneos (Locatelli *et al.*, 2009).

Ante esta situación de escenarios cambiantes, toda estrategia de intervención de bosques y plantaciones de especies longevas como las leñosas, tendientes a asegurar el mantenimiento de sus funciones ambientales y productivas, necesita ser abordada desde el punto de vista de la plasticidad y la adaptación de dichas especies. En este marco, el monitoreo de los factores climáticos relacionados al desarrollo natural de las especies nativas y la identificación de zonas con aptitud bio-ecológica para su desarrollo, son determinantes para la elección de modelos y sistemas para la producción forestal.

Por todo esto es donde radica la importancia el presente trabajo de investigación, brindando información básica para la domesticación de especies del género *Cedrela*, las cuales se encuentran en los bosques húmedos sub-tropicales de Argentina.

1.1 Bosques nativos de Argentina

La primera información confiable sobre la superficie efectiva de bosque de la República Argentina corresponde al Censo Nacional Agropecuario del año 1937 que indica una superficie de 37.535.306 ha de bosques nativos para ese año. A partir de entonces, las estimaciones realizadas muestran una disminución (17%) de la superficie boscosa (Brown, 2009).

Esta merma es desigual en las diferentes provincias. Hoy la Argentina presenta una superficie aproximada de 31 millones de hectáreas de bosques nativos distribuidos mayormente en seis ecorregiones (Bosques Patagónicos, Chaco Seco, Chaco Húmedo, Espinal, Yungas y Selva Paranaense), cada una con características ecológicas, productivas y sociales muy disímiles (Figura 1).

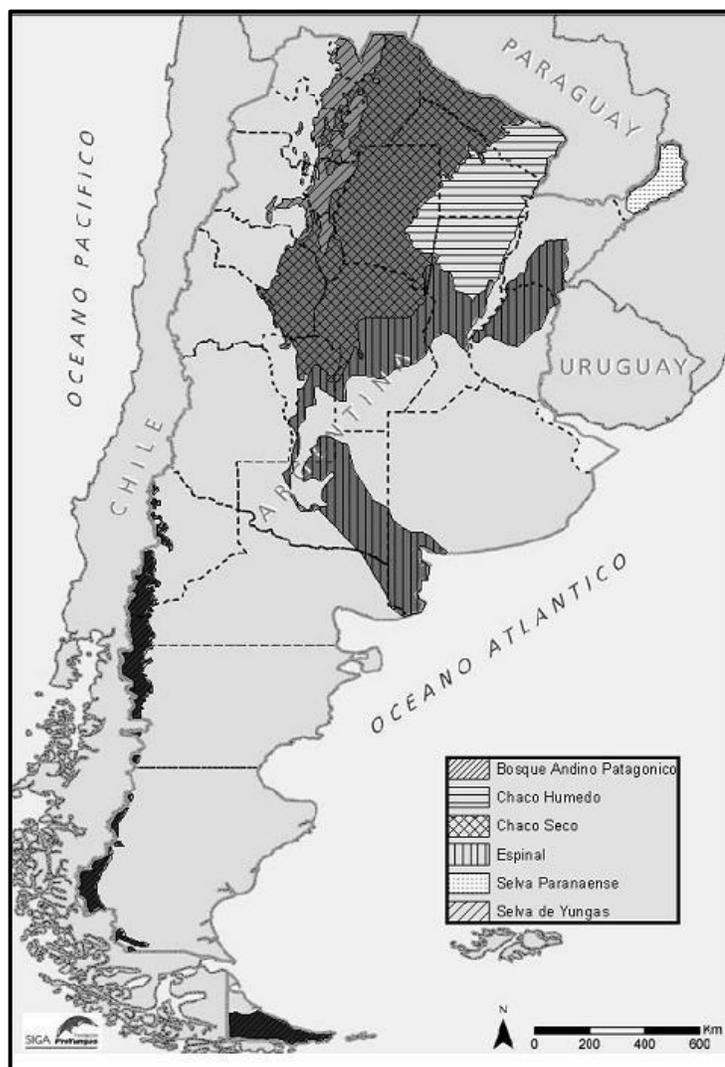


Figura 1. Mapa de ecoregiones forestales de la Argentina

1.2 Bosques húmedos sub-tropicales en Argentina

La Selva Paranaense y Yungas pertenecen a los bosques húmedos sub-tropicales. Son dos áreas separadas entre sí por la gran planicie de bosques xerófilos chaqueños, entre las latitudes 23° y 29°S (Cabrera, 1976).

La región del Bosque Atlántico del Alto Paraná, se extiende por el extremo sur de Brasil,

el este del Paraguay y el extremo nordeste de la Argentina, en donde se la conoce con la denominación de Selva Misionera o Selva Paranaense (SP). La temperatura media anual es de 21°C y la precipitación promedio anual es de 2000 mm. La vegetación dominante está formada por diferentes estratos arbóreos con numerosas epífitas y lianas (Cabrera, 1976).

La gran diversidad biológica, la presencia de numerosas especies endémicas y la complejidad estructural y funcional que presenta, hacen que este ecosistema sea catalogado mundialmente como prioritario para la conservación (Di Bitetti *et al.*, 2003; Myers *et al.*, 2000).

Esta selva, proveedora de importantes recursos forestales, ha sido muy presionada por su reemplazo en el pasado por plantaciones forestales monoespecíficas de rápido crecimiento y la expansión de cultivos como la yerba mate, tabaco y té. De hecho, prácticamente el 90% de su superficie original fue reemplazada por cultivos extensivos, particularmente en Brasil y Paraguay. En Argentina aun hoy persiste una importante superficie que sobrepasa el millón de hectáreas (Brown, 2009).

A su vez, en el Noroeste de Argentina (NOA) se encuentra la Selva Tucumano-Oranense o “Yungas” que incluye las sierras sub-andinas de Jujuy, Salta, Tucumán y norte de Catamarca, ocupando una superficie de 5 millones de hectáreas. La misma presenta una longitud de 700 km en sentido Norte-Sur y menos de 100 km de ancho, en un rango altitudinal de 400 a 3000 m.s.n.m. (Brown y Kappelle, 2001).

Este fuerte gradiente altitudinal y su gran extensión longitudinal, le confiere un importante recambio ambiental y específico, con especies adaptadas a las más diversas condiciones ecológicas. Así, la vegetación de las Yungas se organiza en pisos o franjas de vegetación de características fisonómicas y florísticas bien diferenciables (Brown *et al.* 2007). Dentro de estos ambientes se pueden distinguir tres unidades principales: 1) Selva Pedemontana (SPM) que ocupa los sectores entre los 400 y 700 m.s.n.m., precipitación media desde 700 a 1000

mm y una temperatura media anual de 22 °C, abarcando el pedemonte y las serranías de escasa altitud, 2) Selva Montana (SM) que ocupa las laderas montañosas entre los 700 y 1500 m.s.n.m., precipitación media de 2000 mm y una temperatura media anual de 20 °C, representando la franja altitudinal de máximas precipitaciones pluviales, y 3) Bosque Montano (BM) que representa el piso ecológico de los bosques nublados propiamente dichos, entre los 1500 y 3000 m.s.n.m., mayores precipitaciones que en los otros pisos altitudinales y una temperatura media anual de 15 °C (Brown y Malizia, 2004).

Ambos núcleos selváticos (Selva Paranaense y Yungas) presentan en Argentina una superficie aproximada al 2% del territorio continental pero albergan más del 50% de la biodiversidad total del país (Brown *et al.*, 2002). Sin embargo, están siendo sometidos a procesos muy severos de degradación, con tasas anuales de deforestación del orden de -0,32 y -1,33% en las Yungas y Selva Paranaense, respectivamente (Vallejos y Schnake, 2008). Un número considerable de estas especies nativas, que se encuentran en estado “vulnerable” o “en peligro” para la International Unión for Conservation of Nature (IUCN), son de alto valor comercial en el mercado local, regional, nacional e internacional. Un caso destacado dentro de estas especies son las pertenecientes al género *Cedrela*, cuya excelente calidad de madera motivó una intensa explotación selectiva desde la época de la colonia (Minetti, 2006). Este hecho, sumado al avance de la frontera agropecuaria y a la exploración de hidrocarburos, produjo una gran retracción y fragmentación de sus poblaciones (Soldati *et al.*, 2013).

1.3 Género *Cedrela*

Cedrela pertenece a la familia Meliaceae sub-familia Swietenioideae, se caracteriza por incluir especies de árboles tropicales y sub-tropicales con madera de alto valor. En el NOA este género se ubica en las Yungas representado por las especies *C. angustifolia* Sessé y Moc. ex DC. en el BM, *C. balansae* C. DC. en la SPM y *C. saltensis* en la SM (Zapater *et al.*, 2004), mientras que en el NEA se encuentra *C. fissilis* Vell. en la SP (Pennington y Styles, 1975; Pennington y Muellner, 2010).

Por otro lado, se sabe que la hibridación natural entre especies forestales estrechamente relacionadas es común y se documentó en varios géneros de importancia económica, como por ejemplo *Quercus*, *Eucalipto*, *Nothofagus*; *Prosopis* y *Populus* (DiFazio *et al.* 2011; Potts y Wiltshire, 1997; Stecconi *et al.* 2004; Vega y Hernández, 2005; Whittemore y Schaal, 1991). En el caso de Las Yungas, los patrones latitudinales y altitudinales de distribución con zonas de transición generan un gradiente ambiental donde las especies cohabitan. Esto puede tener especial interés para las especies de *Cedrela* donde se observó que *C. saltensis* tiene una distribución en altitud que es intermedia entre *C. angustifolia* y *C. balansae*. Inza *et al.*, (2012) y Soldati (2010), determinaron los patrones espaciales de diversidad genética, la estructura genética y las relaciones dentro de cada uno de ellos para *C. angustifolia* y *C. balansae*. Sin embargo un estudio posterior, donde incluyó a *C. saltensis* proporcionó evidencia molecular sobre la existencia de hibridación natural entre estas especies (Zelener Noga, com. pers.)¹. En este estudio, varios de los individuos que habían sido muestreados como especies puras resultaron ser híbridos naturales, conformando poblaciones con cruza y retrocruza interespecíficas, por lo cual se estudiaron de forma separada.

1.4 Importancia del ambiente en plantas leñosas

Como se expresó anteriormente, la adaptación es un mecanismo que permite a aquellas especies que presentan una gran variación genética, una rápida propagación en una diversidad de entornos (Sexton *et al.*, 2002).

Las especies vegetales normalmente se encuentran adaptadas al clima local de donde proceden, generando ecotipos o procedencias. Precisamente, el término “procedencia” denota la fuente geográfica de la semilla, material vegetal o plantas. En este marco, el estudio de la respuesta de las plantas al ambiente es de gran importancia cuando las mismas son movidas desde su lugar de origen hacia nuevas áreas.

¹ Noga Zelener: 2013. Investigadora del Instituto de Recursos Biológicos de INTA Castelar (Buenos Aires)

La Plasticidad fenotípica y la diferenciación ecotípica son características muy difundidas en plantas con un amplio rango de distribución. Estas estrategias no son mutuamente excluyentes y se sugieren como factores claves en los procesos de naturalización y posterior colonización, como es el caso de muchas especies forestales (Bazzaz, 1996; Geng *et al.*, 2007; Gianoli, 2004; Maron *et al.*, 2004; Richards *et al.*, 2006; Sexton *et al.*, 2002; Sultan, 2003, 2000). Algunos estudios indican que la plasticidad fenotípica podría, inicialmente, permitir a muchas especies naturalizarse en un rango de ambientes heterogéneos (Sexton *et al.*, 2002), y una vez que esto sucede, la recombinación genética de los fenotipos heredables podría responder a la presión de selección local formando genotipos de mayor aptitud biológica (Ellstrand y Schierenbeck, 2000).

Es sabido que la temperatura ambiental varía en escalas de tiempo y espacio, desde unas pocas horas a cambios climáticos de largo plazo, por lo que se espera que el cambio climático afecte la distribución de los tipos de bosques y las especies de árboles (Seppala *et al.*, 2009). Las nuevas evidencias indican que las especies exhiben considerable plasticidad en sus respuestas a los cambios de temperatura, dependiendo de su severidad y duración (Johnston y Bennett, 2008). Esta plasticidad es evidente fenotípicamente en organismos individuales y genotípicamente en poblaciones y especies durante la adaptación evolutiva a diversos ambientes térmicos. La estrecha dependencia térmica en la velocidad de los procesos biológicos de un organismo puede ser modificada y algunas veces aminorada por la aclimatación en períodos de semanas o meses a diferentes temperaturas. En períodos prolongados de tiempo (procesos evolutivos), las poblaciones pueden adaptarse genéticamente a medida que su ambiente térmico cambia, debido a migraciones o a cambios climáticos (Johnston y Bennett, 2008; Nespolo, 2000).

1.5 El estrés en las plantas. Definición y tipos

Todos los organismos vivos, donde sea que ellos se desarrollen, están sujetos a una gran variedad de **factores de estrés** medioambiental tendientes a restringir sus oportunidades de

supervivencia y desarrollo. (Schulze *et al.*, 2005). Las diferentes especies o variedades difieren en sus requerimientos óptimos para el desarrollo y por tanto en su susceptibilidad a un determinado estrés (Hsiao, 1973; Levitt, 1980).

El término estrés en el marco de la fisiología vegetal “refleja la magnitud de presión ambiental que fuerza al cambio en la fisiología de una planta”. Levitt (1980;citado de Tambussi 2004) lo definió como “cualquier factor ambiental potencialmente desfavorable para los organismos vivos”.

Si la intensidad y la duración de los agentes estresantes no son demasiado altas o largas, las plantas se ajustarán ellas mismas dentro del rango impuesto por los mínimos y máximos de resistencia. En tales casos las plantas estarán bajo tensión, pero no habrá síntomas detectables de daño (Lichtenthaler, 2003). Pero si los límites de la tolerancia son excedidos y se sobrepasa la capacidad adaptativa, el resultado puede ser el daño permanente o incluso la muerte de tejidos o de la planta (Sakai y Larcher 1987).

Hay períodos o etapas del desarrollo, como el estadio de plántula, donde las especies pueden ser particularmente sensibles (o insensibles) a un agente estresante determinado (Valladares *et al.*, 2004). Además, los mecanismos de resistencia pueden involucrar estrategias que comprendan a la planta en su totalidad, partes de la misma e incluso, sólo un nivel celular o bioquímico (Varela, 2010).

En general los factores de estrés usualmente actúan de manera simultánea y se clasifican en físicos, químicos y bióticos (vivos), agrupándose los primeros dos bajo el término de abióticos (no vivos). Dentro de los agentes abióticos, **la temperatura** es uno de los factores ambientales que regula y limita la distribución y crecimiento de las plantas leñosas en la naturaleza (Grace, 1987, 1988; Junntila, 1989; Kozlowski y Pallardy, 2002; Rehfeldt y Jaquish, 2010; Woodward y Williams, 1987).

1.6 Costos y beneficios del estrés

Ningún lugar está totalmente libre de factores de estrés: un estrés moderado debe considerarse como una parte normal de la vida de una planta y no como un estado excepcional (Larcher, 2003).

Los agentes estresantes, además de afectar al individuo, promueven el desarrollo de genotipos adaptados a condiciones ambientales determinadas, como se observa claramente a lo largo de los gradientes de estrés en la naturaleza (Larcher, 2003).

A menudo, en las poblaciones naturales expuestas a algún factor de estrés ambiental durante un amplio rango de tiempo, la resistencia es adquirida a costa de la producción de biomasa, crecimiento y eficiencia reproductiva (Larcher, 2003).

1.7 El estrés debido a bajas temperaturas

Según datos de la FAO (2002), solo el 11% de la superficie de la tierra es cultivada por el hombre. La mayor parte del otro 89% son áreas protegidas o son sitios demasiado fríos, calientes, secos, salinos, rocosos o muy empinados. De estos, la sequía y las bajas temperaturas se reconocen como los dos factores más importantes que limitan la distribución de las plantas. Los daños por congelamiento de la vegetación nativa y de plantas cultivadas es un problema de gran importancia económica, incluso en las regiones subtropicales (Weiser, 1970).

El término ‘bajas temperaturas’ es arbitrario, y se utiliza para designar aquellas temperaturas por encima (‘chilling’) o por debajo de 0 °C (‘freezing’) que causan algún tipo de daño a las plantas (Tambussi, 2004). En adelante, el concepto de estrés por bajas temperaturas se referirá al estrés causado por temperaturas que pueden estar entre 0 y aproximadamente 15 °C.

Cuando plantas que normalmente crecen a temperaturas de 20 a 35 °C son llevadas a zonas con temperaturas de 10 a 15 °C se produce lo que se conoce como daño por enfriamiento o daño por frío: el crecimiento se ralentiza, aparecen decoloraciones o lesiones foliares y las hojas parecen empapadas, como si hubieran estado sumergidas en agua durante mucho tiempo. Si las raíces se enfrían, las plantas pueden marchitarse. Por otro lado, cuando la temperatura es inferior al punto de congelación del agua, se produce daño por congelación (Taiz y Zeiger, 2006).

1.8 Efecto de variables ambientales sobre la fenología de las especies del género *Cedrela* en Argentina

En los climas templados la secuencia anual de fenofases de las plantas leñosas está claramente relacionada con la estacionalidad del clima, principalmente con la variación de temperatura y fotoperiodo. Existen especies caducifolias o deciduas (que pierden las hojas por más de tres meses al año), especies semicaducifolias (pierden las hojas por uno a dos meses o parcialmente) y especies perennifolias o siempre-verdes (conservan hojas durante todo el año) (Brown y Pacheco, 2006).

En ambientes estacionales donde hay una estación de estrés por déficit hídrico o bajas temperaturas, los árboles pierden parcialmente el follaje. En ambientes no estacionales, los árboles pueden retener el follaje maduro hasta la aparición de hojas nuevas, de modo de conservar el tejido fotosintético durante todo el año. Sin embargo, si se considera que la fenología de las plantas es una respuesta plástica en un ambiente heterogéneo (espacial o temporalmente), algunos individuos de una población pueden comportarse de forma distinta, con respuestas fenológicas dependientes de las condiciones ambientales particulares (Brown y Pacheco, 2006).

En el caso particular de las Selvas Subtropicales de Montaña del Noroeste de Argentina o Yungas, se identifican pisos altitudinales con características ambientales contrastantes

(Brown y Pacheco, 2006). Las especies de la SPM están sometidas a temperaturas más altas y a un déficit hídrico durante el invierno, lo que lleva a que el 60% de las especies sean caducifolias, evitando de esta forma la elevada demanda evapotranspirativa y las bajas temperaturas de esa época del año. En la SM solo el 20% de las especies son caducifolias durante el invierno. Esto se debe a que la demanda evotranspirativa durante el invierno es menor debido a la presencia de neblinas. Sin embargo, en este ambiente el estrés de invierno no es debido al déficit hídrico, sino a las bajas temperaturas ya que son frecuentes las heladas y las nevadas. Así, en el piso más alto de los BM, más del 80% de las especies son caducifolias o semicaducifolias.

Las diferentes especies pertenecientes al género *Cedrela*, presentan un amplio rango de distribución que ocurre en más de un piso altitudinal, por lo tanto podrían tener comportamientos fenológicos diferentes de acuerdo a su ubicación en el gradiente. Por ejemplo *C. balsanae* y *C. angustifolia*, se comportan como especies caducifolias o semicaducifolias con pérdida del follaje maduro y senescente durante tres o dos meses en la estación del invierno, dependiendo del piso altitudinal que se analice. La senescencia probablemente sea una consecuencia de la combinación entre el aumento en la edad foliar y disminución del fotoperiodo, más que en respuesta al déficit hídrico (Brown y Pacheco, 2006).

Pinheiro *et al.*, (1990) cita a *Cedrela fissilis* como una especie caducifolia en su área de origen (SP) donde se registró la caída total del follaje desde el mes de Abril hasta el mes de Agosto. Sin embargo Zapater *et al.*, (2004) observaron que al ser cultivada en el noroeste de la Argentina mantiene el follaje en el invierno.

1.9 Aclimatación en las plantas leñosas. Etapas.

Durante siglos, el hombre se ha sorprendido sobre cómo es que los árboles y arbustos de las zonas templadas sobreviven a los inviernos produciendo hojas y flores en la primavera

(Weiser, 1970). Durante el otoño, existen una serie de sucesos claves que hacen que sean capaces de tolerar las bajas temperaturas del invierno. A esto se denomina “aclimatación”.

La aclimatación al frío en las plantas leñosas, asociada a la dormancia invernal, se desarrolla en dos etapas secuenciales: la primera es inducida por el acortamiento del fotoperiodo, y la segunda requiere una disminución de las temperaturas (Gómez *et al.*, 2005).

La primera etapa de la aclimatación resulta del acortamiento de los días, o sea del efecto del fotoperiodo. El comienzo de esta etapa se lleva a cabo cuando los días son relativamente calientes y cuando las hojas aún están presentes en la planta. El acortamiento de los días probablemente funciona como un sistema de señalización temprana y se cree que el ABA participa como molécula señal traslocando la señal a toda la planta. Este primer estado de aclimatación al parecer involucra dos eventos diferentes: 1) Cese del crecimiento y 2) inicio de los cambios metabólicos, los cuales facilitan la respuesta de la planta durante la segunda fase de la aclimatación. (Weiser, 1970).

La segunda etapa del proceso de aclimatación es inducida por las bajas temperaturas e involucra la culminación de los cambios metabólicos ocurridos en la primera etapa y la reorientación de macromoléculas hacia formas estables.

Muchos de los estudios sobre los cambios en el metabolismo se focalizaron en la primera etapa de la aclimatación; sin embargo muchos de ellos también suceden en la segunda etapa. En el transcurso de todo este proceso se pueden destacar diversas respuestas moleculares, por ejemplo, la inducción de proteínas protectoras, cambios en el contenido total de proteínas, instauración de lípidos, translocación del promotor de la aclimatación (ABA), cambios en el metabolismo de los glúcidos y la alteración en el funcionamiento del reloj circadiano (Burke *et al.*, 1976; Gusta *et al.*, 2005; Weiser, 1970).

La aclimatación está íntimamente asociada a la dormancia invernal ya que cuando finalizan las dos etapas de la aclimatación durante el otoño, la planta entra a un período de máxima resistencia al estrés denominada dormancia invernal (Vargas-Hernández y Viveros-viveros, 2007).

1.9.1 Consecuencias sobre la estabilidad de las membranas

Las membranas vegetales están formadas por una bicapa lipídica en la cual se encuentran embebidas proteínas y esteroides. Las propiedades físicas de los lípidos influyen notablemente en las actividades de las proteínas integrales de membrana (Taiz y Zeiger, 2006) y la misma se ve afectada de forma directa cuando son expuestas a bajas temperaturas, alterando principalmente la fluidez de la membrana. La mantención de la fluidez es fundamental para el funcionamiento apropiado de los sistemas de transporte y enzimáticos localizados en la membrana, de manera que funcione como una barrera física que impida el paso libre de los componentes celulares.

Cuando las hojas de las plantas son expuestas a bajas temperaturas muestran: 1) Inhibición de la fotosíntesis (membrana del cloroplasto), 2) Menores tasas respiratorias (membrana de la mitocondria), 3) Translocación lenta de carbohidratos, 4) Inhibición de la síntesis de proteínas, 5) Incremento en la degradación de proteínas existentes, 6) Aumento en la permeabilidad de solutos (Taiz y Zeiger, 2006).

Las células vegetales de las plantas resistentes al frío han desarrollado mecanismos de ajuste a la temperatura mediante cambios en la fluidez de las membranas. Por ejemplo, suelen tener una proporción más elevada de ácidos grasos insaturados que las plantas sensibles al frío, por un aumento de la actividad desaturasa durante el proceso de aclimatación. De esta forma se reduce la temperatura a la cual los lípidos de membranas empiezan a cambiar gradualmente de la fase fluida a la semicristalina y permite a las membranas mantener la fluidez a

bajas temperaturas. Así, la desaturación de ácidos grasos proporciona protección contra el daño por enfriamiento. (Taiz y Zeiger, 2006).

Sin embargo, un descenso moderadamente rápido de la temperatura, no permite una adaptación de la composición lipídica de las membranas a la nueva situación, con lo que éstas se hacen más cristalinas, menos fluidas, con todas las consecuencias funcionales que lleva consigo (Lallana, 2004). Cuando esto sucede, se forman cristales de hielo, incluso dentro de la célula (citoplasma), cuyo crecimiento rompe la subestructura celular, las membranas y la conformación de muchas proteínas. La célula muere por la pérdida de componentes a través de las membranas rotas y por la pérdida de funcionamiento de sus proteínas.

El daño inducido por bajas temperaturas varía ampliamente según las especies. En general, plantas de origen tropical o subtropical presentan susceptibilidad al estrés por frío y pueden morir o ser dañadas de gravedad por exposición a temperaturas relativamente bajas, sin llegar al punto de congelación. En tanto que otros cultivos originarios de climas templados, muestran menor sensibilidad a este tipo de estrés (Pérez García y Martínez-Laborde, 1994).

1.9.2 Función de los azúcares en las plantas frente a una situación de estrés por bajas temperaturas

Los carbohidratos son la principal fuente de energía para los cambios metabólicos que ocurren durante el período de reposo y durante la brotación y la floración de primavera (Flore y Layne, 1996; Sherson *et al.*, 2003). Además, son importantes como moléculas de señalización implicadas en muchos procesos en el ciclo de vida de las plantas (Gibson, 2000; Sheen *et al.*, 1999; Smeekens, 2000).

Durante mucho tiempo se ha establecido que los azúcares, predominantemente sacarosa, están íntimamente involucrados en la tolerancia a la congelación (Levitt, 1980).

Son numerosos los estudios que han demostrado que existen cambios cuantitativos y cualitativos en el contenido de disacáridos libres en plantas expuestas a bajas temperaturas. Estos cambios tienen fluctuaciones estacionales y dependen también del órgano de la planta que se trate.

Tumanov (1979) reportó que la tolerancia de las plantas al frío depende del equilibrio de los principales procesos metabólicos a bajas temperaturas, en especial el metabolismo de los hidratos de carbono. Una de las respuestas de protección es la acumulación de hidratos de carbono solubles (sacarosa, glucosa, fructosa, rafinosa, estaquiosa, fructanos y oligosacáridos) en el agua intracelular (Murelli *et al.*, 1995; Zabotin *et al.*, 1998; Zabolina *et al.*, 1998). El mecanismo protector de los hidratos de carbono solubles podría estar relacionado con la acción 1) crioprotectora del sistema de membranas celulares, 2) metabólica como fuente de energía y precursor de compuestos protectores, 3) osmótica para disminuir la formación de hielo intracelular, y 4) acumulativa para el rebrote de las hojas en primavera (Klimov *et al.*, 2002).

El líquido apoplástico de plantas contiene niveles insignificantes de solutos, como ser sacarosa, sin embargo cuando las plantas se congelan lentamente, solutos del simplasto se acumulan en el apoplasto para actuar como crioprotectores (Olien, 1984). Estos solutos interactúan con el hielo extracelular para prevenir las adherencias a la membrana plasmática o moderar la tasa de crecimiento del hielo (Reaney y Gusta, 1999). Livingston y Henson (1998) también informaron que los azúcares y fructanos apoplásticos aumentaron en la segunda fase de aclimatación al frío. Robertson *et al.*, (1994) sugirieron que una proteína sensible a ABA en la membrana plasmática se une a los azúcares y que esta combinación confiere estabilidad o protege la membrana plasmática de la deshidratación por congelación inducida. (Gusta *et al.*, 2005).

Varios autores coinciden en que la sacarosa es el azúcar libre que más se acumula en los tejidos, además de pequeñas concentraciones de glucosa y fructosa (Harrington *et al.*, 1989; Renaud y Mauffette, 1991; Richburg, 2005; Zasada *et al.*, 1994). La mayor parte de estos azú-

cares se encuentran inicialmente como polímeros, por ejemplo glucanos y fructanos. Ante una situación de estrés pasan a sus formas monoméricas y una vez que el estrés desaparece pueden ser re-polimerizados. Este proceso facilita el ajuste osmótico rápido y reversible.

Hay que ser muy cuidadoso cuando se trata de extrapolar los resultados de una investigación más allá de las condiciones que generaron los datos. Por esto, tratar de establecer relaciones entre los procesos observados en plantas aclimatadas en un ambiente controlado con plantas aclimatadas en condiciones de campo puede resultar muy confuso y ser mal interpretado (Gusta *et al.*, 2005).

1.10 Fundamentación de la investigación

La competencia por el uso del suelo es cada vez mayor, lo cual está llevando a las operaciones forestales de los lugares más productivos a áreas que habían sido consideradas inútiles para la producción de madera. Por esto, se necesitan con urgencia grandes cantidades de semillas genéticamente mejoradas para sembrarlas en las vastas áreas forestales que, por lo general, son marginales o sub-marginales para la producción económica forestal y agrícola (Zobel y Talbert, 1988).

Estudios recientes indican que los árboles forestales presentan la mayor variabilidad de todas las plantas. Es de esperar que tengan una gran tolerancia a plagas y condiciones adversas, puesto que un árbol es perenne y debe sobrevivir durante muchos años, además de reproducirse bajo diferentes condiciones de crecimiento (Zobel y Talbert, 1988).

Las diferencias entre los árboles están asociadas con la variación de las condiciones del medio ambiente a través del rango de distribución de la especie, lo que produce plantas genéticamente variables. De este modo, individuos de la misma especie creciendo en condiciones ambientales distintas, pueden desarrollar diferentes hábitos de adaptación.

Esta variabilidad dentro de una especie es exhibida como caracteres morfológicos o genéticos expresados en diferencias existentes entre tamaño de árbol, en corteza, hojas, frutos, o bien el grado de coloración en las hojas jóvenes, yemas, etc. (Valera y Garzón Rincón, 2008).

La determinación de la variabilidad presente dentro de una especie es una tarea ardua que debe realizarse cuidadosamente y el método de muestreo anidado es el más utilizado con este fin (Zobel y Talbert, 1988).

Las especies del género *Cedrela* son muy importantes tanto económicamente como ecológicamente. Se encuentran dentro de las especies maderables más codiciadas y de mayor valor en el mercado, a la vez que cumplen una función esencial en la dinámica de regeneración natural de las selvas, dadas sus características claro-dependientes (Brown *et al.*, 2002).

A partir de la década del 60, comienza a verificarse una creciente y preocupante disminución de la abundancia y distribución de los cedros. Esto se debió a una extracción no sustentable de la madera, talas rasas para la agricultura, ganadería extensiva en remanentes de selva y a una falta de política efectiva de reforestación y conservación, pese a las tempranas alertas sobre la necesidad de ejecutar planes de manejo forestal (Overgaard, 1975).

La tala selectiva que sufrieron los cedros en selvas subtropicales, llevó a estas especies a una situación crítica, que difícilmente pueda revertirse. La intensidad de las explotaciones, los escasos conocimientos técnicos silvícolas, el ineficiente control de los organismos con competencia sobre los bosques y la poca transparencia del mercado forestal de maderas nativas en la región, son condicionantes del actual estado de conservación de las poblaciones remanentes de cedro. Sin embargo, si bien hay citas de mediados del siglo XX a la fecha sobre el agotamiento o devastación de la selva y bosques con cedros, existen todavía cedrales con ejemplares con porte forestal de las distintas especies en sitios de difícil acceso o en reservas provinciales y Parques Nacionales (Minetti, 2006).

Dentro de ese contexto es que radica la importancia de este trabajo de tesis, ya que el material vegetal utilizado proviene de muchas de estas poblaciones naturales, que al ser probados bajo diferentes condiciones ambientales, podrían contribuir en parte en el proceso de domesticación de las especies de *Cedrela*. Se logra así responder a una demanda creciente por parte del sector forestal productivo, disminuyendo al mismo tiempo la presión sobre el bosque nativo.

De acuerdo con los mapas de ordenamiento de bosques realizados en las regiones de selvas por las respectivas provincias, actualmente entre el NOA (Salta, Jujuy y Tucumán) y Misiones, existirían alrededor de un millón y medio de hectáreas con aptitud para la producción sustentable con especies de maderas nobles. Este hecho genera una gran oportunidad para aplicar el sistema de enriquecimiento con especies de alto valor en áreas degradadas en “Zonas Amarillas” donde actualmente no está permitido el desmonte ni el cambio de uso de la tierra (Fornes, 2012).

A partir de los ensayos planteados en la presente investigación y con los resultados que se obtengan de ella, se podría considerar el material seleccionado de especies del género *Cedrela*, para planes de reforestación y restauración ecológica de miles de hectáreas de bosques nativos degradados, posibilitando en el futuro ofrecer al mercado de maderas nativas productos de las mismas especies pero provenientes de cultivo.

HIPÓTESIS

Existe variabilidad genética en la adaptación, plasticidad y tolerancia a bajas temperaturas a nivel de especies y procedencias de *Cedrela* para ser utilizados en producción sustentable y/o restauración ecosistémica.

OBJETIVOS

- 1) Comparar el comportamiento de las distintas especies y procedencias del género *Cedrela* en condiciones de vivero en términos de supervivencia y crecimiento.
- 2) Evaluar el comportamiento en términos de supervivencia y crecimiento de las distintas especies y procedencias de *Cedrela* en ensayos de campo ubicados en red en zonas ecológicamente contrastantes.
- 3) Estimar la interacción Genotipo x Ambiente para diferentes especies del género *Cedrela*.
- 4) Estudiar la variabilidad en cuanto a la tolerancia a las bajas temperaturas existente entre y dentro de las diferentes especies y procedencias de *Cedrela*.

MATERIALES Y MÉTODOS

2.1 Material Vegetal

Los plantines se obtuvieron en el vivero de la Estación Experimental Agropecuaria Famaillá del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA Famaillá), a partir de árboles fenotípicamente superiores (árboles madre) ubicados en poblaciones naturales de *Cedrela fissilis*, *C. balansae*, *C. saltensis*, y de zonas híbridas localizadas entre los 750 y 950 m de altitud de las localidades de Calilegua (Jujuy), San Andrés (Salta) y Pintascayo (Salta) (Fig. 2).

La selección de los árboles que conformaron la población base de mejora se realizó en base a criterios sanitarios y productivos. Así, árboles con sintomatología de alguna enfermedad fueron excluidos y sólo se consideraron aquellos con buena forma en cuanto a rectitud y con una longitud de fuste superior a 7 m. De esta forma, nos asegurarnos indirectamente que tales ejemplares escaparon al ataque de la plaga *H. grandella* en los primeros años de vida. La distancia entre los árboles seleccionados dentro de cada población debía superar los 100 m para intentar minimizar las relaciones de parentesco cercanas (Gillies *et al.*, 1999; Lowe *et al.*, 2003).

Dado que *C. angustifolia* (ex *Cedrela lilloi*) presenta ciclos muy largos de ausencia de producción de frutos (Aschero, 2006) se cosecharon pocos individuos y se juntaron todas estas semillas en un grupo al cual se lo denominó Colecta_masal_L. A modo de testigos comparativos, se utilizaron semillas de especies de las familia Meliaceae que se suelen utilizar como sustitutos de las especies encontradas en nuestro mercado nacional (*Toona ciliata*) o son representativas del género por su amplia distribución en Meso y Sud América (*Cedrela odorata*).

Mediante el uso de marcadores moleculares, combinando ITS (Internal Transcriber Spacer) y AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism) (Zelener 2013, com. pers.)², se identificaron los individuos híbridos entre *C. balansae* y *C. saltensis* dentro de una misma población.

En la Tabla 1 se describen las características de los lugares de donde proceden las semillas de las diferentes especies.

El Centro de Conservación de Plantas de los Estados Unidos, sugiere que para cada especie se debe muestrear entre 10 y 50 plantas (familias) por población (procedencia), y entre 5 o más procedencias por hábitat o ecorregión (Volis y Blecher, 2010). Sin embargo, el número de procedencias depende del área de dispersión natural de la especie, el cual es reducido para las especies involucradas en el presente trabajo. En este caso el número de familias es variable, aunque superan en general las 10 por procedencia. Las familias están anidadas en una categoría superior que es la población, ésta es una combinación entre el origen geográfico de la semilla (procedencia) con la especie de los arboles progenitores (árboles madre).

² Noga Zelener: 2013. Investigadora del Instituto de Recursos Biológicos de INTA Castelar (Buenos Aires)

Tabla 1. Ubicación, altitud, temperaturas y precipitación media anual de las especies y poblaciones utilizadas.

Especie	Procedencias	Latitud S	Longitud O	Altitud (m)	Temp media anual (°C)	Temp mín. media anual (°C)	Temp. Max. anual (°C)	Precip. anual (mm)
<i>C. balansae</i>	San Andrés	23°05'	64°40'	400	21,9	16,1	27,7	1000
	Calilegua	23°42'	64°51'	700	17,7	11	24,3	1200
	Ledesma	23°49'	64°47'	400	18	12	25	800
	Pintascayo	22°51'	64°36'	900	21	16	27,7	1300
	Río Seco	22°31'	63°57'	700	23,9	16	31,5	900
<i>C. fissilis</i>	Guaraní	26°55'	54°13'	470	24	8	38	2130
	San Antonio	26°03'	53°46'	500	23,3	7	35,5	2130
Híbrido (<i>C. saltensis</i> x <i>C. balansae</i>)	Calilegua	23°42'	64°51'	791	17,7	11	24,3	1300
	Pintascayo	22°51'	64°36'	976	21	16	27,7	1400
	San Andrés	23°05'	64°40'	900	21,9	16,1	27,7	1300
<i>C. saltensis</i>	Pintascayo	22°51'	64°36'	836	21	16	27,7	1400
	San Andrés	23°05'	64°40'	900	21,9	16,1	27,7	1300
<i>C. angustifolia</i> (<i>Col_masal_L</i>)	Pool de semillas							
<i>C. odorata</i> (<i>Testigo_O</i>)	Semillas comerciales							
<i>Toona ciliata</i> (<i>Testigo_T</i>)	Semillas comerciales							

2.1.1 Características de los sitios de origen de las semillas de *Cedrela*

A continuación se hace una breve descripción de cada una de las zonas de origen de las semillas.

Rio Seco (Salta): clima subtropical con estación seca muy marcada de hasta cinco meses en invierno y parte de la primavera. La temperatura media anual es de 23,9 °C, la mínima media anual es de 16 °C y la máxima media anual es de 31,5 °C. La precipitación media anual es de 900 mm.

Pintascayo (Salta): Es una reserva provincial de 13000 ha, ubicada en las cercanías de Orán, Salta. Esta zona presenta un clima subtropical con estación seca de hasta 5 meses en invierno y parte de la primavera. La temperatura media anual es de 21 °C; la mínima media anual es de 16 °C y la máxima media anual es de 27,7 °C. Las precipitaciones varían de 1000 a 1500 mm con un periodo seco de 6 meses (Saravia *et al.*, 2008).

San Andrés (Salta): representa una gran propiedad con más de 12000 ha de extensión que se distribuyen entre los 500 y 5000 m.s.n.m.. En líneas generales y atendiendo al importante gradiente ambiental que caracteriza a la ecoregión de Las Yungas, esta finca presenta una importante variación altitudinal de pisos ecológicos o franjas altitudinales de vegetación. En la misma se registra un gradiente completo desde la SPM en las partes más bajas, hasta los Pastizales de Neblina y Altoandinos en las áreas cumbres. Esto hace que existan grandes fluctuaciones de las temperaturas y las precipitaciones. En términos medios la temperatura media anual es de 21,9 °C; la mínima media anual es de 16,1 °C y la máxima media anual es de 27,7 °C. La precipitación media anual depende del piso altitudinal que se considere, pero puede abarcar desde 1000 hasta 1300 mm (Brown *et al.*, 2007).

Ledesma (Jujuy): Clima subtropical con estación seca muy marcada de hasta cinco me-

ses en invierno y parte de la primavera. La temperatura media anual es de 18 °C; la mínima media anual es de 12 °C y la máxima media anual es de 25 °C. La precipitación media anual es de 800 mm.

Calilegua (Jujuy): Es un parque nacional de 76.306 ha, superficie que lo convierte en parque nacional más grande del país. Está ubicado entre los 500 y 3600 m.s.n.m. y alberga varios pisos de vegetación y microclimas que le dan una alta biodiversidad. Presenta un clima subtropical con estación seca muy marcada. Los inviernos son secos y templados. La temperatura tiene grandes fluctuaciones debido al gradiente altitudinal que se establece a corta distancia. La temperatura media anual es de 17 °C; la mínima media anual es de 11 °C; la máxima media anual de 24,3 °C. La precipitación media anual es de 1300 mm, concentrándose las mismas entre los meses de noviembre a abril.

San Antonio (Misiones): presenta un clima subtropical húmedo con régimen isohigro. La temperatura media anual es de 23,3 °C, la mínima media anual es de 7 °C y la máxima media anual de 35,5 °C. La precipitación media anual es de 2130,5 mm.

Guaraní (Misiones): Clima subtropical húmedo con régimen isohigro. La temperatura media anual es de 24 °C, la mínima media anual es de 8 °C y la máxima media anual de 38 °C. La precipitación media anual es de 2130 mm.

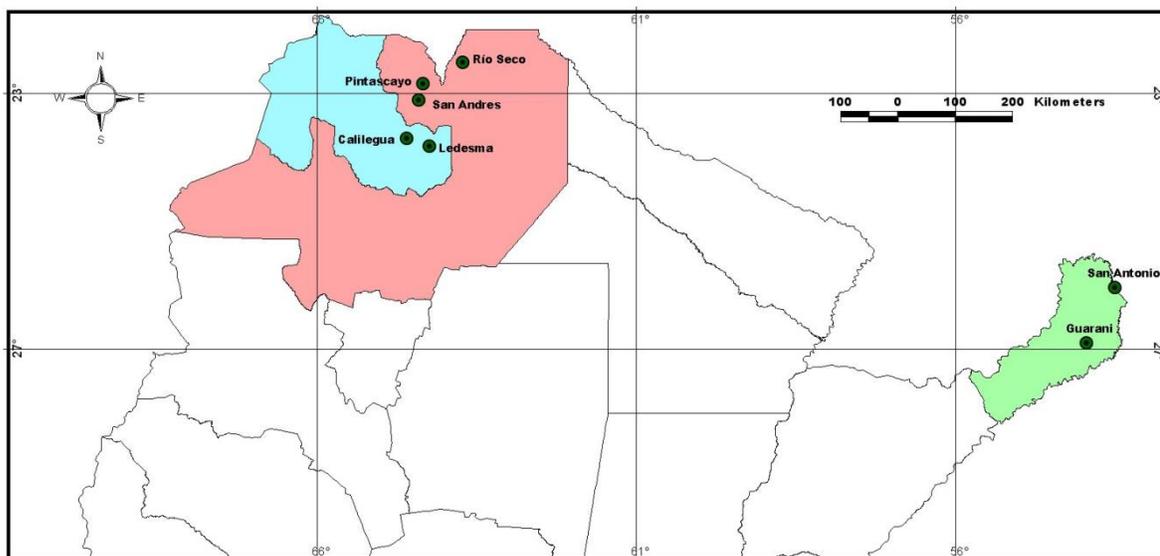


Figura 2. Ubicación geográfica de las zonas de donde se extrajo las semillas

2.1.2 Producción de plantas en el vivero

Las semillas se sembraron en bandejas de 25 alveolos de 100 cc cada uno con un compost constituido por una mezcla de perlita expandida de uso agrícola (25%), fibra de coco y turba rubia (75%), con el agregado de un fertilizante de liberación lenta (Basacote 4M).

Las semillas germinaron a los 15 días, en ese momento se escogieron al azar 20 plantines de los materiales detallados en la tabla N° 2, a los cuales se les midió altura total y diámetro a la altura del cuello (DAC) directamente desde la bandeja a los 60 días. Una vez realizadas estas mediciones, se apartaron siete plantas de cada familia y se repicaron en envases plásticos de 3 L de capacidad rellenas de una mezcla de perlita expandida y tierra negra tamizada. Este grupo de plantas fue utilizado para realizar posteriormente las determinaciones bioquímicas. El resto de las plantas se trasladaron a cada uno de los sitios donde se llevaron a cabo los ensayos de campo (ver apartado 2.3 en Materiales y Métodos).

2.2 Ensayos de vivero

Las bandejas se distribuyeron de forma aleatoria en dos mesadas bajo un sombráculo (60% de trama).

El grupo de 7 plantas por familia repicadas en macetas de 3 l se ubicaron en la zona de cría del vivero forestal del INTA Famaillá, donde pasaron todo el año bajo luz natural y sometidas a las fluctuaciones estacionales de temperaturas de la zona.

Para un monitoreo constante de la temperatura, se utilizaron los registros provenientes del laboratorio meteorológico ubicado en INTA Famaillá. Los mismos fueron: Temperatura media anual de 19 °C; mínima media anual de 13,3 °C y máxima media anual de 23 °C; precipitación media anual de 1.318 mm.

Las especies y poblaciones que se utilizaron para los análisis estadísticos se detallan en la Tabla 2.

C. odorata y *T. ciliata* fueron excluidas de los análisis estadísticos por no disponer de las plántulas en el momento en que se realizaron las mediciones de vivero y determinaciones bioquímicas.

Tabla 2. Especies y poblaciones analizadas en el ensayo de vivero, con las determinaciones de altura total y diámetro a la altura del cuello (DAC), índice de daño tisular (IDT) y concentración de azúcares simples.

Especie	Población	Altura total y DAC	IDT	Concentración de azúcares simples
<i>C. balansae</i>	San Andrés_B	Si	Si	Si
	Calilegua_B	Si	Si	Si
	Ledesma_B	Si	Si	Si
	Pintascayo_B	Si	Si	Si
	Río Seco_B	Si	Si	Si
Híbrido	San Andrés_H	Si	Si	Si
	Calilegua_H	Si	Si	Si
	Pintascayo_H	No	Si	Si
<i>C. saltensis</i>	San Andrés_S	Si	Si	Si
	Pintascayo_S	Si	Si	Si
<i>C. fissilis</i>	Guaraní_F	Si	Si	Si
	San Antonio_F	Si	Si	Si
<i>C. odorata</i>	Testigo_O	No	No	No
<i>C. angustifolia</i>	Col_masal_L	Si	No	Si
<i>T. ciliata</i>	Testigo_T	No	No	No

2.2.1 Diseño experimental

En todas las mediciones realizadas en las plantas de vivero, se utilizó un diseño experimental completamente al azar cuyo modelo matemático es el siguiente:

$$\gamma_{ij} = \mu + \tau_i + \varepsilon_{ij}$$

$i = 1, 2, \dots, j = 1, 2, \dots$

Donde:

γ_{ij} = Variable de respuesta en la j-ésima repetición del i-ésimo tratamiento.

μ = es la media general.

τ_i = es el efecto producido por el nivel i -ésimo del factor principal.

ε_{ij} = son variables aleatorias independientes con distribución $N(0, \sigma)$, que engloban el efecto de todas las restantes fuentes de variabilidad; al igual que en el modelo completamente aleatorizado, reciben el nombre de error experimental.

La distribución de las macetas en el vivero fue completamente al azar con 20 plantas para cada familia (repeticiones) para las mediciones de altura y DAC y 7 plantas para las determinaciones bioquímicas. El número de plantas utilizadas para cada especie y población es 20 o 7 (dependiendo de la determinación) por el número de especies o de poblaciones utilizadas. La unidad experimental fueron parcelas de una planta.

2.2.2 Mediciones en vivero

2.2.2.1 Altura total y Diámetro a la Altura del Cuello (DAC)

Muchos estudios han concluido que tanto la altura inicial como el DAC se correlacionan proporcionalmente con la supervivencia (Birchler *et al.*, 1998; Cortina *et al.*, 1997; Thompson, 1985). Además, en algunos estudios se ha mostrado que la ventaja inicial en el tamaño de la planta permanece en el tiempo (Birchler *et al.*, 1998; Blair y Cech, 1974; Funk *et al.*, 1974).

2.2.2.1.1 Objetivo de esta medición

Comparar el comportamiento de las distintas especies y poblaciones del género *Cedrela* en condiciones de vivero en términos de crecimiento mediante la medición de altura total y Diámetro a la Altura del Cuello a los 70 días de germinadas las semillas.

2.2.2.1.2 Metodología

Se seleccionaron al azar 20 plantines por familia de las bandejas ubicadas en los mesones de forma completamente aleatoria. La altura total se midió con regla y el DAC con un calibre digital a los 15 días de germinadas las semillas. Los datos se registraron en planillas diseñadas a tal efecto.

2.2.3 Determinaciones Bioquímicas

2.2.3.1 Concentración de azúcares simples: glucosa + fructosa

El estado de las reservas de carbohidratos de la planta es un parámetro fisiológico que puede permitir inferir acerca de la salud y el vigor de la misma, y que también puede tener implicaciones en el comportamiento en campo (Birchler *et al.*, 1998).

2.2.3.1.1 Objetivos de esta medición

- Evaluar las diferencias entre especies y poblaciones anidadas en especies del género *Cedrela* para el contenido de azúcares solubles simples (glucosa+fructosa) en folíolos y las variaciones estacionales en el contenido de dichos azúcares.
- Relacionar la variación en el contenido de azúcares (glucosa+fructosa) en las hojas de plantas de *Cedrela* con la tolerancia a las bajas temperaturas.

2.2.3.1.2 Metodología

Las hojas se colectaron de plantas de *Cedrela* ubicadas en un invernáculo de vidrio del vivero de INTA-Famaillá en tres fechas:

Muestreo N°1 (otoño-estrés moderado): las hojas se colectaron cuatro días después que la temperatura en el invernáculo estuviera entre 15 y 10 °C.

Muestreo N°2 (invierno-estrés severo): se tomaron muestras de hojas cuatro días después que la temperatura en el invernáculo fuera inferior a 10 °C.

Muestreo N°3 (verano): las hojas se tomaron cuando la temperatura en el invernáculo fue la óptima para el crecimiento de las plantas (25 °C).

En cada muestreo se cosecharon folíolos y se colocaron en bolsas de papel madera correctamente identificadas con el código de la familia y la fecha del muestreo. Se secaron en estufa a 27 °C con ventilación forzada y un recipiente con sílica gel para que las hojas se deshidraten completamente en el menor tiempo posible. Una vez secas, se trituraron en mortero y se pesó en balanza analítica aproximadamente 0,125 g de polvo de hoja. Luego se adicionó con pipeta automática 2,5 ml de agua destilada, mezcla que se colocó en baño María a 80 °C durante 30 minutos. Transcurrido este tiempo y una vez que el extracto se enfrió, se adicionó solución Carrez I y Carrez II de Merck (Hexacianoferrato de potasio II trihidrato y sulfato de zinc heptahidrato respectivamente). Estas soluciones se utilizan como clarificantes y sirven para hacer precipitar proteínas, eliminar turbidez y romper emulsiones que puedan interferir en los subsecuentes análisis. Posteriormente, se agitó enérgicamente y se filtró con papel de filtro Watman N° 1. Al extracto filtrado se lo almacenó y conservó en freezer a -10 °C hasta el momento de su utilización.

2.2.3.2 Pérdida de solutos a través de la membrana plasmática. Índice de Daño Tisular (IDT)

La determinación de la conductividad del eflujo celular es una técnica empleada frecuentemente para evaluar el daño ocasionado por las bajas temperaturas en la funcionalidad de las membranas celulares (Rodríguez-Rey *et al.*, 2000).

El método de Dexter *et al.*, (1932) proporciona una forma económica, rápida y simple de evaluar el daño en las membranas celulares ocasionado por tratamientos de frío o de congelación (Raymond *et al.*, 1986).

Este método se basa en que los cambios en la conductividad eléctrica están relacionados con el grado de difusión de electrolitos y de otras sustancias desde las células dañadas al fluido circundante. Las mediciones de conductividad eléctrica se pueden convertir a un Índice de Daño Tisular, el cual puede usarse para comparar variedades de plantas, evaluar cambios estacionales de la tolerancia al frío o bien, comparar el daño producido por diferentes tratamientos de aclimatación al frío a los cuales son sometidas las plantas (Raymond *et al.*, 1986).

2.2.3.2.1 Objetivos de esta medición

- Evaluar diferencias entre especies y poblaciones anidadas en especies del género *Cedre-la* en términos de grado de resistencia al daño de la membrana celular, mediante la medición del Índice de Daño Tisular.
- Evaluar las variaciones del IDT en función de las temperaturas mínimas absolutas para las diferentes especies y poblaciones anidadas en especies de *Cedre-la* a fin de relacionar con la tolerancia a las bajas temperaturas.

2.2.3.2.2 Metodología

Las colectas de hojas se realizaron de forma sistemática en cuatro fechas durante el otoño del año 2012. Cada muestreo duró aproximadamente una semana. Las fechas de colectas se detallan a continuación con las temperaturas mínimas medias registradas en cada caso. Estas fechas fueron:

Muestreo N° 1: 5 de Marzo (día 1), 18,3 °C.

Muestreo N° 2: 26 de Marzo (día 22), 17,9 °C.

Muestreo N° 3: 24 de Abril (día 50), 15,7 °C.

Muestreo N° 4: 14 de Mayo (día 70), 13,6 °C.

En cada muestreo y de cada familia se cosecharon al azar seis folíolos, tres para realizarles tratamiento de estrés por frío y tres como tratamiento control. Cada hoja se lavó cuidadosamente con agua des-ionizada, se dejaron secar y se pesaron en balanza analítica registrándose el peso. Posteriormente se colocaron en tubos de ensayo identificados con el código de la familia y el tipo de tratamiento (frío o control).

A los tubos control se los dejó a temperatura ambiente por una hora y los tubos destinados al tratamiento de estrés por frío se colocaron durante una hora en freezer con temperatura controlada a -10 °C. Una vez transcurrido ese tiempo se les adicionó 10 ml de agua des-ionizada y se colocaron en una estufa a 25 °C. Después de dos horas, se retiraron los folíolos y se determinó la conductividad por gramo de hoja fresca por mililitro de extracto según la técnica de Dexter *et al.*, (1932) modificada por Rodríguez-Rey *et al.*, (2000).

Con este dato se calculó el IDT.

$$IDT = \frac{\Omega \text{ tubo testigo}}{\Omega \text{ tubo tratamiento}}$$

Para esta medición se utilizó un conductímetro Consort C931

2.2.4 Análisis estadístico del ensayo en vivero

Como se decidió dar prioridad a los ensayos de campo y se utilizaron las plantas de reserva para reposición de fallas, se debieron excluir del análisis estadístico algunas poblaciones

que contaba con poca cantidad de plantas.

2.2.4.1 Altura total y diámetro a la altura del cuello (DAC)

Debido a que una especie puede incluir varias poblaciones y una procedencia incluir varias especies y a que estos factores están parcialmente confundidos como consecuencia de contingencias muestrales, fueron evaluados por separado en modelos apropiados para cada uno de ellos. Para la modelación se utilizaron modelos lineales mixtos, que se ajustaron utilizando la función lme de la librería nlme del programa R (Pinheiro *et al.*, 2013; R, 2013), bajo la interfaz de InfoStat (Di Rienzo *et al.*, 2013).

2.2.4.1.1 Comparación entre especies

Para el análisis de estos resultados se ajustó un modelo lineal mixto cuya parte fija está dada por la especie y la parte aleatoria por la procedencia, familia dentro de la procedencia y planta dentro de la familia. Para este modelo se agregó una función de varianza que implicó un modelo heteroscedástico con varianzas diferentes para procedencias.

Se realizó un test de comparación de medias *a posteriori* del ajuste del modelo utilizándose la prueba de comparaciones múltiples DGC (Di Rienzo *et al.*, 2002) con un nivel de significancia del 0,05. Esta prueba tiene la ventaja de ser fácil de implementar y se basa en la identificación de grupos de medias no homogéneas. El método resuelve el problema que tienen otras pruebas clásicas de comparación múltiple las cuales conducen a la construcción de grupos que a menudo tienen un solapamiento sustancial.

2.2.4.1.2 Comparación entre poblaciones

Para el análisis se ajustó un modelo lineal mixto cuya parte fija está dada por la población y la parte aleatoria por la familia y la planta dentro de la familia. Para este modelo se agregó una función de varianza que implicó un modelo heteroscedástico con varianzas diferentes para procedencias.

Se realizó un test de comparación de medias *a posteriori* del ajuste del modelo utilizándose la prueba de comparaciones múltiples DGC (Di Rienzo *et al.*, 2002) con un nivel de significancia del 0,05.

2.2.4.2 Concentración de azúcares simples. Glucosa y fructosa

Para el análisis estadístico de estos datos, se tuvo que excluir a Pintascayo_H, Testigo_O y Testigo_T.

2.2.4.2.1 Comparación entre especies

Se ajustó un modelo lineal mixto cuya parte fija resultó la combinación de los factores especie y época y la interacción de ambos. La parte aleatoria estuvo dada por procedencia y familia dentro de procedencia.

La selección de modelos se basó en el criterio de AKAIKE también llamado AIC. Este criterio es una medida de la calidad relativa de un modelo estadístico, para un conjunto dado de datos.

Se utilizó el test DGC (Di Rienzo *et al.*, 2002) para discriminación de medias cuando los

efectos fueron significativos, con un nivel de significancia del 0,05.

Para el caso particular del análisis de los datos provenientes de la determinación de glucosa, se agregó una función de variancia que implicó un modelo heteroscedástico con varianzas diferentes por época, diferenciándose dos épocas (Otoño-invierno y verano).

Para el análisis estadístico de los datos de concentración de fructosa, se agregó una función de varianza que implicó un modelo heterocedástico en función del valor predicho.

2.2.4.2.2 Comparación entre poblaciones

En el análisis estadístico de estos datos se ajustó un modelo lineal mixto cuya parte fija resultó la combinación de los factores población y época y la interacción de ambos. La parte aleatoria estuvo dada por la especie y familia.

La selección de modelos se basó en el criterio de AKAIKE.

Se utilizó el test DGC (Di Rienzo *et al.*, 2002) para discriminación de medias cuando los efectos fueron significativos, con un nivel de significancia del 0,05.

Para el caso particular del análisis de los datos provenientes de la determinación de glucosa, se agregó una función de variancia que implicó un modelo heteroscedástico con varianzas diferentes por época, diferenciándose dos épocas (Otoño-invierno y verano).

Para el caso del análisis estadístico de los datos de concentración de fructosa, se agregó una función de varianza que implicó un modelo heterocedástico en función del valor predicho.

2.2.4.3 Pérdida de solutos a través de la membrana plasmática. Índice de daño tisular.

En muchos casos, la variable en estudio no posee distribución normal. Si esto ocurre, no se cumplen los supuestos para los errores y las sugerencias apuntan a transformar la variable para “forzar” el cumplimiento de dichos supuestos, estabilizando varianzas y normalizando distribuciones (Kuehl, 2001). Tal es el caso para el IDT, por lo que se realizó una transformación logarítmica. En este caso la variable es el Ln-IDT, la cual fue analizada mediante el uso de modelos lineales y mixtos.

Para el análisis estadístico de los datos de vivero, se tuvo que excluir a Testigo_O y Testigo_T ya que contaban con poca cantidad de plantas.

2.2.4.3.1 Comparación entre especies

Los datos de IDT se transformaron mediante la función ln y se utilizó la temperatura mínima absoluta como co-variable.

Se ajustó un modelo lineal mixto cuya parte fija resultó ser la combinación de los factores especie y temperatura mínima absoluta y la interacción de ambos. La parte aleatoria estuvo dada por procedencia y familia dentro de procedencia.

Se utilizó el test DGC (Di Rienzo *et al.*, 2002) para discriminación de medias cuando los efectos fueron significativos, con un nivel de significancia del 0,05.

2.2.4.3.2 Comparación entre poblaciones

Los datos de IDT se transformaron mediante la función ln y se utilizó la temperatura mí-

nima absoluta como co-variable.

Se ajustó un modelo lineal mixto cuya parte fija resultó la combinación de los factores población y temperatura mínima absoluta y la interacción de ambos. La parte aleatoria estuvo dada por la familia.

Se utilizó el test DGC (Di Rienzo *et al.*, 2002) para discriminación de medias cuando los efectos fueron significativos, con un nivel de significancia del 0,05.

2.3 Ensayos de campo

Con el objeto de evaluar y comparar el comportamiento en campo de diferentes especies de *Cedrela* y poblaciones anidadas dentro de estas especies, se estableció una red de ensayos en sitios elegidos por ser contrastantes en cuanto a sus características agroecológicas. Estos sitios son: La Moraleja, La Fronterita y El Siambón.

2.3.1 Descripción de los sitios de ensayo

La Tabla 3 muestra de forma general las características geográficas y climáticas, y el número de tratamientos que se utilizaron en cada sitio de ensayo, el cual varía de acuerdo a la disponibilidad de plantas.

Tabla 3: Características de los sitios donde se colocaron los ensayos

Sitio	Latitud Longitud	Altitud (m.s.n.m.)	Temp max me- dia del mes más cálido (°C)	Temp mín media del mes más frío (°C)	Temp. Min. Absolu- ta (°C)	Precip. media anual (mm)	N° de Tra- tamientos (familias)
La Mora- leja (Salta)	24° 17' 59''	374	33,07	5,1	-4,6	850	100
	64° 01' 19''						
La Fronte- rita (Tu- cumán)	26° 58' 18''	653	30,13	6,5	-1,5	1400	110
	65° 30' 7''						
El Siam- bón (Tu- cumán)	26° 42' 49''	1170	28,31	4,2	-5,8	1200	90
	65° 26' 35''						

2.3.1.1 Sitio “La Moraleja”

2.3.1.1.1 Características generales del sitio

El ensayo se ubicó en La Moraleja, empresa ubicada en el Km 155 de la Ruta Provincial N°5 en la localidad de Apolinario Saravia, Departamento Anta, Provincia de Salta al noroeste de la República Argentina.

Esta finca tiene 30000 ha destinadas principalmente al cultivo del limón, cultivos hortícolas bajo cubierta y a la producción de maderas de calidad.

Las coordenadas geográficas, los datos de precipitaciones proporcionados por el laboratorio meteorológico del INTA Famaillá, y los climáticos arrojados por un data logger (HOBO onset, familia H08) ubicado en el sitio de plantación, se encuentran detallados en la tabla 3.

Según los resultados de los análisis de suelo aportados por la empresa La Moraleja, los mismos son de textura franco arenosos a franco arcilloso, están equilibrados y no presentan problemas de drenaje excesivo. Presentan algunas limitantes químicas referidas a su reacción de pH que es alcalina. Están bien dotados de materia orgánica, siendo sus contenidos de N y P aceptables. Las clasificaciones de suelos para uso agrícola son clase 1 ó 2, de muy buena calidad agrícola y por ende forestal.

2.3.1.2 Sitio “La Fronterita”

2.3.1.2.1 Características generales del sitio

En el año 1925 el grupo José Minetti y Cía. Ltda. S.A.C.I crea el Ingenio Azucarero La Fronterita emplazado a 45 Km de la ciudad de San Miguel de Tucumán, en el Dpto. Famaillá, provincia de Tucumán, al noroeste de la República Argentina. José Minetti y Cía. poseen 1.600 ha de bosques de pinos y más de 12.000 ha de bosques naturales.

A fin de caracterizar este sitio se cuenta con los datos de precipitaciones proporcionados por el laboratorio meteorológico del INTA Famaillá, datos climáticos arrojados por un data logger (HOBO onset, familia H08) ubicado en el sitio de plantación, además de las coordenadas geográficas (Tabla 3).

De los análisis de la calidad de suelo surge que los mismos presentan una textura limosa (medianamente pesada) en las dos primeras profundidades y franca (media) en los últimos centímetros. Hasta los 60 cm la materia orgánica y el N tienen buena concentración, mientras que en la última profundidad ambos parámetros se encuentran en baja concentración, pero con valores relativamente buenos para la profundidad considerada.

La disponibilidad del P es muy alta hasta los 60 cm de profundidad, y moderada hasta

los 90 cm. En lo que respecta al K intercambiable, el nivel es bueno en la superficie y moderado a algo bajo en las capas siguientes.

De acuerdo a la textura del suelo, la capacidad de intercambio iónico es moderada, lo mismo que la capacidad de retención de agua. La materia orgánica presente en el suelo incrementa ligeramente estas capacidades. El pH del suelo permitiría la movilidad de los nutrientes presentes en el mismo. La muestra representa a un suelo de fertilidad moderadamente alta.

2.3.1.3 Sitio “El Siambón”

2.3.1.3.1 Características del sitio

El significado de su nombre proviene de la lengua quechua y quiere decir “valle que se asienta en las alturas”. Está ubicado a 9 km al sur de Raco sobre la RP N° 341 y a 65 km de San Miguel de Tucumán, al noroeste de la Argentina.

Las coordenadas geográficas, los datos de precipitaciones proporcionados por el laboratorio meteorológico del INTA Famaillá, y los climáticos arrojados por un data logger (HOBO onset, familia H08) ubicado en el sitio de plantación, se encuentran detallados en la Tabla 3.

De los análisis de suelo se desprende que tiene una textura franco limosa (medianamente pesada). En los primeros 30 cm el contenido de materia orgánica y N es bueno, mientras que en la profundidad subsiguiente es moderado. El contenido de K intercambiable es bueno en ambas muestras, mientras que la disponibilidad de P (Bray 1) es algo baja. De acuerdo a la textura del suelo, la capacidad de intercambio iónico y la capacidad de retención de agua son moderadas, a su vez la velocidad de infiltración de agua es moderadamente lenta, lo mismo que la permeabilidad. Estos parámetros se ven influenciados positivamente por la concentración de materia orgánica presente.

El suelo de este sitio tiene fertilidad moderadamente buena hasta la profundidad muestreada. De no existir impedimentos físicos, se puede esperar una adecuada profundidad para el desarrollo de raíces.

2.3.2 Diseño experimental

En la Tabla 4 se presentan todas las especies de *Cedrela* y poblaciones anidadas en estas especies que se estudiaron en cada sitio. Como se puede ver, algunas de ellas no pudieron superar la etapa de establecimiento en campo y por lo tanto debieron ser excluidas de los análisis estadísticos.

Tabla 4. Especies y poblaciones de plantas probadas en cada sitio de ensayo a campo

Especie	Poblaciones	La Moraleja	La Fronterita	El Siambón
<i>C. balansae</i>	San Andrés_B	Si	Si	Si
	Calilegua_B	Si	Si	Si
	Ledesma_B	Si	Si	Si
	Pintascayo_B	Si	Si	Si
	Río Seco_B	Si	Si	Si
Híbrido	San Andrés_H	Si	Si	Si
	Calilegua_H	Si	Si	Si
	Pintascayo_H	Si	Si	No
<i>C. saltensis</i>	San Andrés_S	Si	Si	No
	Pintascayo_S	Si	Si	No
<i>C. fissilis</i>	Guaraní_F	Si	Si	Si
	San Antonio_F	Si	Si	Si
<i>C. odorata</i>	Testigo_O	Si	No	No
<i>C. angustifolia</i>	Col_masal_L	No	Si	No
<i>T. ciliata</i>	Testigo_T	No	Si	No

Los ensayos fueron establecidos de acuerdo a un diseño en bloques completamente al azar con 16 repeticiones en La Moraleja y La Fronterita, y 8 en El Siambón. El número de

tratamientos fue variable en cada sitio ensayado según la disponibilidad de plantas (Tabla 3). Cada tratamiento corresponde a una familia la cual se entiende como el conjunto de individuos que tienen uno o ambos progenitores en común (Zobel y Talbert, 1988). Estas familias están anidadas en una categoría superior que es la población, ésta es una combinación entre el origen geográfico de la semilla (procedencia) con la especie de los arboles progenitores (árboles madres).

Los tratamientos se distribuyeron en parcelas mono-árbol, en un marco de plantación de tres metros en ambos sentidos. Todos los ensayos contaron con bordes externos del mismo material y no existieron líneas de borde entre bloques.

Cuando fue necesario, se realizó una reposición de las fallas al primer y segundo mes después de la plantación. La misma, se llevó a cabo en diciembre del año 2008, ya que es el momento propicio, en términos de humedad del suelo y temperaturas, para realizar dicha operación.

En el caso de El Siambón, el ensayo estuvo afectado al inicio de su evaluación y en las dos lecturas posteriores por una intensa proliferación de malezas, sobre todo en una de las mitades del ensayo. Esto provocó que la mayoría de los árboles de esta zona murieran. Por tal motivo no se consideraron estos datos y solo se utilizaron los registros de las plantas de los ocho bloques menos afectados.

El modelo estadístico que responde al diseño experimental de los ensayos de campo es:

$$\gamma_{ijk} = \mu + \beta_j + \tau_i + F_{(ki)} + \varepsilon_{ij}$$

$i = 1, 2, \dots, j = 1, 2, \dots$

Donde:

γ_{ijk} = es la variable aleatoria que representa la observación (i)-ésima del bloque (j)-ésimo.

μ = es la media global.

β_j = es el efecto producido por el nivel j-ésimo del factor secundario o factor de bloque.

τ_i = es el efecto producido por el nivel i-ésima procedencia.

$F_{(ki)}$ = es el efecto de la k-ésima familia dentro de la i-ésima procedencia.

ε_{ijk} = son variables aleatorias independientes con distribución $N(0, \sigma)$, que engloban el efecto de todas las restantes fuentes de variabilidad; al igual que en el modelo completamente aleatorizado, reciben el nombre de error experimental.

2.3.3 Mediciones en los ensayos de campo

Durante el período de este estudio, se realizaron mediciones de altura, supervivencia, diámetro a la altura del pecho (DAP). Esta última variable no se pudo incluir dentro del análisis de datos ya que muy pocas plantas superaron 1,30 m.

La supervivencia se obtuvo porcentaje del número de plantas vivas sobre el total plantado originalmente, y es un indicador de la capacidad de adaptación del material a las condiciones ambientales del sitio.

La altura total se midió en centímetros, de forma directa con vara telescópica, desde la base hasta el ápice. Esta variable se suele usar como indicador de la calidad del sitio.

Con los datos de alturas promedio obtenidos en el último año (datos finales) y los datos

del primer año y segundo año, se determinó por diferencia el incremento de altura anual (IAA), Además, se calculó el incremento medio anual de altura total (IMA), según la siguiente expresión:

$$\text{IMA} = \frac{\text{Altura total promedio del último año} - \text{Altura total promedio del primer año}}{\text{Años de observación}} \quad (3)$$

2.3.4 Análisis estadístico de los ensayos de campo

Las variables altura total y supervivencia se evaluaron por separado en modelos apropiados para cada uno de ellos, debido a que estos factores están parcialmente confundidos como consecuencia de contingencias muestrales. En todos los casos se tuvo en cuenta el factor año (tres ciclos vegetativos de evaluación). Para la modelación se utilizaron modelos lineales mixtos, que se ajustaron utilizando la función lme de la librería nlme del programa R (R, 2013), bajo la interfaz de Infostat (Di Rienzo *et al.*, 2013).

Además, se utilizó el test de comparación DGC con un nivel de significancia del 0,05 y donde las comparaciones múltiples se realizaron en base a los predictores lineales del modelo logístico (Di Rienzo *et al.*, 2002).

2.3.4.1 Modelos para Supervivencia

2.3.4.1.1 Análisis de supervivencia en función de la temperatura mínima absoluta durante los tres años de evaluación en los tres sitios

La supervivencia se evaluó al final de los tres años de ensayo, como porcentaje del número de plantas vivas respecto al número inicial de plantas y en función de la temperatura mínima absoluta registrada en cada ensayo.

Para modelar esta respuesta se utilizó un modelo lineal generalizado mixto para variables binomiales. Los términos fijos del modelo fueron especie, temperatura mínima absoluta (covariable) y su interacción. Los efectos aleatorios fueron: sitio, repetición, procedencia y familia anidada dentro de procedencia. Para poder reducir el modelo con un procedimiento de selección hacia atrás (*backward selection*), se crearon variables indicadoras (*dummy*) para cada especie y sus productos con la temperatura mínima absoluta.

2.3.4.1.2 Análisis de supervivencia de las especies en función del sitio para cada año

La supervivencia se evaluó en cada sitio en los tres años de ensayos como porcentaje del número de plantas vivas respecto al número inicial de plantas en función de la especie.

Para modelar esta respuesta se utilizó un modelo lineal generalizado mixto para variables binomiales. Los términos fijos del modelo fueron: especie, año y su interacción. Los efectos aleatorios fueron: repetición, procedencia y familia anidada dentro de procedencia.

2.3.4.1.3 Análisis de supervivencia de las poblaciones en función del sitio para cada año

La supervivencia se evaluó, en cada sitio en los tres años de ensayo como porcentaje del número de plantas vivas respecto al número inicial de plantas en función de la especie.

Para modelar esta respuesta se utilizó un modelo lineal generalizado mixto para variables binomiales. Los términos fijos del modelo fueron población (combinación entre especie y procedencia), año de evaluación y la interacción de ambos. Los efectos aleatorios fueron repetición (bloques completamente aleatorizados) y familia.

2.3.4.2 Modelo para altura total

2.3.4.2.1 Comparación entre especies para cada sitio

Cuando se evaluó el efecto de la especie, los términos fijos del modelo fueron: especie, año y su interacción. Los efectos aleatorios fueron: repetición (bloques completos aleatorizados), procedencia, familia anidada dentro de procedencia y planta dentro de familia.

2.3.4.2.2 Comparación entre poblaciones para cada sitio

El modelo ajustado incluyó como parte fija a la población (combinación entre especie y procedencia), el año de evaluación y a la interacción de ambos. Como parte aleatoria se incluyó a la repetición (bloques completamente aleatorizados), familia dentro de repetición y planta dentro de familia.

2.3.4.2.3 Análisis de interacción del sitio por especie

Para este análisis solo se evaluó la altura total de las plantas al tercer año. Como no todas las especies estuvieron presentes en todos los sitios se optó por evaluar la combinación sitio por especie (modelo de celdas) como único efecto fijo. Para este modelo la parte aleatoria incluyó el efecto repetición, procedencia y familia anidada en procedencia.

2.3.4.2.4 Análisis de correlación entre supervivencia y altura total en cada sitio de ensayo con respecto a la altitud y precipitación de los sitios de procedencia de las semillas

Para medir el grado de asociación entre supervivencia y altura total promedio de cada población con respecto a su altitud y precipitación en cada sitio de procedencia del material vegetal se calculó el coeficiente de correlación de Pearson.

RESULTADOS

3.1 Resultados de las mediciones de vivero a nivel de especies y poblaciones

3.1.1 Altura total y diámetro a la altura del cuello

Los resultados del análisis de la varianza para altura total y DAC muestran diferencias significativas entre las especies.

En la Figura 3a y 3b se muestran los valores promedios de altura total y DAC con sus respectivos errores estándares para cada una de las especies.

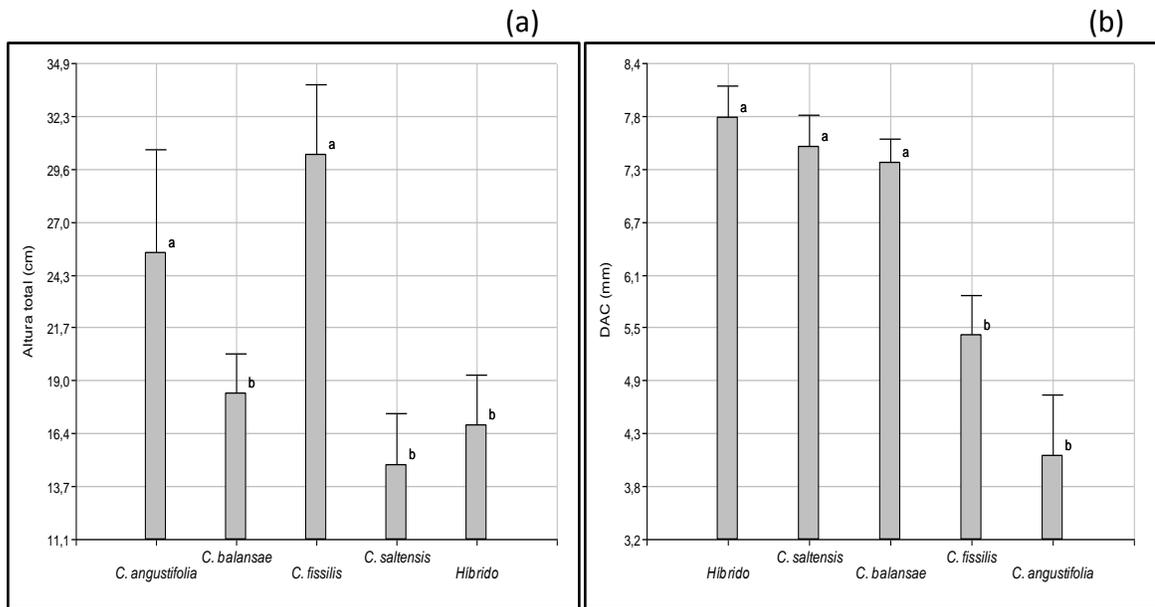


Figura 3. Altura total (a) y diámetro a la altura del cuello (DAC; b) promedio a los 70 días de germinadas en vivero de las diferentes especies del género *Cedrela* estudiadas. Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$).

Para ambas variables se puede observar que las especies se separan en dos grupos. Para la variable altura total, *C. fissilis* llega a medir 30,3 cm (CV 11%) y no se diferencia estadísticamente de *C. angustifolia*, siendo esta última la que presenta el mayor coeficiente de variación (20%). Por otro lado, las especies que menor altura total alcanzan se encuentran agrupadas y son *C. balansae* (18,4 cm), Híbrido (16,8 cm) y *C. saltensis* (14,8 cm), cuyos CV son, 11, 14 y 17%, respectivamente.

Para DAC, el primer grupo corresponde al Híbrido, *C. saltensis* y *C. balansae*, cuyo promedio grupal es de 7,5 mm. En todos los casos, los CV son inferiores al 5%. El segundo grupo tiene un promedio grupal de DAC de 4,8 mm y está compuesto por *C. fissilis* y *C. angustifolia*, siendo este último el de mayor CV (10,3%), al igual que para altura total. El primer grupo presenta una superioridad del 56% en DAC con respecto al segundo grupo.

Existe una correlación negativa y altamente significativa entre ambas variables cuyo

coeficiente es de -0,35. Si se analizan las especies en forma particular, se observa que *C. fissilis* alcanza un mayor valor de altura total, y presenta uno de los DAC más bajos. El caso contrario es *C. saltensis*, que es la especie que menor altura total alcanza pero mayor DAC presenta.

A nivel poblacional, los resultados del análisis de la varianza para altura total y DAC también muestran diferencias estadísticamente significativas.

Las figuras 4a y 4b muestran los resultados arrojados por los análisis a nivel de poblaciones para ambas variables con sus respectivos errores estándares.

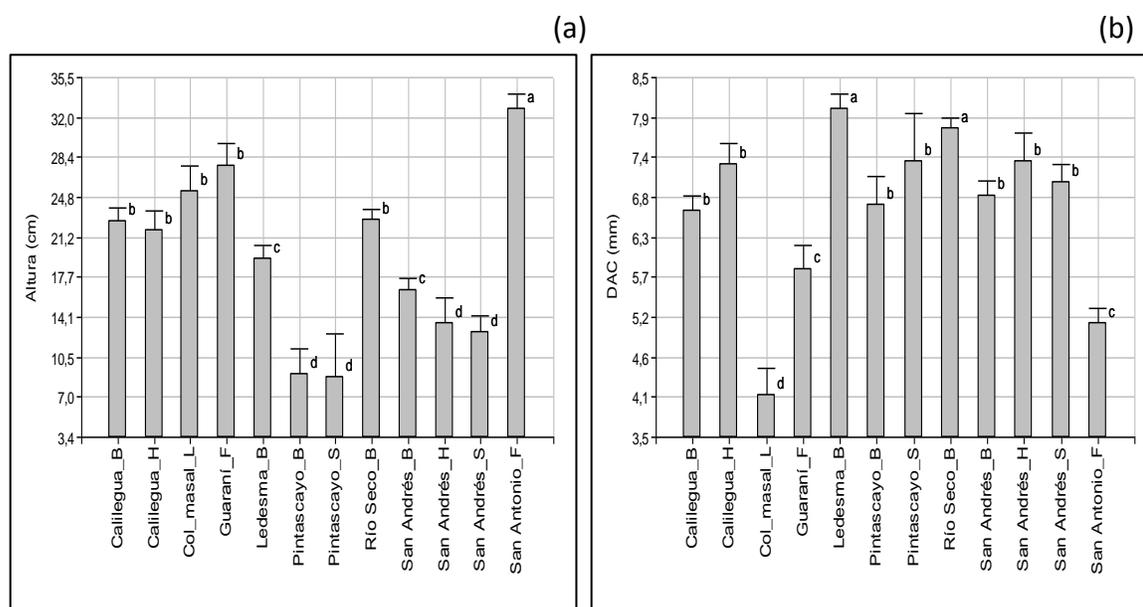


Figura 4. Valores promedios y error estándar de altura total (a) y diámetro a la altura del cuello (DAC; b) a los 70 días de vida para diferentes poblaciones de las especies de *Ce-drela* (B: *C. balansae*; H: híbridos; F: *C. fissilis*; L: *C. angustifolia*; S: *C. saltensis*). Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$).

En la figura 4a se destaca San Antonio_F de la especie *C. fissilis* con una altura promedio de 33 cm y un CV inferior al 4%, diferenciándose estadísticamente del resto de las pobla-

ciones. Además, se destacan 3 grupos de poblaciones. El primer grupo está conformado por Guaraní_F, Col_masal_L, Río Seco_B, Calilegua_B y Calilegua_H con un promedio de altura de 24,1 cm, un 36% menos que San Antonio_F. El siguiente grupo está integrado por Ledesma_B y San Andrés_B, con una altura total promedio de 18,3 cm, superado en un 79% por la población de mayor altura total. Ambos grupos presentan un CV promedio de 7%. Por último se halla el grupo compuesto por San Andrés_H, San Andrés_S, Pintascayo_B y Pintascayo_S cuyo promedio general de altura total es de 11 cm.

Las poblaciones que representan a la procedencia Pintascayo son las que tienen menor altura total y mayor variabilidad. La población Pintascayo_S presenta un coeficiente de variación de 44% y Pintascayo_B un CV de 25%.

Para la variable DAC (Figura 4b), también se identifican cuatro grupos. El grupo de mayor diámetro promedio (7,9 mm) es el conformado por Río Seco_B y Ledesma_B, ambos de la especie *C. balansae*. Este grupo supera en un 93% al grupo que presenta el menor valor y que representa a la especie *C. angustifolia* (Col_masal_L), cuyo valor es 4,1 mm diferenciándose estadísticamente del resto. Intermedios a estos extremos se encuentran dos grupos, por un lado el conformado por Calilegua_B, Pintascayo_B, San Andrés_B, San Andrés_S, Calilegua_H, Pintascayo_S y San Andrés_H, cuyo promedio de DAC es de 7 mm, superando en un 71% a la población de menor DAC. Por otro lado se hallan las poblaciones de *C. fissilis* que integran un grupo compuesto por San Antonio_F y Guaraní_F, cuyo promedio fue de 5,5 mm, superando en un 34% al de menor valor. En contraposición, estas dos últimas poblaciones son las que más crecieron en altura.

3.1.2 Determinaciones bioquímicas

3.1.2.1 Concentración de azúcares simples (glucosa+fructosa) a nivel de especies y poblaciones

Los resultados arrojados por el análisis de la varianza para la variable concentración de azúcares simples a nivel de especies muestran la existencia de interacción significativa entre la época del año con las especies (Tabla 5) y poblaciones (Tabla 6). Se puede observar que existe un marcado aumento en el verano, momento donde la planta es metabólicamente activa.

Tabla 5. Concentración de azúcares solubles simples (mg de glucosa+fructosa/g de hoja seca) y sus respectivos errores estándar para diferentes especies de *Cedrela* en dos momentos del año.

Especie	Otoño-invierno	Verano
<i>C. balansae</i>	19,1 ± 0,5 c	40,0 ± 1,7 a
Híbrido	19,2 ± 1,2 c	43,9 ± 5,3 a
<i>C. saltensis</i>	17,0 ± 1,2 c	43,3 ± 4,8 a
<i>C. fissilis</i>	21,0 ± 0,6 b	37,3 ± 1,6 a
<i>C. angustifolia</i>	16,5 ± 1,9 c	35,5 ± 10,2 a

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Cuando las temperaturas son más bajas (otoño-invierno), se observa que *C. balansae*, el híbrido y *C. fissilis* presentan una menor concentración de azúcares simples, destacándose de forma estadísticamente significativa la especie *C. fissilis*.

A nivel de poblaciones se observa que:

Las plantas muestreadas en la zona de Ledesma, de la especie *C. balansae*, son las que mayor concentración de azúcares simples presentaron en el otoño-invierno. Para el caso del Híbrido, las plantas que mayor concentración presentaron son las pertenecientes a la zona de San Andrés. Por último, de las dos poblaciones de la especie *C. fissilis*, se destaca Guaraní por

poseer mayor concentración de azúcares simples presentó las temperaturas son más bajas. Esta población se diferencia de forma significativa del resto de las poblaciones.

Tabla 6. Concentración de azúcares solubles simples promedio (mg de glucosa+fructosa/g hojas secas) y sus respectivos errores estándar para diferentes poblaciones de *Cedrela* en dos momentos del año.

Especie	Población	Otoño-invierno	Verano
<i>C. balansae</i>	San Andrés_B	17,7 ± 0,9 c	43,2 ± 3,8 a
	Calilegua_B	19,7 ± 1,2 c	38,2 ± 4,7 a
	Ledesma_B	20,3 ± 0,9 c	48,4 ± 4,0 a
	Pintascayo_B	18,8 ± 0,9 c	28,4 ± 3,3 a
	Río Seco_B	19,1 ± 0,8 c	38,9 ± 3,0 a
Híbrido	San Andrés_H	19,4 ± 1,8 c	40,0 ± 6,2 a
	Calilegua_H	18,2 ± 1,8 c	49,2 ± 8,6 a
	Pintascayo_H	18,8 ± 1,8 c	44,2 ± 7,6 a
<i>C. saltensis</i>	San Andrés_S	15,7 ± 1,8 c	45,9 ± 6,7 a
	Pintascayo_S	17,5 ± 1,5 c	40,6 ± 6,2 a
<i>C. fissilis</i>	Guaraní_F	22,5 ± 0,7 b	32,7 ± 2,4 a
	San Antonio_F	19,6 ± 0,8 c	39,7 ± 3,0 a
<i>C. angustifolia</i>	Col_masal_L	16,6 ± 1,8 c	35,5 ± 9,9 a

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

C. angustifolia es la especie que presenta mayor variabilidad para esta medición sobre todo en la medición del verano cuyo CV es de 28%.

3.1.2.2 Pérdida de solutos a través de la membrana plasmática a nivel de especies y poblaciones. Índice de daño tisular (IDT)

Los resultados del análisis de la varianza para esta determinación, muestran la existencia de interacción altamente significativa del parámetro Ln-IDT con la temperatura mínima para las diferentes especies estudiadas.

En la Figura 5 se puede observar la relación del IDT, expresado como Ln_IDT, en fun-

ción de las temperaturas mínimas absolutas para cada especie. Las letras solo se aplican para comparar las especies en cada temperatura reportada (13,6, 15,7, 17,9 y 18,3 °C), que corresponden a las temperaturas observadas durante el periodo que se realizó el muestreo de los folíolos.

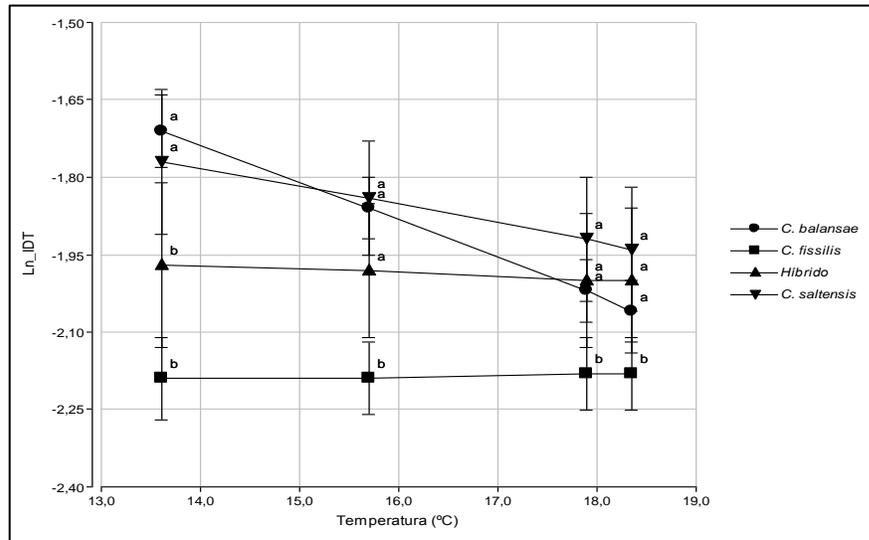


Figura 5. Valores medios y ajustados de Ln-IDT para cuatro valores de temperaturas mínimas para las diferentes especies de *Cedrela* estudiadas. Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$).

Se observa que existen dos tipos de tendencias en cuanto al movimiento de los solutos a través de las membranas a medida que las temperaturas mínimas varían. Por un lado están *C. saltensis* y *C. balansae*, donde se advierte que a medida que las temperaturas mínimas descienden el Ln_IDT es mayor. Esto indicaría que las membranas de estas plantas sufren un daño mayor cuando se registran temperaturas más bajas.

El Híbrido y *C. fissilis* presentan una tendencia prácticamente constante, lo que significa que en estas especies el Ln_IDT no sufre variaciones significativas con la temperatura. *C. fissilis* tiene valores de Ln_IDT menores que el resto de las especies estudiadas.

El caso del Híbrido, cuando la temperatura es de 17,9 °C y 18,3, el valor de Ln_IDT es intermedio entre *C. balansae* y *C. saltensis* y no se diferencia estadísticamente de estas dos especies.

Cuando se realiza el análisis a nivel de poblaciones se observa que existen diferencias estadísticamente significativas entre las poblaciones estudiadas en relación a la temperatura mínima.

En la Tabla 7 se muestran los valores obtenidos del test de comparación de medias (DGC), con los respectivos errores estándares, para todas las poblaciones.

Tabla 7. Valores promedios, error estándar y comparación de medias entre poblaciones de *Cedrela* para Ln-IDT en relación a la disminución de las temperaturas mínimas de cada muestreo.

Especie	Procedencia	Ln IDT (13,61°C)	Ln IDT (15,7°C)	Ln IDT (17,91°C)	Ln IDT (18,35°C)
<i>C. balansae</i>	San Andrés_B	-1,85 ± 0,09 a	-1,90 ± 0,07 a	-1,94 ± 0,08 a	-1,95 ± 0,08 b
	Calilegua_B	-1,52 ± 0,16 a	-1,76 ± 0,11 a	-2,02 ± 0,13 a	-2,07 ± 0,14 b
	Ledesma_B	-1,83 ± 0,10 a	-1,90 ± 0,08 a	-1,97 ± 0,09 a	-1,98 ± 0,09 b
	Pintascayo_B	-1,61 ± 0,14 a	-1,90 ± 0,11 a	-2,20 ± 0,11 b	-2,26 ± 0,12 b
	Río Seco_B	-1,63 ± 0,10 a	-1,83 ± 0,08 a	-2,05 ± 0,08 a	-2,09 ± 0,09 b
Híbrido	San Andrés_H	-1,88 ± 0,24 a	-1,91 ± 0,19 a	-1,94 ± 0,20 a	-1,94 ± 0,21 b
	Calilegua_H	-1,96 ± 0,16 a	-2,09 ± 0,15 a	-2,22 ± 0,15 b	-2,25 ± 0,15 b
	Pintascayo_H	-2,15 ± 0,40 a	-1,91 ± 0,29 a	-1,66 ± 0,32 a	-1,60 ± 0,35 a
<i>C. saltensis</i>	San Andrés_S	-2,15 ± 0,21 a	-1,89 ± 0,15 a	-1,62 ± 0,17 a	-1,57 ± 0,18 a
	Pintascayo_S	-1,27 ± 0,25 a	-1,79 ± 0,18 a	-2,34 ± 0,20 b	-2,45 ± 0,21 b
<i>C. fissilis</i>	Guaraní_F	-2,46 ± 0,07 b	-2,34 ± 0,06 b	-2,20 ± 0,06 b	-2,18 ± 0,07 b
	San Antonio_F	-2,52 ± 0,08 b	-2,36 ± 0,06 b	-2,18 ± 0,07 b	-2,15 ± 0,07 b

Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Como los datos se encuentran transformados a escala logarítmica hay que considerar que cuanto más negativo es el valor de Ln_IDT, menor es la pérdida de solutos a través de la

membrana.

En la Tabla 7 se observa que cuando la temperatura registrada fue de 13,6 °C, se diferencian estadísticamente las poblaciones Guaraní-F y San Antonio_F con los menores valores de Ln_IDT (-2,46 y -2,52 respectivamente). Esto significa que ambas poblaciones de *C. fissilis* presentan el menor daño en la membrana a esta temperatura y por lo tanto una menor fuga de solutos a través de ella. El resto de las poblaciones no se diferencian estadísticamente para esta temperatura.

Por otro lado, la población Pintascayo_S es la que presenta mayor Ln-IDT (-1,27), es decir que es la que mayor daño en la membrana tiene a esa temperatura de estudio. Idéntico resultado se obtuvo cuando se evaluó a 15,7 °C.

En las otras dos temperaturas estudiadas se destacan Pintas-H y Andrés-S por tener los valores más altos de Ln-IDT.

Se puede observar que la mayoría de las poblaciones tienden a aumentar el Ln_IDT a medida que la temperatura desciende, es decir que las membranas celulares experimentan una mayor fuga de solutos debido al daño por la exposición al frío. La excepción son Guaraní_F, Sant_F, Andres_S y Pintas_H que muestran una tendencia contraria, disminuyendo el Ln_IDT a medida que disminuye la temperatura.

3.2 Resultados de las mediciones de campo

3.2.1 Supervivencia de especies y poblaciones en función del sitio para cada año

3.2.1.1 Sitio La Moraleja

3.2.1.1.1 Comparación entre especies

El resultado del análisis de la varianza muestra que existen diferencias estadísticamente significativas en cuanto a la supervivencia de las especies ($p < 0,0001$).

En la Tabla 8 se presentan los valores de porcentajes de supervivencia para las diferentes especies con sus respectivos errores estándares durante tres años en el ensayo del sitio La Moraleja.

Tabla 8. Valores promedios de supervivencia con sus errores estándar registrados en tres años consecutivos para diferentes especies de *Cedrela* en el sitio La Moraleja.

Especie	Supervivencia (%)		
	Año 1	Año 2	Año 3
<i>C. odorata</i>	37 ± 18 a	17 ± 13 c	17 ± 13 c
<i>C. balansae</i>	47 ± 7 a	29 ± 6 b	25 ± 5 c
Híbrido	44 ± 8 a	21 ± 6 c	16 ± 5 c
<i>C. fissilis</i>	11 ± 4 c	4 ± 2 c	3 ± 2 c
<i>C. saltensis</i>	13 ± 4 c	7 ± 3 c	3 ± 2 c

Medias con letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Es notoria la mortandad entre el primer y segundo año para todas las especies, manteniéndose en general entre el segundo y tercer año.

En el momento de la primera reposición de fallas, las especies que tienen un mayor número de plantas vivas son *C. balansae*, *C. odorata* y el Híbrido, sin embargo después del pri-

mer invierno hubo una gran disminución de plantas. *C. fissilis* y *C. saltensis* tienen un bajo número de individuos vivos desde el comienzo hasta el final del periodo de evaluación.

T. ciliata y *C. angustifolia* no pudieron superar la etapa del establecimiento (primer año).

3.2.1.1.2 Comparación entre poblaciones

El análisis de la varianza de supervivencia de las poblaciones para el sitio “La Moraleja” muestra que existen diferencias altamente significativas ($p < 0,0005$).

En la Tabla 9 se presentan los porcentajes de supervivencia para las diferentes poblaciones anidadas dentro de especies del género *Cedrela* con sus respectivos errores estándar durante tres años en el ensayo del sitio La Moraleja. Además, se muestra el análisis que surgió de comparar las medias de supervivencia en los tres años de evaluación mediante el test DGC.

Tabla 9. Valores promedios de supervivencia con sus errores estándar registrados en tres años consecutivos para diferentes poblaciones de *Cedrela* en el sitio La Moraleja.

Especie	Poblaciones	Supervivencia (%)		
		Año 1	Año 2	Año 3
<i>C. balansae</i>	San Andrés_B	51 ± 5 a	35 ± 5 b	33 ± 5 b
	Calilegua_B	40 ± 5 b	25 ± 4 c	20 ± 4 c
	Ledesma_B	58 ± 5 a	41 ± 5 b	36 ± 4 b
	Pintascayo_B	27 ± 4 c	7 ± 2 c	3 ± 1 c
	Río Seco_B	52 ± 4 a	36 ± 4 b	32 ± 4 b
Híbrido	San Andrés_H	36 ± 9 b	11 ± 6 b	9 ± 5 c
	Calilegua_H	36 ± 6 b	23 ± 5 c	18 ± 5 c
	Pintascayo_H	57 ± 13 a	6 ± 6 c	6 ± 6 c
<i>C. saltensis</i>	San Andrés_S	15 ± 3 c	7 ± 2 c	4 ± 2 c
	Pintascayo_S	6 ± 4 c	6 ± 4 c	3 ± 3 c
<i>C. fissilis</i>	Guaraní_F	4 ± 1 c	2 ± 1 c	2 ± 1 c
	San Antonio_F	20 ± 3 c	7 ± 2 c	6 ± 2 c
<i>C. odorata</i>	Testigo_O	37 ± 13 b	18 ± 10 c	18 ± 10 c
<i>C. angustifolia</i>	Col_masal_L	0	0	0

Medias con letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

La Tabla 15 muestra las poblaciones anidadas dentro de especies. Se destacan tres poblaciones pertenecientes a *C. balansae*. Ellas son, San Andrés, Ledesma y Río Seco con 33, 36 y 32% de supervivencia en el tercer año respectivamente.

3.2.1.2 Sitio Fronterita

3.2.1.2.1 Comparación entre especies

El análisis de la varianza muestra que existen diferencias altamente significativas para la interacción de la supervivencia a nivel de especies con el año.

En la Tabla 10 se presentan los porcentajes de supervivencia para las diferentes especies de *Cedrela* con sus respectivos errores estándar durante tres años en el ensayo del sitio “La

Fronterita”. Además, se muestra el análisis que surgió de comparar las medias de supervivencia en los tres años de evaluación mediante el test DGC.

Tabla 10. Valores promedios de supervivencia con sus errores estándar registrados en tres años consecutivos para diferentes especies de *Cedrela* en el sitio La Fronterita.

Especie	Supervivencia (%)		
	Año 1	Año 2	Año 3
<i>C. balansae</i>	71 ± 4 b	51 ± 5 c	31 ± 4 d
Híbrido	74 ± 5 b	46 ± 6 c	29 ± 5 d
<i>C. fissilis</i>	82 ± 4 a	56 ± 6 c	37 ± 6 c
<i>C. saltensis</i>	56 ± 6 c	41 ± 6 d	23 ± 4 d
<i>T. ciliata</i>	36 ± 13 d	30 ± 14 d	23 ± 11 d
<i>C. angustifolia</i>	57 ± 8 c	33 ± 8 d	9 ± 4 d

Medias con letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

En este sitio se puede observar que para todas las especies la supervivencia disminuye con el paso de los años (Tabla 10).

La especie que mayor porcentaje de supervivencia presenta desde el primer año de evaluación es *C. fissilis* con un 82% de los individuos vivos en el primer año y 37% al final. Estos valores hacen que se diferencie de forma estadísticamente significativa del resto. En orden decreciente le siguen el Híbrido (74%) y *C. balansae* (71%) en el primer año, y 29 y 31%, respectivamente, al finalizar la evaluación. La especie que menor supervivencia presentó al tercer año fue *C. angustifolia*. *C. odorata* no superó la etapa del establecimiento.

3.2.1.2.2 Comparación entre poblaciones

Los resultados del análisis de la varianza muestran que existen diferencias significativas para la interacción de supervivencia de las especies con el año.

En la Tabla 11 se presentan los porcentajes de supervivencia para las diferentes poblaciones anidadas dentro de especies de *Cedrela* con sus respectivos errores estándar durante tres años en el ensayo del sitio “La Fronterita”. Además, se muestra el análisis de comparación de medias de supervivencia de las diferentes poblaciones en los tres años mediante el test DGC.

Tabla 11. Valores promedios de supervivencia con sus errores estándar registrados en tres años consecutivos para diferentes poblaciones de *Cedrela* en el sitio La Fronterita.

Especie	Poblaciones	Supervivencia (%)		
		Año 1	Año 2	Año 3
<i>C. balansae</i>	San Andrés_B	74 ± 4 a	56 ± 5 b	36 ± 5 b
	Calilegua_B	64 ± 5 a	46 ± 6 b	24 ± 4 c
	Ledesma_B	69 ± 5 a	46 ± 5 b	26 ± 4 c
	Pintascayo_B	76 ± 5 a	51 ± 6 b	36 ± 6 b
	Río Seco_B	73 ± 4 a	54 ± 5 b	33 ± 4 b
Híbrido	San Andrés_H	70 ± 8 a	42 ± 5 b	25 ± 4 c
	Calilegua_H	72 ± 6 a	43 ± 7 b	28 ± 6 c
	Pintascayo_H	83 ± 10 a	70 ± 12 a	57 ± 14 b
<i>C. saltensis</i>	San Andrés_S	54 ± 6 b	33 ± 7 b	9 ± 4 c
	Pintascayo_S	74 ± 9 a	47 ± 10 b	17 ± 7 c
<i>C. fissilis</i>	Guaraní_F	86 ± 5 a	52 ± 8 b	38 ± 7 b
	San Antonio_F	80 ± 4 a	57 ± 6 b	37 ± 5 b
<i>T. ciliata</i>	Testigo_T	36 ± 13 b	50 ± 14 b	23 ± 11 c
<i>C. angustifolia</i>	Col_masal_L	57 ± 8 b	33 ± 7 b	9 ± 4 c

Medias con letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

El análisis de poblaciones anidadas dentro de especies para el sitio La Fronterita muestra que se destacan tres poblaciones pertenecientes a *C. balansae*, San Andrés, Pintascayo y Río Seco. Los valores que presentan (36, 36 y 33% de supervivencia, respectivamente) son similares a los reportados en el sitio La Moraleja.

Además, en este sitio la población híbrida de Pintascayo se diferencia por tener el mayor

porcentaje de supervivencia, reportando un 57% de individuos vivos. El CV para esta población en el tercer año es de 24%.

Las dos poblaciones que representan a la especie *C. fissilis*, Guaraní y San Antonio, presentan un 38 y 37% de supervivencia, respectivamente.

El resto de las poblaciones que se estudiaron en este sitio presentaron entre 9 y 28% de los individuos vivos, además de tener la mayoría de ellas altos CV.

3.2.1.3 Sitio El Siambón

3.2.1.3.1 Comparación entre especies

El análisis de la varianza muestra que existen diferencias altamente significativas para la interacción de la supervivencia de las especies con el año.

En la Tabla 12 se presentan los porcentajes de supervivencia para las diferentes especies de *Cedrela* con sus respectivos errores estándar durante tres años en el ensayo del sitio “El Siambón”. Además, se muestra el análisis que surgió de comparar las medias de supervivencia en los tres años de evaluación mediante el test DGC.

Tabla 12. Valores promedios de supervivencia con sus errores estándar registrados en tres años consecutivos para diferentes especies de *Cedrela* en el sitio El Siambón.

Especie	Supervivencia (%)		
	Año 1	Año 2	Año 3
<i>C. balansae</i>	86 ± 4 a	19 ± 5 b	18 ± 5 b
Híbrido	82 ± 8 a	15 ± 7 b	14 ± 6 b
<i>C. fissilis</i>	84 ± 6 a	38 ± 10 b	40 ± 10 b
<i>C. saltensis</i>	64 ± 11 b	0	0
<i>C. angustifolia</i>	72 ± 14 b	0	0

Medias con letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Este sitio es el que presento los más bajos porcentajes de supervivencia en todas las especies. En la Tabla 12 se observa que, al igual que en los otros dos sitios de estudio, hubo una marcada disminución de individuos vivos del primer al segundo año de evaluación.

C. fissilis es la única especie que al tercer año tiene un mejor desempeño, sin embargo no se diferencia estadísticamente de las otras.

C. saltensis y *C. angustifolia* tienen un buen comportamiento en el primer año, pero no pudieron superar las bajas temperaturas del primer invierno y no sobrevivió ningún individuo al finalizar este estudio.

C. odorata y *T. ciliata* no superaron la etapa de establecimiento en este sitio.

3.2.1.3.2 Comparación entre poblaciones

El análisis de la varianza muestra que existen diferencias significativas para la interacción de la supervivencia de las especies con el año ($p < 0,005$).

En la Tabla 13 se presentan los porcentajes de supervivencia para las diferentes poblaciones anidadas dentro de especies de *Cedrela* con sus respectivos errores estándar durante tres años en el ensayo del sitio “El Siambón”. Además, se muestra el análisis de comparación de medias de supervivencia de las diferentes poblaciones en los tres años de estudio mediante el test DGC.

Tabla 13. Valores promedios de supervivencia con sus errores estándar registrados en tres años consecutivos para diferentes poblaciones de *Cedrela* en el sitio El Siambón.

Especie	Poblaciones	Supervivencia (%)		
		Año 1	Año 2	Año 3
<i>C. balansae</i>	San Andrés_B	74 ± 6 a	15 ± 5 b	12 ± 4 b
	Calilegua_B	93 ± 3 a	21 ± 6 b	27 ± 7 b
	Ledesma_B	79 ± 5 a	16 ± 4 b	13 ± 4 b
	Pintascayo_B	92 ± 4 a	11 ± 5 b	13 ± 5 b
	Río Seco_B	79 ± 5 a	14 ± 4 b	13 ± 4 b
Híbrido	San Andrés_H	63 ± 13 a	24 ± 11 b	17 ± 10 b
	Calilegua_H	96 ± 4 a	15 ± 8 b	19 ± 9 b
	Pintascayo_H	76 ± 16 a	11 ± 11 b	0
<i>C. saltensis</i>	San Andrés_S	64 ± 10 a	0	0
	Pintascayo_S	63 ± 13 a	0	0
<i>C. fissilis</i>	Guaraní_F	83 ± 7 a	36 ± 10 b	36 ± 10 b
	San Antonio_F	85 ± 5 a	40 ± 7 b	43 ± 8 b
<i>C. angustifolia</i>	Col_masal_L	72 ± 10 a	0	0

Medias con letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

En la Tabla 13 se observa que, si bien la prueba de comparación de medias agrupa en el último año a todas las poblaciones, las dos poblaciones pertenecientes a la especie *C. fissilis* reportan los mayores porcentajes de supervivencia (36 y 43% para Guaraní y San Antonio, respectivamente), cuyos CV son 36% y 19%.

3.2.2 Altura total de las plantas

Con el objetivo de evaluar y comparar el comportamiento a campo de diferentes especies de *Cedrela* y poblaciones anidadas dentro de especies, se estableció una red de ensayos en sitios elegidos por ser contrastantes en cuanto a sus características agroecológicas. En cada uno de ellos se tomaron registros de altura total de las plantas durante tres años consecutivos.

3.2.2.1 Sitio “La Moraleja”

3.2.2.1.1 Comparación entre especies

Los resultados del análisis de la varianza muestran la existencia de diferencias altamente significativas a nivel de especies a través de los tres ciclos de evaluación (años) para la altura total.

En la Tabla 14 se presentan los valores promedios de altura total para cada año con sus respectivos errores estándares, el IAA, el IMA, y el análisis que surgió de comparar las medias mediante el test DGC en el sitio La Moraleja en los tres primeros años de crecimiento para las diferentes especies. Los resultados del análisis de la varianza muestran la existencia de diferencias altamente significativas a nivel de especies a través de los tres ciclos de evaluación (años).

Tabla 14. Valores promedios de altura total (cm) con sus errores estándar registrados durante tres años consecutivos. Además, se presentan los valores de IAA e IMA para diferentes especies de *Cedrela* en el sitio La Moraleja.

Especie	Altura año 1	Altura año 2	Altura año 3	IAA 1	IAA 2	IMA (cm/año)
<i>C. odorata</i>	34 ± 16 d	73 ± 22 c	139 ± 22 a	39	66	53
<i>C. balansae</i>	29 ± 2 d	64 ± 2 c	131 ± 2 a	35	67	51
Híbrido	35 ± 4 d	71 ± 4 c	123,5 ± 4,5 a	36	52,5	44
<i>C. fissilis</i>	44 ± 3 d	63 ± 3 c	98 ± 3 b	19	35	27
<i>C. saltensis</i>	18 ± 9 d	42 ± 11 d	88 ± 15 b	24	46	35

IAA1 y IAA2 son los incrementos de la altura total entre los años 1 y 2, y 2 y 3, respectivamente. Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$)

Se observa que para la variable IMA, las especies se separan en dos grupos; por un lado están las que presentaron incrementos de altura total entre 53 y 44 cm/año (*C. odorata*, *C. balansae* e Híbrido), y por otro están *C. fissilis* y *C. Saltensis* que tuvieron incrementos anuales de 27 y 35 cm/año respectivamente.

C. saltensis es la especie que menos altura total alcanza desde el primer año en este sitio, alcanzando un promedio de 88 cm en el tercer año de medición. Además, por la variabilidad que presenta, no hay diferencias en el crecimiento entre el primer y segundo año de evaluación.

C. odorata es la especie que mayor IMA tiene (53 cm/año), alcanzando una altura total al tercer año de 139 cm, superando en un 58% a la que menos altura total alcanza en este año que es *C. saltensis*. Además, es la especie que presenta mayor variabilidad sobre todo en el primer año, estabilizándose en el tercero y disminuyendo desde 47 hasta un 16% el CV. No se diferencia estadísticamente de *C. balansae* (131 cm) y del Híbrido (123,5 cm).

En este ensayo, el mayor incremento en altura total fue entre la segunda y tercera medi-

ción coincidiendo con el despegue de las plantas, siendo éste incremento muy variable entre las especies.

Cabe destacar que este sitio tiene limitantes en cuanto al régimen hídrico y por ende las especies *T. ciliata* y *C. angustifolia* no prosperaron en seco.

3.2.2.1.2 Comparación entre poblaciones

Los resultados del análisis de la varianza muestran la existencia de diferencias altamente significativas para la interacción entre las poblaciones en relación al año de medición para altura total.

En la Tabla 15 se presentan los valores promedios de altura total en los diferentes años para las poblaciones estudiadas, anidadas dentro de especies, con sus respectivos errores estándares, los valores de IAA e IMA, y el análisis que surgió de comparar las medias de las poblaciones mediante el test DGC, en el sitio “La Moraleja” durante los tres primeros años de crecimiento.

Tabla 15. Valores promedios de altura total (cm) con sus errores estándar registrados en tres años consecutivos. Además, se presentan valores de IAA e IMA para diferentes poblaciones de *Cedrela* en el sitio La Moraleja.

Especie	Población	Altura año 1	Altura año 2	Altura año 3	IAA1 (cm)	IAA2 (cm)	IMA
<i>C. balansae</i>	San Andrés_B	23 ± 3 e	64,5 ± 3 c	125,5 ± 3,5 a	41,5	61	51
	Calilegua_B	30 ± 4 e	66 ± 4 c	126 ± 4 a	36	60	48
	Ledesma_B	26 ± 3 e	60,5 ± 3 c	133 ± 3 a	34,5	72,5	54
	Pintascayo_B	45 ± 4 d	58 ± 5 c	103 ± 5 b	13	45	29
	Río Seco_B	29 ± 2,5 e	64 ± 3 c	138 ± 3 a	35	74	55
Híbrido	San Andrés_H	24 ± 8 e	74 ± 8 c	118 ± 9 a	50	44	47
	Calilegua_H	31 ± 4,8 e	68 ± 5 c	127 ± 5 a	37	59	48
	Pintascayo_H	54 ± 8 c	70 ± 11 c	107 ± 11 b	16	37	27
<i>C. saltensis</i>	San Andrés_S	17 ± 9 e	39 ± 12 d	85 ± 16 b	22	46	34
	Pintascayo_S	14 ± 27 e	52 ± 27 c	102,5 ± 36 b	38	50,5	44
<i>C. fissilis</i>	Guaraní_F	41 ± 5 d	61 ± 6 c	98 ± 6 b	20	37	29
	San Antonio_F	44 ± 3 d	63 ± 4 c	99 ± 4 b	19	36	28
<i>C. odorata</i>	Testigo_O	34 ± 16 e	73 ± 21,5 c	139 ± 21,5 a	39	66	53

IAA1 y IAA2 son los incrementos de la altura total entre los años 1 y 2, y 2 y 3, respectivamente. Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$).

Se puede observar que existen dos grupos de poblaciones. Por un lado están las que alcanzaron mayor altura total en el tercer año (Testigo_O, Río Seco_B, Ledesma_B, Calilegua_H, Calilegua_B, San Andrés_B y San Andrés_H) con un promedio de 129,5 cm. Por otro lado, están las poblaciones pertenecientes al grupo de menor altura (Pintascayo_H, Pintascayo_B, Pintascayo_S, San Antonio_F y Guaraní_F) con un promedio de 99 cm.

En general, todas las poblaciones estudiadas en este ensayo tienen un mayor incremento de altura total en el segundo ciclo vegetativo de análisis que en el primero.

Pintascayo_S es la población que mayor variabilidad presentó (CV 35%).

3.2.2.2 Sitio “La Fronterita”

3.2.2.2.1 Comparación entre especies

Los resultados del análisis de la varianza muestran la existencia de diferencias altamente significativas para la interacción entre el año y la especie ($p < 0,0001$) para la variable altura total.

En la Tabla 16 se presentan los valores promedios de altura total en diferentes años para las especies estudiadas con sus respectivos errores estándares. Además, se presentan los valores de IAA e IMA para cada una de ellas, y el análisis que surgió de comparar las medias mediante el test DGC en el sitio La Fronterita durante los tres primeros años de crecimiento para las diferentes especies.

Tabla 16. Valores promedios para la variable altura (cm) y su error estándar registrado en tres años consecutivos y valores de Incremento Anual de Altura (IAA) e Incremento Medio de Altura (IMA) para diferentes especies de *Cedrela* en el sitio La Fronterita.

Especie	Altura año 1	Altura año 2	Altura año 3	IAA 1 (cm)	IAA 2 (cm)	IMA (cm/año)
<i>C. balansae</i>	23 ± 2 e	54 ± 2 d	91 ± 3 b	31	37	34
Híbrido	25 ± 4 e	68 ± 5 c	116 ± 6 a	43	48	46
<i>C. fissilis</i>	37 ± 3 d	52 ± 4 d	87,5 ± 4 b	15	35,5	25
<i>C. saltensis</i>	20 ± 4 e	46 ± 4 d	77 ± 5 c	26	31	29
<i>T. ciliata</i>	36 ± 16 d	57 ± 14 d	78 ± 19 c	21	21	21
<i>C. angustifolia</i>	32 ± 8 d	44 ± 10 d	54 ± 14 d	12	10	11

IAA1 y IAA2 son los incrementos de la altura total entre los años 1 y 2, y 2 y 3, respectivamente. Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$).

En el tercer año de evaluación, el híbrido presenta el mayor promedio de altura total con 116 cm y un IMA de 46 cm/año, superando en el promedio de altura total a *C. fissilis* en un 33%, 27% a *C. balansae*, 49% a *T. ciliata* y 85% a *C. saltensis*.

En los tres años de mediciones no se observaron diferencias significativas para altura total en la especie *C. angustifolia*, que fue la que menor altura total (54 cm) e IMA (11 cm/año) alcanzó, siendo superada un 115% por el Híbrido. Por lo tanto, parecería que el crecimiento de esta especie en este sitio es despreciable en comparación a las demás especies.

Las plantas en este sitio tuvieron un mayor incremento en altura total entre el segundo y tercer año, excepto *C. angustifolia* y *T. ciliata* que mostraron un crecimiento similar entre el primer y segundo año.

Como sucede en el sitio La Moraleja, la variabilidad va disminuyendo a medida que transcurren los años. Por ejemplo *T. ciliata* en el primer año de medición presentó un CV de 44%, el cual disminuye en el segundo año hasta prácticamente la mitad (24%). En general, la mayoría de estas especies tienen una variación media a baja.

En este sitio, los individuos plantados de *C. odorata* no sobrevivieron.

3.2.2.2.2 Comparación entre poblaciones

Los resultados del análisis de la varianza muestran la existencia de diferencias altamente significativas para la interacción entre las poblaciones y el año de medición en este sitio para la variable altura total.

En la Tabla 17 se presentan los valores promedios de altura total en diferentes años para las diferentes poblaciones estudiadas con sus respectivos errores estándares, el IAA e IMA para cada una de ellas y el test comparativo de medias DGC en el sitio La Fronterita durante los tres primeros años de crecimiento para las diferentes poblaciones.

Tabla 17. Valores promedios de altura total (cm) con sus errores estándar registrados en tres años consecutivos e IAA e IMA para diferentes poblaciones de *Cedrela* en el sitio La Fronterita.

Especie	Poblaciones	Altura año 1	Altura año 2	Altura año 3	IAA 1 (cm)	IAA 2 (cm)	IMA (cm/año)
<i>C. balsanae</i>	San Andrés_B	20 ± 4 d	55 ± 4 c	92 ± 4,5 b	35	37	36
	Calilegua_B	20 ± 4 d	54 ± 5 c	103 ± 6 a	34	49	42
	Ledesma_B	21 ± 4 d	50 ± 4 c	80 ± 5 b	29	30	30
	Pintasca-yo_B	36,5 ± 5 c	52 ± 5 c	88 ± 6 b	15,5	36	26
	Río Seco_B	23 ± 3 d	55,5 ± 3 c	93 ± 4 b	32,5	37,5	35
Híbrido (<i>C. saltensis</i> x <i>C. balsanae</i>)	San Andrés_H	17,5 ± 7 d	63,5 ± 9 b	121,5 ± 12 a	46	58	52
	Calilegua_H	24 ± 5,5 d	72 ± 7 b	125 ± 8 a	48	53	51
	Pintasca-yo_H	53 ± 11 c	68,5 ± 12 b	90 ± 13 b	15,5	21,5	19
<i>C. saltensis</i>	San Andrés_S	20 ± 4 d	46 ± 4 c	78 ± 5 b	26	32	29
	Pintasca-yo_S	18,5 ± 13 d	34,5 ± 16 c	40 ± 25,5 c	16	5,5	11
<i>C. fissilis</i>	Guaraní_F	34 ± 6 c	54 ± 7 c	87 ± 8 b	20	33	27
	San Antonio_F	38 ± 4 c	52 ± 4 c	88 ± 5 b	14	36	25
<i>C. angustifolia</i>	Colecta_masal_L	32 ± 8 c	44 ± 10 c	53,5 ± 14 c	12	9,5	11
<i>T. ciliata</i>	Testigo_T	37 ± 16 c	57 ± 14 c	78 ± 18,5 b	20	21	21

IAA1 y IAA2 son los incrementos de la altura total entre los años 1 y 2, y 2 y 3, respectivamente. Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$).

Se observan tres grupos de poblaciones en la medición del tercer año. En el primer grupo se encuentran las poblaciones de mayor altura total, Calilegua_H, Andres_H y Calile-

gua_B; con un promedio de 117 cm. El segundo grupo está compuesto por aquellas poblaciones que tienen valores intermedios de altura total y cuyo promedio fue de 86 cm. Ellas son Río Seco_B, San Andrés_B, Pintascayo_H, San Antonio_F, Pintascayo_B, Guaraní_F, Ledesma_B, San Andrés_S y Testigo_T. El tercer grupo de poblaciones está compuesto por Colecta_masal_L y Pintascayo_S, cuyo valor medio de altura total fué de 47 cm. Estas dos últimas son las poblaciones que presentaron elevada variabilidad en su comportamiento, por ejemplo Pintascayo_S presentó más del 63% de CV en el tercer año. El promedio de altura total al final de la evaluación del primer grupo supera en un 149% el promedio del tercer grupo.

Entre los tres grupos de poblaciones existen diferencias estadísticamente significativas. La población que mayor altura alcanzó en el último año de medición corresponde a un híbrido de la zona de Calilegua (Calilegua_H), la cual supera en un 212% a Pintascayo_S que es la población que menos altura total alcanzó.

Si se comparan los crecimientos de cada procedencia en los dos períodos correspondientes a los tres años de medición, se observa que Pintascayo_S y Col_masal_L tiene un IAA2 menor al IAA1, mientras que Testigo_T tiene un IAA1 prácticamente igual al IAA2. En el resto de las poblaciones el incremento de altura en el segundo periodo fue mayor al del primer periodo.

3.2.2.3 Sitio El Siambón

3.2.2.3.1 Comparación entre especies

Los resultados del análisis de la varianza muestra que no existen diferencias estadísticamente significativas en la interacción entre especies con el año para este sitio.

En la Tabla 18 se presenta la información referida al sitio de ensayo El Siambón, donde

se muestran los valores promedios de altura total en diferentes años para las especies estudiadas con sus respectivos errores estándares. Además se presentan los valores de IAA e IMA para cada una de ellas, y el análisis que surgió de comparar las medias mediante el test DGC durante los tres primeros años de crecimiento para las diferentes especies en este sitio.

Tabla 18. Valores promedios de altura total (cm) con sus errores estándar registrados en tres años consecutivos. Además, se presentan valores de IAA e IMA para diferentes especies de *Cedrela* en el sitio El Siambón.

Especie	Altura año 1	Altura año 2	Altura año 3	IAA 1 (cm)	IAA 2 (cm)	IMA (cm/año)
<i>C. balansae</i>	31 ± 2 f	57,5 ± 3 d	85 ± 3 b	26,5	27,5	27
Híbrido	36 ± 4 f	61 ± 7 d	71 ± 7 c	25	10	18
<i>C. fissilis</i>	47 ± 3 e	73 ± 4 c	100 ± 3,5 a	26	27	27

IAA1 y IAA2 son los incrementos de la altura total entre los años 1 y 2, y 2 y 3, respectivamente. Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$).

Entre las 7 especies ensayadas en este sitio solo sobrevivieron tres (*C. balansae*, el híbrido y *C. fissilis*).

C. fissilis tuvo un incremento medio de altura por año de 27 cm/año alcanzando al final de la evaluación una altura total promedio de 100 cm, diferenciándose de forma significativa de las otras dos especies, *C. balansae* alcanzó una altura total media en el tercer año fue 85 cm y un IMA de 27 cm/año y el Híbrido con 71 cm y 18 cm/año de IMA.

El híbrido es la que menor altura total alcanza en el período estudiado siendo superada por un 41% por *C. fissilis* y 20% por *C. balansae*. Las tres especies se diferencian significativamente.

Los valores de los coeficientes de variación son inferiores a 10 para todas las especies en los tres años de análisis.

3.2.2.3.2 Comparación entre poblaciones

Los resultados del análisis de la varianza muestran la existencia de diferencias altamente significativas para la interacción entre las poblaciones y el año para este sitio para la altura total.

En la Tabla 19 se presentan los valores promedios de altura total en diferentes años para las diferentes poblaciones estudiadas, las cuales están anidadas dentro del factor especie, con sus respectivos errores estándar. Además, se presentan los valores de IAA e IMA para cada una de ellas, y el análisis que surgió de comparar las medias mediante el test DGC durante los tres primeros años de crecimiento para las diferentes poblaciones en el sitio El Siambón.

Tabla 19. Valores promedios de altura total (cm) con sus errores estándar registrados en tres años consecutivos. Además, se presentan valores de IAA e IMA para diferentes poblaciones de *Cedrela* en el sitio El Siambón.

Especie	Poblaciones	Altura año 1	Altura año 2	Altura año 3	IAA 1 (cm)	IAA 2 (cm)	IMA (cm/año)
<i>C. balsamifera</i>	San Andrés_B	28 ± 3 d	62 ± 6 c	93 ± 6 b	34	31	33
	Calilegua_B	31 ± 3 d	64,5 ± 5 c	89 ± 5 b	33,5	24,5	29
	Ledesma_B	29,5 ± 3 d	55 ± 5 c	85 ± 5 b	25,5	30	28
	Pintascayo_B	40 ± 3,5 d	44 ± 7,5 c	76 ± 7 b	4	32	18
	Río Seco_B	29 ± 3 d	59 ± 5 c	85 ± 5 b	30	26	28
Híbrido	San Andrés_H	33 ± 7 d	78 ± 10 b	97 ± 11 b	45	19	32
	Calilegua_H	37 ± 5 d	46 ± 10 c	55 ± 9 c	9	9	9
<i>C. fissilis</i>	Guaraní_F	45,5 ± 4,5 c	75 ± 6 b	88 ± 6 b	29,5	13	21
	San Antonio_F	51 ± 3 c	74 ± 4 b	106,5 ± 4 a	23	32,5	28

IAA1 y IAA2 son los incrementos de la altura total entre los años 1 y 2, y 2 y 3, respectivamente. Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$).

San Antonio_F es la población que mayor altura total promedio alcanzó (106,5 cm), con un IMA de 28 cm/año. Estos valores hacen que se diferencie de forma estadísticamente significativa del resto de las poblaciones. Se observa un grupo intermedio constituido por San Andrés_H, San Andrés_B, Calilegua_B, Guaraní_F, Río Seco_B, Ledesma_B y Pintascayo_B, las cuales registraron al tercer año alturas totales en un rango de 76 a 97 cm.

En el extremo inferior se encuentra Calilegua_H, la población que menos altura total registra en este periodo (55 cm; IMA de 9 cm/año). Tanto San Antonio_F como Calilegua_H se diferencian estadísticamente del resto de las poblaciones en estudio.

Una característica del crecimiento de Calilegua_H es que el aumento en centímetros de un año a otro es el más bajo que se registró en este sitio con 9 cm tanto para el IAA1 como

para el IAA2.

San Antonio_F supera en un 94% a Calilegua_H, lo que corresponde a 51,5 cm de diferencia entre ambas poblaciones.

Las poblaciones Pintas_H, Andrés_S, Pintas_S, Testigo_O, Testigo_L y Testigo_T no sobrevivieron en este ensayo.

3.2.3 Análisis de interacción entre sitio y especie

La altura total muestra una interacción significativa con el ambiente para cada especie (Figura 6).

Este tipo de interacción (genotipo x ambiente) posee un interés especial en el mejoramiento genético dado que significa que el rendimiento relativo de familias, procedencias o especies difiere cuando éstas crecen en sitios distintos. Encontrar este tipo de interacción puede resultar de gran utilidad cuando se desea maximizar ganancias en ambientes específicos, pero dicha interacción puede transformarse en una enorme barrera cuando se trata de obtener líneas de amplia adaptación apropiadas para distintos ambientes.

El sitio La Moraleja fue el que presentó mayores valores en la variable altura total en el tercer año, seguido por el sitio La Fronterita y finalmente por El Siambón, el cual presentó el menor crecimiento promedio de plantas en altura total (Figura 6).

La fuerte interacción genotipo x ambiente resultó en que, para cada ambiente, una especie diferente se destacó del resto. De esta forma, se observa que:

En el sitio La Moraleja la especie que mayor altura total alcanzo fue *C. balansae* la cual no presento diferencias estadísticamente significativas con Híbrido ni con *C. odorata*, pero si fue ampliamente superior a *C. fissilis* y a *C. saltensis* (Figura 6).

En el sitio El Siambón *C. fissilis* alcanzó la mayor altura total (Figura 6), aunque no presenta diferencias estadísticamente significativas con respecto al Híbrido y *C. balansae*.

En el sitio La Fronterita, el Híbrido fue superior para la variable altura total presentando diferencias estadísticamente significativas con respecto a las demás especies (Figura 6).

El resto de las especies tuvieron valores de altura total sensiblemente inferiores en cada sitio y en algunos casos ausencia de plantas. Por ejemplo:

C. saltensis solo se pudo medir en La Moraleja y en La Fronterita, presentando valores de altura total sensiblemente inferiores a *C. balansae* e Híbrido (Figura 6).

C. odorata solo se pudo medir en La Moraleja y *C. angustifolia* en el sitio La Fronterita. En el caso de *C. odorata*, si bien presentó un comportamiento destacado para la variable altura total, el CV fue elevado. Lo mismo sucedió con el CV de *C. angustifolia*, en este caso con valores extremadamente inferiores a las demás especies (Figura 6).

T. ciliata solo se pudo medir en La Fronterita y su altura total no se diferencia de forma significativa a la mayoría de las especies analizadas, excepto al Híbrido

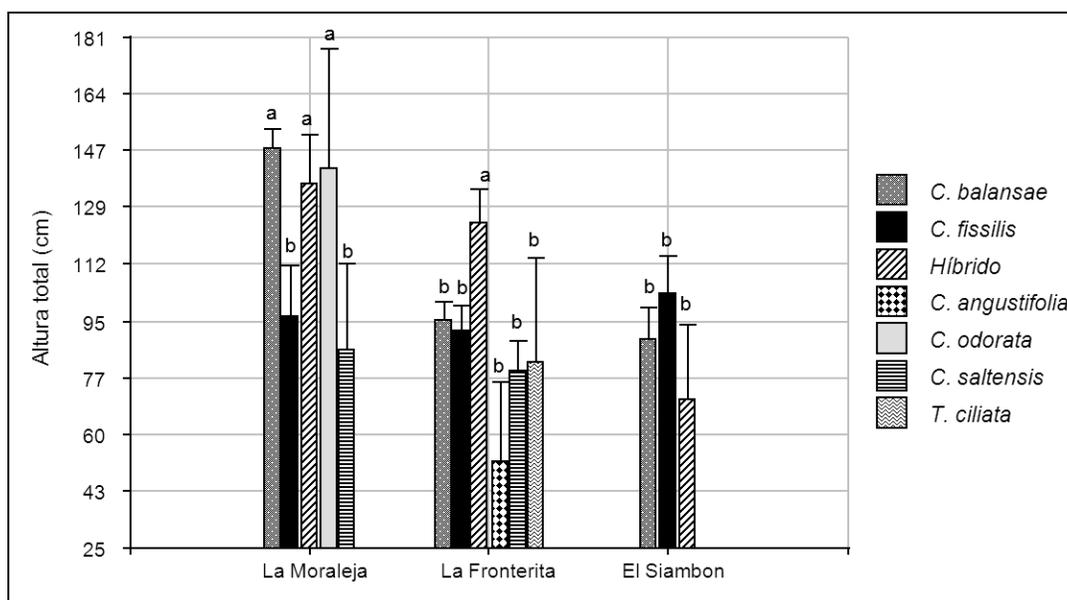


Figura 6. Altura promedio total (cm) alcanzada por cada especie de *Cedrela* para los tres sitios estudiados (La Moraleja, La Fronterita y El Siambón). Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$).

3.2.4 Análisis de interacción entre temperatura mínima absoluta de cada sitio de plantación y supervivencia

La supervivencia de las especies aumentó a medida que era mayor la temperatura mínima absoluta que caracteriza a cada ambiente y/o año de evaluación (Figura 7). En este sentido, se distinguen cuatro patrones de comportamiento de las especies ante los cambios en la temperatura mínima absoluta.

Híbrido, *C. fissilis* y *C. balansae* comparten la misma tendencia en cuanto a supervivencia, siendo las especies que mayor sobrevida tuvieron cuando las temperaturas fueron muy bajas. Por ejemplo, a $-1,5\text{ °C}$ la supervivencia fue de un 32% y a $-5,8\text{ °C}$ de 20% (Figura 2).

C. saltensis es la especie que menor supervivencia presentó cuando las temperaturas eran inferiores a $-4,4\text{ °C}$, sin embargo, la sobrevida aumenta drásticamente a medida que au-

menta la temperatura mínima absoluta, llegando a tener 18% de supervivencia a -1,5 °C (Figura 7).

C. angustifolia y *C. odorata* presentaron una muy baja supervivencia, esto indicaría una elevada sensibilidad a las bajas temperaturas.

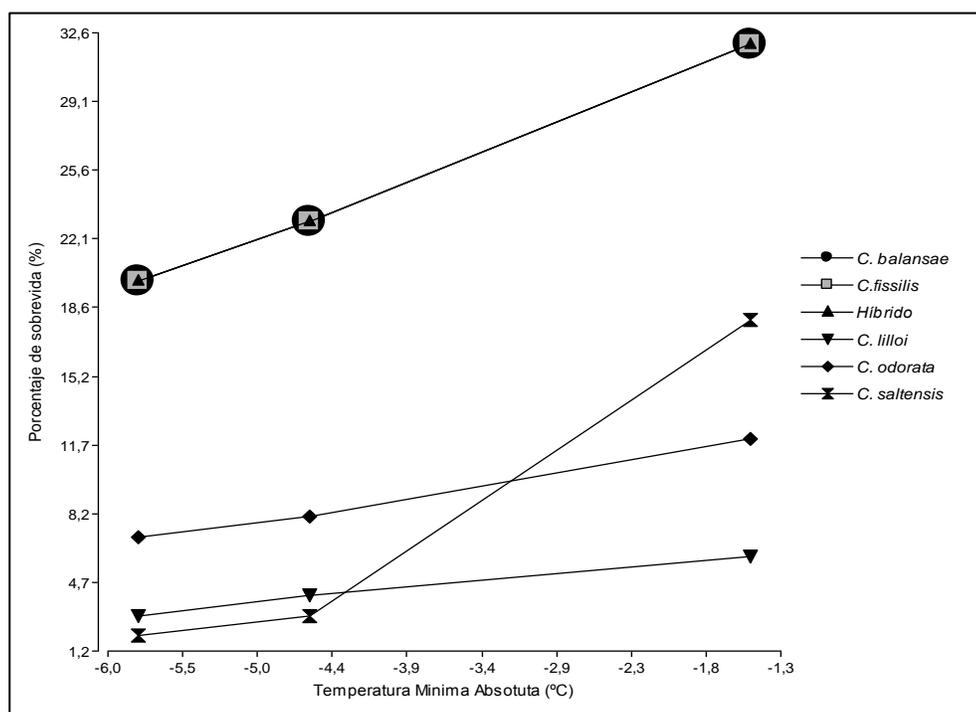


Figura 7. Porcentaje de supervivencia en función de la temperatura mínima absoluta para diferentes especies del genero *Cedrela*

3.2.5 Comparación de la altura y supervivencia de las plantas en los tres sitios de ensayo en el tercer año de medición

En la Tabla 20 y Tabla 21 se presentan los resultados de altura y supervivencia de cada población anidada en especie en el tercer año de evaluación ajustada para cada sitio.

A partir de las tablas 20 y 21 se realizó el análisis de correlación de altura y superviven-

cia alcanzada al tercer año en cada sitio de ensayo con respecto a la precipitación y altitud de los sitios de origen de las semillas.

Se observa que, la altitud de la fuente de semilla (procedencia) no explica la variación en la altura total de las plantas a los tres años, aunque se puede advertir que las precipitaciones de los sitios de procedencia tienen un mayor efecto. De esta forma, aquellas poblaciones provenientes de sitios más secos son las que mejor se adaptaron en el sitio La Moraleja, que es el sitio con menor precipitación ($r=-0,72^{**}$) (Tabla 20).

En La Moraleja, las poblaciones de Ledesma, San Andrés, Calilegua, Río Seco y Pintascayo pertenecientes a *C. balansae* no presentaron diferencias significativas para la variable altura total, a pesar de que Pintascayo proviene de un franja de mayor altitud y se solapa con el hábitat de *C. saltensis*. En cuanto a la supervivencia, justamente estas poblaciones son las que mayores porcentajes de supervivencia tuvieron, excepto Pintascayo que apenas alcanzó el 3%.

Por otro lado, las poblaciones que provienen de sitios más húmedos se adaptaron mejor en El Siambón ($r=0,87^{**}$), tales como Guaraní y San Antonio de *C. fissilis*.

En La Fronterita, se destacan las poblaciones de San Andrés y Calilegua pertenecientes al Híbrido, las cuales presentan los mayores valores de altura total y supervivencia, diferenciándose del resto de las especies. La población de Pintascayo (Híbrido), se destacó del resto de las poblaciones por tener la mayor supervivencia (57%), lo cual no deja de ser razonable ya que las altitudes de la procedencia y del sitio de ensayo son similares (Tablas 20 y 21).

Tabla 20: Altura total media (cm) alcanzada al tercer año por cada población anidada en especie ajustadas para cada sitio (La Moraleja, La Fronterita y El Siambón). Medias con una letra común no son significativamente diferentes ($p > 0,05$).

Especie	Poblaciones	Altitud media (m)	Precipitación media anual (mm)	Altura total año 3		
				La Moraleja	La Fronterita	El Siambón
<i>C. balansae</i>	San Andrés_B	400	1000	133,2 ± 9,9 a	95,5 ± 8,4 b	99,7 ± 19,9 b
	Calilegua_B	700	1200	152,0 ± 12,2 a	110,7 ± 10,8 a	91,1 ± 15,5 b
	Ledesma_B	400	800	153,1 ± 8,6 a	83,9 ± 9,1 b	91,4 ± 17,4 b
	Pintascayo_B	900	1300	146,5 ± 31,6 a	92,0 ± 10,6 b	77,5 ± 23,1 b
	Río Seco_B	700	900	152,9 ± 7,4 a	96,3 ± 7,2 b	89,8 ± 15,5 b
Híbrido	San Andrés_H	470	2130	115,4 ± 36,4 a	132,5 ± 20,3 a	97,8 ± 36,6 b
	Calilegua_H	500	2130	137,2 ± 16,7 a	133,3 ± 13,5 a	53,8 ± 28,7 b
	Pintascayo_H	791	1300	212,0 ± 62,9 a	96,5 ± 21,2 b	-
<i>C. salten-sis</i>	San Andrés_S	976	1400	81,0 ± 28,6 b	80,7 ± 9,8 b	-
	Pintascayo_S	900	1300	114,0 ± 62,8 a	60,7 ± 25,8 b	-
<i>C. fissilis</i>	Guaraní_F	836	1400	101,9 ± 28,3 b	90,8 ± 13,2 b	91,6 ± 19,1 b
	San Antonio_F	900	1300	93,7 ± 17,9 b	92,8 ± 8,8 b	109,6 ± 12,5 a
<i>C. angustifolia</i>	Colec-ta_masal_L	Pool de semillas		-	50,9 ± 24,0 b	-
<i>T. ciliata</i>	Testigo_T	Semillas comerciales		-	82,4 ± 31,5 b	-
<i>C. odorata</i>	Testigo_O	Semillas comerciales		140,3 ± 36,4 a	-	-

En La Fronterita, todas las poblaciones que componen a la especie *C. balansae* tuvieron los mayores valores de supervivencia, en especial las localidades de Pintascayo, San Andrés y Río Seco que se destacaron del resto (Tabla 21).

En El Siambón, *C. fissilis*, más específicamente la población San Antonio, es la que mejor comportamiento mostró, presentando un 43% de supervivencia al tercer año de evaluación y una altura total promedio de 106 cm, diferenciándose estadísticamente del resto de las especies estudiadas (Tablas 20 y 21).

Tabla 21: Porcentaje de supervivencia de cada población población anidada en especie ajustadas para cada sitio (La Moraleja, La Fronterita y El Siambón) al cabo de tres años de plantación.

Especies	Poblaciones	Supervivencia año 3 (%)		
		La Moraleja	La Fronterita	El Siambón
<i>C. balansae</i>	San Andrés_B	33 ± 5 a	36 ± 5 a	12 ± 4 a
	Calilegua_B	20 ± 4 b	24 ± 4 b	27 ± 7 a
	Ledesma_B	36 ± 4 a	26 ± 4 b	13 ± 4 a
	Pintascayo_B	3 ± 1 b	36 ± 6 a	13 ± 5 a
	Río Seco_B	32 ± 4 a	33 ± 4 a	13 ± 4 a
Híbrido	San Andrés_H	9 ± 5 b	25 ± 4 b	17 ± 10 a
	Calilegua_H	18 ± 5 b	28 ± 6 b	19 ± 9 a
	Pintascayo_H	6 ± 6 b	57 ± 14 a	0
<i>C. saltensis</i>	San Andrés_S	4 ± 2 b	9 ± 4 b	0
	Pintascayo_S	3 ± 3 b	17 ± 7 b	0
<i>C. fissilis</i>	Guaraní_F	2 ± 1 b	38 ± 7 a	36 ± 10 a
	San Antonio_F	6 ± 2 b	37 ± 5 a	43 ± 8 a
<i>C. odorata</i>	Testigo_O	18 ± 10 b	0	0
<i>T. ciliata</i>	Testigo_T	0	23 ± 11 b	0
<i>C. angustifolia</i>	Col_masal_L	0	9 ± 4 b	0

DISCUSIÓN

De acuerdo a los resultados de las mediciones en vivero, se observó que existe una correlación negativa entre altura total y DAC a nivel de especies. El caso más notorio es *C. fissilis* con respecto al grupo integrado por *C. balansae*, *C. saltensis* y el híbrido natural.

C. fissilis alcanza mayor altura total y menor DAC al finalizar el periodo de viverización. Lo opuesto ocurre con *C. balansae*, *C. saltensis* y el híbrido con los valores más altos para la variable DAC y más bajos para altura total. Es probable que los individuos pertenecientes a este grupo acumulen sustancias de reserva en el tallo para utilizarlas en condiciones de estrés (ya sea hídrico y/o térmico), lo cual sucede normalmente en las zonas de ocurrencia natural de estas especies en el NOA. En cuanto al híbrido, muestra un comportamiento intermedio entre sus parentales, *C. balansae* y *C. saltensis*.

Por otro lado, está muy estudiado que durante el proceso de aclimatación las células generalmente pierden almidón y acumulan azúcares simples. Esto se puede interpretar como un mecanismo de protección ya que es posible que los azúcares en el protoplasma celular actúen reduciendo el daño por enfriamiento de los constituyentes vitales de la célula. Los azúcares se acumulan en la vacuola celular y actúan disminuyendo el punto de congelamiento de las células. Este proceso de aclimatación no se desarrolla en la estación de crecimiento, sino que tiene lugar a lo largo del otoño (Weiser, 1970).

Durante este proceso tienen lugar una serie de cambios morfológicos y fisiológicos que permiten a las plantas aclimatarse a las nuevas condiciones atmosféricas y sobrevivir durante el invierno. El transporte de sustancias de reserva hacia órganos perennes, la disminución en el contenido de humedad de los tejidos, la transformación de almidón en azúcares solubles y las modificaciones en la composición lipídica de las membranas celulares son algunos de ellos

(Gallino *et al.*, 2007; Pearce, 2001). Aún dentro de un mismo género y especie, el comportamiento de las plantas ante temperaturas bajo cero puede variar (Chaar, 2013).

De los resultados de las pruebas bioquímicas en las especies de *Cedrela* se desprende que en el verano la concentración de azúcares en las hojas de las plantas aumenta considerablemente. Esto no significa que en este momento del ciclo sean más resistentes a las heladas, sino a que las plantas están en un activo desarrollo ya que las condiciones climáticas son totalmente favorables.

En el otoño-invierno la concentración de azúcares si bien es menor que en el verano para todas las especies de *Cedrela*, existen diferencias en el nivel de estos azúcares entre las especies, lo cual les conferiría diferencias en cuanto al comportamiento frente a las bajas temperaturas. Por un lado, se observa que aquellas plantas pertenecientes a *C. balansae*, *C. saltensis* y el híbrido son las que menor concentración de azúcares presentaron en las hojas, y como se mencionó anteriormente, estas tres son las que mostraron mayor DAC en el vivero, lo cual podría estar indicando que cuando comienzan los cambios ambientales (acortamiento de los días y disminución de las temperaturas) durante el proceso de aclimatamiento, remueven sus azúcares desde las hojas hacia el tallo.

Para poder estimar o deducir la estrategia de aclimatamiento utilizada por estas tres especies utilizamos el Ln-IDT, el cual fue medido a lo largo de la estación de otoño-invierno mediante el daño en la membrana inducido artificialmente por congelamiento de los folíolos (ver materiales y métodos). La variable Ln-IDT, nos puede dar una idea de cuan aclimatada o preparadas se encuentran las membranas celulares de las plantas cuando son sometidas a bajas temperaturas.

En el caso de *C. balansae* y *C. saltensis*, se observó que el daño en la membrana aumenta considerablemente a medida que las temperaturas del ambiente disminuyen. Es

probable que estas especies remuevan sus fotosintatos hacia el tallo durante el otoño, llevando a un envejecimiento del foliolo, y por ende aumentando la fragilidad de la membrana celular. Analizando la Figura 5, se puede observar que cuando las temperaturas ambientales son inferiores a 17,5 °C, *C. balansae* y *C. saltensis* tendieron a aumentar significativamente la conductividad del eflujo celular. Sin embargo, el híbrido presentó una tendencia prácticamente constante, y comparándola con las otras dos especies, se registraron menores valores de Ln_IDT a temperaturas más bajas.

Casi todas las poblaciones de *C. balansae* y *C. saltensis* tienen los datos más altos para la variable DAC y los menores para altura total, colaborando equitativamente para el nivel especie. Para el caso del híbrido se destacó la población San Andrés.

C. fissilis presentó diferencias estadísticamente significativas respecto a *C. balansae*, *C. saltensis* y el híbrido, para todas las variables hasta aquí discutidas, por ejemplo, presenta una mayor concentración de azúcares en la estación otoño-invierno. Es probable que esta especie movilice sus nutrientes de forma más tardía o bien que manifieste una estrategia diferente. Por ejemplo, que la glucosa y fructosa sean utilizadas para colaborar a la mantención de la integridad de la membrana celular. Este hecho se puede corroborar en la Figura 5, donde se puede ver que el Ln-IDT para *C. fissilis* es constante a las variaciones de temperaturas y siempre menor a los valores registrados por las otras especies. Si a esto se le suma que en la etapa de viverización *C. fissilis* es la que menor DAC y mayor altura total presentó, podría suponerse que acumula menor cantidad de sustancias de reserva en el tallo, al contrario de lo que sucedió con *C. balansae*. De acuerdo a esto, podríamos referirnos a *C. fissilis* como la especie menos sensible a bajas temperaturas, comparada a *C. balansae*, *C. saltensis* y el híbrido.

De las dos poblaciones que representan a *C. fissilis*, Guaraní se diferencia estadísticamente por presentar la mayor cantidad de azúcar en el otoño-invierno cuando se compara con el resto de las poblaciones estudiadas. Es probable que las plantas que provienen

de esta zona presenten una mayor tolerancia a las bajas temperaturas y que estos azúcares participen en la estabilización de las membranas celulares. Como se mencionó, ésta población también se destaca para la variable Ln_IDT, debido a que tiene una tendencia particular y porque a temperaturas más bajas presenta el menor daño en su membrana.

Por último, la especie *C. angustifolia* (ex *C. lilloi*) es una de las que mayor altura total y menor DAC alcanzó en la etapa de vivero. Además, es la especie que menor concentración de azúcares presenta en las hojas en el otoño-invierno. Esto podría estar indicando que en *C. angustifolia* los azúcares se movilizan a otros destinos (raíz) para almacenarlos como reservas cuando las condiciones ambientales sean las óptimas. Lamentablemente no se dispuso de datos de Ln-IDT para esta especie ya que en la mitad del periodo de muestreo, el follaje era senescente y prácticamente escaso.

En general, los vegetales responden a una situación de estrés con una gran diversidad de respuestas. Por este motivo, muchas veces resulta confusa la interpretación de los resultados.

En relación a los ensayos de campo planteados en este trabajo de investigación, la repetición de ensayos genéticos con la misma constitución de poblaciones y especies en diferentes sitios conformando de esta forma una red de ensayos, tuvo como fin cubrir los efectos de la variación ambiental en el espacio para evaluar la interacción genotipo x ambiente y con ese dato ajustar la eficiencia de la selección a futuro en el programa de mejoramiento con estas especies.

Se sabe que las poblaciones naturales difieren ampliamente en sus capacidades para resistir diferentes plagas o ambientes (Zobel y Talbert, 1988). Una muestra es lo que ocurrió en La Moraleja y en El Siambón.

En el sitio **La Moraleja** es probable que las bajas temperaturas no hayan sido el único

factor determinante en el establecimiento de estas plantas, dado que se trata de una zona de transición hacia la zona semiárida (umbral al Chaco) con una precipitación media anual de solo 850 mm y un elevado ΔT (30 °C) en la época con déficit hídrico. *C. balansae* fue la especie que mostró una mayor supervivencia y crecimiento en altura total en los tres ciclos de evaluación en La Moraleja. De hecho, de los tres sitios probados, *C. balansae* presenta mejor desempeño en La Moraleja, en particular la población procedente de Ledesma, la cual resultó ser la más estable frente a la falta de irrigación. El régimen de precipitación promedio en La Moraleja es de 863 mm anuales, lo cual es consecuente con el mayor grado de adaptación a las condiciones de deficiencia hídrica. Aunque, la población de Río Seco mostró un mejor comportamiento, no se evidencian diferencias estadísticamente significativas entre las poblaciones de San Andrés, Calilegua y Ledesma, salvo con Pintascayo que proviene de una franja de mayor altitud y solapa con el hábitat de *C. saltensis*. Al respecto, Soldati *et al.*, (2013), mediante un estudio realizado con marcadores AFLP y SSR, considera a *C. balansae* como una única población donde la mayor variabilidad se halla entre y dentro de los individuos.

Por otro lado, en **El Siambón**, ensayo ubicado a mayor altitud y donde se registraron las condiciones más adversas de temperatura en los tres años de estudio (temperatura mínima media del mes más frío 4,2 °C y la mínima absoluta -5,8 °C) *C. fissilis* sobresale como la especie más promisoría, considerando además que la latitud es similar al lugar de origen de las semillas (27°S). La población San Antonio fue la que mejor comportamiento mostró, presentando un 40% de supervivencia al tercer año de evaluación y una altura total promedio de 100 cm, diferenciándose estadísticamente del resto de las especies estudiadas. *C. balansae* tuvo valores intermedios entre *C. fissilis* y el Híbrido en cuanto a la altura total, sin embargo solo sobrevivió el 18% de los individuos que representaban a esta especie.

A partir de los resultados de La Moraleja y El Siambón se puede ver que las precipitaciones de estos sitios (Tabla 3) tienen un mayor efecto sobre el desarrollo de las plantas en el campo. De esta manera, aquellas poblaciones provenientes de sitios más secos

son las que mejor se adaptaron en el sitio La Moraleja, en particular las poblaciones de Ledesma, San Andrés, Calilegua y Río Seco pertenecientes a *C. balansae*, y aquellas poblaciones que provienen de sitios más húmedos se adaptaron mejor en El Siambón, tales como Guaraní y San Antonio de *C. fissilis*.

Los resultados mostrados en la tabla 20, concuerdan con los obtenidos por Ruiz *et al.* (2013), donde las poblaciones de *C. balansae* logran mejor rendimiento que las de *C. fissilis* bajo un régimen de déficit hídrico severo, en particular la población procedente de Ledesma, la cual crece naturalmente en un régimen de precipitación promedio de 863 mm anuales. Por su parte Soldati *et al.* (2013), mediante un estudio realizado con marcadores moleculares AFLP y SSR, concluyó que *C. balansae* constituye una única población en la Argentina, en la cual la mayor variabilidad genotípica se halla entre individuos.

La Fronterita fue el sitio donde sobrevivió un mayor espectro de especies, destacándose cuatro de ellas: híbrido, *C. fissilis*, *C. balansae* y *C. saltensis*. El híbrido presentó el mayor valor para la variable altura total y sus incrementos anuales, diferenciándose del resto de las especies, destacándose las poblaciones híbridas de San Andrés y Calilegua con los mayores valores de altura total. La población híbrida de Pintascayo, se destacó del resto de las poblaciones por tener la mayor supervivencia (57%), lo cual no deja de ser razonable ya que las altitudes de la procedencia y del sitio de ensayo son similares.

En La Fronterita, todas las poblaciones que componen a la especie *C. balansae* tuvieron un buen comportamiento en cuanto a supervivencia, sin embargo las provenientes de las localidades de Pintascayo y San Andrés se destacaron del resto (Tabla 11).

En este último sitio, las dos poblaciones que componen a la especie *C. fissilis*, tienen valores muy altos y similares entre ellas, tanto para altura total como para supervivencia.

El análisis conjunto de experimentos, mostró diferencias altamente significativas para la interacción de especies x sitio, siendo *C. balansae* y el Híbrido las especies que mayor altura total alcanzan en La Moraleja y La Fronterita y *C. fissilis* en El Siambón.

Del análisis del porcentaje de supervivencia en función de las temperaturas mínimas absolutas que se registraron en los sitios de los ensayos (Figura 7) se observó que *C. balansae* tiene la misma tendencia que *C. fissilis* y el híbrido. Esto significa que cuando se registraron las temperaturas más bajas fueron las que mayor porcentaje de plantas vivas presentaron. A esto se suma que *C. balansae* fue la especie que mayor altura total registró en campo, sobre todo, en La Moraleja. *C. saltensis* sufre una drástica disminución de individuos cuando las temperaturas descienden.

Se sabe que la fase de arraigo es un cuello de botella del establecimiento de especies leñosas en condiciones de campo (Burdett, 1990; Cortina y Vallejo, 2004; Vilagrosa *et al.*, 1997). Por ello, no es de extrañar que sea durante el primer año tras la plantación cuando la mortalidad de plantas suele ser mayor.

En el presente trabajo, la supervivencia general en los ensayos de campo fue baja. La reducción más drástica sucedió después del primer acontecimiento de heladas, es decir a los nueve meses de implantación. Las temperaturas mínimas absolutas que se registraron con los data loggers, instalados *in situ* en los tres ensayos, fueron debajo del punto de congelamiento. Esta observación fue el motor impulsor para la realización de las determinaciones bioquímicas como mecanismo fisiológico característico de grandes entidades taxonómicas.

Es probable que los valores obtenidos de dichas pruebas bioquímicas estén relacionados al estado fenológico de cada especie en las condiciones de campo. Sería interesante poder realizar observaciones de este tipo para relacionar de una forma más concluyente la madurez de las hojas con la sensibilidad al frío. A pesar de no disponer de estos datos se puede hacer

una aproximación a dicha relación.

En el vivero, *C. balansae* tuvo uno de los mayores DAC y además alta sensibilidad de sus membranas plasmáticas a la disminución de la temperatura ambiental. Es probable que este comportamiento en el vivero, relacionado a lo observado en La Moraleja, se deba a que durante el otoño *C. balansae* remueve sus fotosintatos desde las hojas hacia el tallo como una forma o estrategia de aclimatamiento, entrando de esta forma en un estado de dormancia hasta que las condiciones ambientales sean favorables. El híbrido presenta en muchas de las determinaciones un comportamiento intermedio entre *C. balansae* y *C. saltensis*. Esta última tuvo muy pocas plantas vivas en los ensayos de campo. En el caso de *C. fissilis*, la estrategia es la de mantener su follaje fotosintéticamente activo durante la estación fría, utilizando los azúcares para mantener y colaborar con la integridad de las membranas celulares minimizando el accionar negativo de la formación de hielo, esto se correlaciona con el menor DAC y mayor altura total en la etapa de viverización y su comportamiento destacado en el sitio El Siambón.

Las diferentes poblaciones de *Cedrela* estudiadas presentaron una respuesta plástica frente a diferentes condiciones ambientales probadas. Los diferentes ambientes donde se probó todo el material genético disponible actuaron como un filtro inflexible, forzando a las diferentes poblaciones anidadas en especies a expresar su capacidad de adaptación a las condiciones más extremas (bajas temperaturas y déficit hídrico en ciertos casos). De esta forma, se demarcaron condiciones agroecológicas más y menos propicias como área potencial para el cultivo sustentable del cedro en las Yungas. Sumado a esto, las condiciones silvícolas en que se probaron también fueron extremas dado que se plantaron a cielo abierto y sin protección alguna. En su hábitat natural las diferentes especies se protegen unas a otras en rodales disetáneos mixtos donde conviven naturalmente. Esta situación se podría encontrar en otras condiciones de cultivo, como ser el sistema silvicultural llamado “enriquecimiento”, en el que se busca incrementar la frecuencia de especies de mayor valor económico en zonas degradadas o empobrecidas donde dichas especies ya fueron aprovechadas. Tal sistema, se contempla como alternativa de producción sustentable para las “zonas amarillas” donde el

cambio de uso del suelo está prohibido, según la ley nacional 26.331 en vigencia. Sólo en el NOA, las áreas amarillas ubicadas en el pedemonte superan el millón de hectáreas, surgiendo así una gran oportunidad productiva sustentable de enriquecimiento con especies de alto valor socioeconómico y ecosistémico.

Se podría decir que las estrategias de adaptación a diferentes condiciones ambientales varían según las procedencias de los individuos, sin poder delinear un comportamiento único por especie. Esto indica que las plantas crecidas en condiciones ambientales distintas logran mecanismos de adecuación diferentes por efectos de la divergencia y la selección natural. Sin embargo, la aparición en el mercado de nuevas técnicas en el campo de la genética, bioquímica y proteómica podrán facilitar en el futuro la interpretación de estos resultados, lo que redundará en una mejor y más exacta aplicación de las técnicas ecofisiológicas.

Por lo tanto, resultaría muy importante considerar el origen de las semillas en el momento de la planificación de un emprendimiento forestal con estas especies y considerar que la mayor variabilidad se encuentre a nivel familiar o individual.

El material que sobrevivió en estos ensayos y logró el mayor desarrollo, es de indudable valor y servirá de fuente para continuar el programa de domesticación y rescate del material genético dado que pasó por un proceso de selección bajo condiciones ambientales y silviculturales estrictas.

CONCLUSIONES

1. De los resultados de las pruebas de vivero se destacan:

- a) Las poblaciones de *C. balansae*, *C. saltensis* y el híbrido tienen menor concentración de azúcares en las hojas durante el otoño-invierno, mayores diámetros del tallo y menor altura al finalizar el periodo de viverización. Esto nos lleva a pensar que estas poblaciones anidadas en especies movilizan sus fotosintatos desde las hojas hacia órganos de reserva como estrategia de aclimatación.
- b) Un caso particular son las poblaciones de *C. fissilis*, las cuales mantendrían la estabilidad de las membranas celulares por la acción crioprotectora de los azúcares acumulados en las hojas. Además presentan menor Ln-IDT en todos los rangos de temperaturas estudiados, indicando que el sistema de membranas es más estable que para el resto.
- c) Como se puede apreciar, las estrategias de adaptación varían según la procedencia de los individuos y por esto es que resulta complejo poder delinear un comportamiento único por especie ante diferentes condiciones ambientales.

2. Las conclusiones a las cuales se llegó a partir de las pruebas de campo son:

- a) Las especies y poblaciones de *Cedrela* probadas bajo estrictas condiciones ambientales y silviculturales tuvieron baja supervivencia. La mayor disminución de plantas vivas ocurrió luego del primer invierno, indicando alta sensibilidad a las bajas temperaturas en el periodo de “establecimiento”.

- b) *C. fissilis*, especialmente la procedencia de San Antonio, mostró un mejor comportamiento en El Siambón, ubicado en la franja entre los 800 y 1100 msnm. Esta especie presenta un particular comportamiento adaptativo a las bajas temperaturas aunque con alta variabilidad individual.
- c) *C. balansae* se destacó en La Moraleja, mostrando mayor supervivencia las plantas procedentes de San Andrés, Ledesma y Rio Seco. En este ensayo, las plantas estuvieron expuestas a bajas temperaturas y estrés hídrico severo por ser una zona de transición entre Pedemonte y Chaco.
- d) El Híbrido natural entre *C. balansae* y *C. saltensis* expresó su “vigor híbrido” en La Fronterita (653 msnm), principalmente la procedencia de Pintascayo. El híbrido mostró un comportamiento intermedio entre sus parentales en el resto de los sitios de ensayo.
- e) *C. saltensis* y *C. angustifolia*, así como las especies testigos (*C. odorata* y *T. ciliata*), no tuvieron desempeños destacados para la altura total y supervivencia. Seguramente se precisa contar con una mayor amplitud de procedencias para definir mejor el comportamiento de estas especies.
- f) La Fronterita se puede considerar con mayor aptitud para el desarrollo de plantaciones con fines productivos, sobre todo para *C. balansae* y *C. fissilis*. El Siambón tuvo la menor supervivencia general, aunque *C. fissilis* alcanzó el 40%. La Moraleja resultó tener mayor aptitud para *C. balansae*.

BIBLIOGRAFÍA

- Alberto, F. J., Aitken, S. N., Alía, R., González-Martínez, S. C., Hänninen, H., Kremer, A., Lefèvre, F., Lenormand, T., Yeaman, S., Whetten, R. y Savolainen, O., 2013. Potential for evolutionary responses to climate change-evidence from tree populations. *Glob. Chang. Biol.* 19: 1645-1661.
- Allejo, V., Cortina, J., Valdecantos, A., Seva, J. P., Vilagrosa, A., Bellot, J. y Vallejo, V. R., 1997. Relación tamaño-supervivencia en plantones de especies arbustivas y arbóreas mediterráneas producidos en vivero. En: *Montes Del Futuro: Respuestas Ante Un Mundo En Cambio*. Vega, G., Almeida, M. H. (Eds.). SECF. Pamplona, España, 159-164 pp.
- Allen, C. D., 2007. Interactions across spatial scales among forest dieback, fire, and erosion in Northern New México landscapes. *Ecosystems* 10: 797-808.
- Allen, C. D., Macalady, A. K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Kitzberger, T., Rigling, A., Breshears, D. D., Hogg, E. H. (Ted), Gonzalez, P., Fensham, R., Zhang, Z., Castro, J., Demidova, N., Lim, J. H., Allard, G., Running, S. W., Semerci, A. y Cobb, N., 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *For. Ecol. Manage.* 259: 660-684.
- Aschero, V., 2006. Biología reproductiva e importancia de la polinización en *Cedrela lilloi*. En: *Biología Reproductiva E Importancia de La Polinización En Cedrela Lilloi*. Pacheco, S., Brown, A. (Eds.). Tucumán, Argentina, 41-50 pp.
- Bazzaz, F. A., 1996. *Plants in changing environments: linking physiological, population and community ecology*. Cambridge University Press, New York, 332 pp.
- Birchler, T., Rose, W. R., Pardos, M. y Royo, A., 1998. La planta ideal: Revisión del concepto, parámetros definitorios e implementación práctica. *Invest. Agr. Sist. Recur. For.* 7: 109-121.
- Blair, R. y Cech, F., 1974. Morphological seedling grades compared after thirteen growing seasons. *Tree Plant. Notes* 25: 5-7.
- Brown, A., 2009. Bosques nativos de Argentina. Congreso Forestal Mundial. Buenos Aires, Argentina, 1-5 pp.

- Brown, A. y Pacheco, S., 2006. Ecología y producción de cedro (género *Cedrela*) en las Yungas australes. Brown, A., Pacheco, S. (Ed). Ediciones del Subtrópico, Tucumán-Argentina, 207 pp.
- Brown, A. D., García Moritán, M., Ventura, B. N., Hilgert, N. I. y Malizia, L. R., 2007. Finca San Andrés. Un espacio de cambios ambientales y sociales en el Alto Bermejo. Brown, A., Pacheco, S. (Ed). Ediciones del Subtrópico, Tucumán, Argentina. 207 pp.
- Brown, A. D., Grau, A., Lomáscolo, T. y Ignacio, N., 2002. Una estrategia de conservación para las selvas subtropicales de montaña (Yungas) de Argentina. *Ecotrópicos* 15: 147-159.
- Brown, A. D. y Kappelle, M., 2001. Introducción a los bosques nublados de Latinoamérica. Una síntesis regional. En: *Bosques Nublados de Latinoamérica*. Brown, A.D., Kappelle, M. (Eds.). Editorial INBio, Costa Rica, pp. 623-659.
- Brown, A. D. y Malizia, L. R., 2004. Las Selvas Pedemontanas de las Yungas. *Cienc. Hoy* 14: 52-63.
- Burdett, A. N., 1990. Physiological processes in plantation establishment and the development of specifications for forest planting stock. *Can. J. For. Res.* 20: 415-427.
- Burke, M. J., Gusta, L. V., Quamme, H. A., Weiser, C. J. y Li, P. H., 1976. Freezing and injury in plants. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 27: 507-528.
- Cabrera, A.L., 1976. Regiones fitogeográficas Argentinas. En: *Enciclopedia Argentina Agrícola Y de Jardinería*. Kugler, W.F. (Ed.). ACME, Buenos Aires, 85 pp.
- Cortina, J. y Vallejo, V. R., 2004. Restoration ecology. En: *The Science of Ecology for a Sustainable World*. Bodini, A., Klotz, S. (Eds.). EOLSS Publishers, Oxford, UK.
- Chaar, J. E., 2013. Resistencia a heladas en plantas frutales. *Av. en Investig. Agropecu.* 17: 109-121.
- Dexter, S. T., Tottingham, W. E. y Graber, L. F., 1932. Investigations of the hardiness of plants by measurement of electrical conductivity. *Plant Physiol.* 7: 63-78.
- Di Bitetti, M. S., Placci, G. y Dietz, L. A., 2003. A biodiversity vision for the upper Paraná Atlantic Forest Ecoregion: designing a biodiversity conservation landscape and setting priorities for conservation action. *World Wild Life Fund*, Washington, D. C. 104 pp.

- Di Rienzo, J. A., Casanoves, F., Balzarini, M. G., Gonzalez, L., Tablada, M. y Robledo, C. W., 2013. InfoStat-Statistical Software. Grupo InfoStat, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Di Rienzo, J. A., Guzman, A. W. y Casanoves, F., 2002. A multiple-comparisons method based on the distribution of the root node distance of a binary tree. *J. Agric. Environ. Stat.* 7: 129-142.
- DiFazio, S. P., Slavov, G. T. y Joshi, C. P., 2011. Poplar. En: *Populus: A Premier Pioneer System for Plant Genomics*. Joshi, C. P., DiFazio, S. P. (Eds.). Science Publishers, Enfield, New Hampshire, pp. 1-28.
- Ellstrand, N. C. y Schierenbeck, K. A., 2000. Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 97: 7043–7050.
- FAO, 2002. Perspectivas por sectores principales. En: *Agricultura Mundial: Hacia Los Años 2015/2030. Informe Resumido*. Roma, pp. 32–74.
- Flore, J. A. y Layne, D. R., 1996. Prunus. In: *Photoassimilate Distribution in Plants and Crops. Source-Sink Relationships*. Zamski, E., Schaeffer, A. A. (Eds.). Marcel Dekker, New York, pp. 825-850.
- Fornes, L., 2012. Domesticación de especies de alto valor de las selvas subtropicales. *Prod. For.* 4: 28-52.
- Funk, D. T., Limstrom, G. A. y Laidly, P. R., 1974. Tall yellow-poplar seedlings still three years ahead of others. *Tree Plant. Notes* 25: 4-5.
- Gallino, J. P., Fernández, M., Tapias, R., Alcuña, M. M. y Cañas, I., 2007. Aclimatación al frío en diferentes clones de *Eucalyptus globulus* Labill durante el régimen natural de aclimatamiento. *Bol. Inf. CIDEU* 4: 77-83.
- Gillies, A. C. M.; Navarro, C.; Lowe, A. J.; Newton, A. C.; Hernández, M.; Wison, J.; Cornelius, J. P. 1999. Genetic diversity in Mesoamerican populations of mahogany (*Swietenia macrophylla*), assessed using RAPDs. *Heredity.* 83, 722–732.
- Gallo, L., 2013. Domesticación y mejora de las especies forestales nativas para la incertidumbre climática. *Rev. Prod. For.* 7: 39-42.

- Geng, Y-P., Pan, X-Y., Xu, C-Y., Zhang, W-J., Li, B., Chen, J-K., Lu, B-R. y Song, Z-P., 2007. Phenotypic plasticity rather than locally adapted ecotypes allows the invasive alligator weed to colonize a wide range of habitats. *Biol. Invasions* 9: 245-256.
- Gianoli, E., 2004. Plasticity of traits and correlations in two populations of *Convolvulus arvensis* (convolvulaceae) differing in environmental heterogeneity. *Int. J. Plant Sci.* 165: 825-832.
- Gibson, S. I., 2000. Update on sugar sensing plant sugar-response pathways. Part of a complex regulatory web. *Plant Physiol.* 124: 1532-1539.
- Gómez, L., Allona, I., Ramos, A., Núñez, P., Ibáñez, C., Casado, R. y Aragoncillo, C., 2005. Molecular responses to thermal stress in woody plants. *Investig. Agrar. Sist. y Recur. For.* 14: 307-317.
- Grace, J., 1987. Climatic tolerance and the distribution of plants. *New Phytol.* 106: 113-130.
- Grace, J., 1988. Temperature as a determinant of plant productivity. *Symp. Soc. Exp. Biol.* 42: 91-107.
- Gusta, L. V., Trischuk, R. y Weiser, C. J., 2005. Plant cold acclimation: the role of abscisic acid. *J. Plant Growth Regul.* 24: 308-318.
- Gutschick, V.P., BassiriRad, H., 2003. Extreme events as shaping physiology, ecology, and evolution of plants: toward a unified definition and evaluation of their consequences. *New Phytol.* 160, 21–42.
- Hsiao, T. C., 1973. Plant responses to water stress. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 24: 519-570.
- Inza, M. V, Zelener, N., Fornes, L. y Gallo, L. A, 2012. Effect of latitudinal gradient and impact of logging on genetic diversity of *Cedrela lilloi* along the Argentine Yungas Rainforest. *Ecol. Evol.* 2: 2722-2736.
- IPCC, 2007. Cambio climático 2007. Informe de síntesis. Contribución de los grupos de trabajo I, II y III al cuarto informe de evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático. IPCC, Ginebra, Suiza, 104 pp.
- Johnston, I. A. y Bennett, A. F., 2008. Animals and temperature. Phenotypic and evolutionary adaptation. In: *Society for Experimental Biology Seminar Series*. Johnston, I. A., Bennett, A. F. (Eds.). Cambridge University Press, Cambridge, 436 pp.

- Junttila, O., 1989. Physiological responses to low temperature. *Ann. des Sci. For.* 46: 604-613.
- Klimov, S. V., Popov, V. N., Dubinina, I. M., Burakhanova, E. A., Trunova, T. I., 2002. The decreased cold-resistance of chilling-sensitive plants is related to suppressed CO₂ assimilation in leaves and sugar accumulation in roots. *Russ. J. Plant Physiol.* 49, 776–781.
- Kozłowski, T. T. y Pallardy, S. G., 2002. Acclimation and adaptive responses of woody plants to environmental stresses. *Bot. Rev.* 68: 270-334.
- Kuehl, R. O., 2001. *Diseño de experimentos. Principios estadísticos de diseño y análisis de investigación*, 2º ed. International Thomson Editores, S. A., Arizona, 665 pp.
- Lallana, V. H., 2004. *Fisiología en condiciones de estrés*. Facultad de Ciencias Agropecuarias. UNER, Entre Ríos, Argentina, 17 pp.
- Larcher, W., 2003. *Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups*, 4th ed. Springer, Berlin, Heidelberg, 513 pp.
- Levitt, J., 1980. *Responses of plants to environmental stress: chilling, freezing, and high temperature stresses*. Academic Press, Michigan, U.S.A., 497 pp.
- Lichtenthaler, H. K., 1996. Vegetation stress: an introduction to the stress concept in plants. *J. Plant Physiol.* 148: 4-14.
- Lichtenthaler, H. K., 2003. El estrés y la medida del estrés en plantas. In: Sánchez, A., Reigosa Roger, M. J., Pedrol Bonjoch, N. (Eds.), *La Ecofisiología Vegetal : Una Ciencia de Síntesis*. International Thomson Editores, S. A., Madrid, pp. 59–112.
- Livingston, D. P. y Henson, C. A., 1998. Apoplastic sugars, fructans, fructan exohydrolase, and invertase in winter oat: responses to second-phase cold hardening. *Plant Physiol.* 116: 403-408.
- Locatelli, B., Kanninen, M., Brockhaus, M., Colfer, C. J. P., Murdiyarso, D. y Santoso, H., 2009. Ante un futuro incierto: cómo se pueden adaptar los bosques y las comunidades al cambio climático. *Perspectivas forestales N° 5*. CIFOR, Bogor, Indonesia, 104 pp.
- Lowe, A. J.; Jourde, B.; Breyne, P.; Colpaert, N.; Navarro, C.; Wilson, J.; Cavers, S., 2003. Fine-scale gene structure and gene flow within Costa Rican populations of mahogany (*Swietenia macrophylla*). *Heredity.* 90, 268–275.

- Maron, J. L., Vila, M., Bommarco, R., Elmendorf, S. y Beardsley, P., 2004. Rapid evolution of an invasive plant. *Ecol. Monogr.* 74: 261–280.
- Meloni, D. A., Fornés, L., Gulotta, M. R. y Silva, D. M., 2010. Tolerancia de *Cedrela lilloi* C. DC. a bajas temperaturas: cambios metabólicos. *Quebracho* 18: 16–23.
- Minetti, J. M., 2006. Aprovechamiento forestal de los Cedros en las Yungas de Argentina. En: *Ecología Y Producción de Cedro (género Cedrela) En Las Yungas Australes*. Pacheco, S. y Brown, A.D. (Eds.). Ediciones del Subtrópico, Tucumán-Argentina, pp. 143–154.
- Murelli, C., Rizza, F., Albin, F. M., Dulio, A., Terzi, V. y Cattivelli, L., 1995. Metabolic change associated with cold-acclimation in contrasting cultivars of barley. *Physiol. Plant.* 94: 87–93.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., da Fonseca, G.A.B. and Kent, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853–858.
- Nespolo, R. F., 2000. Desempeño fisiológico, estacional y plasticidad fenotípica en pequeños mamífero: microevolución de la capacidad de cambio en rasgos termorregulatorios. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 73: 553–563.
- Niu, S., Luo, Y., Li, D., Cao, S., Xia, J., Li, J., Smith, M.D., 2014. Plant growth and mortality under climatic extremes: An overview. *Environ. Exp. Bot.* 98, 13–19.
- Olien, C. R., 1984. An adaptive response of rye to freezing. *Crop Sci.* 24: 51-54.
- Overgaard, J., 1975. Aprovechamiento y transporte forestal en el Noroeste Argentino. NOA II forestal. IFONA, UNDP y FAO, Salta, Argentina, 89 pp.
- Pearce, R., 2001. Plant freezing and damage. *Ann. Bot.* 87: 417-424.
- Pennington, T. D. y Muellner, A. N., 2010. A monograph of *Cedrela* (Meliaceae). DH Books. The Manse. Chapel Lane, Milborne Port-England, 112 pp.
- Pennington, T. D. y Styles, B. T., 1975. A generic monograph of the Meliaceae. *Blumea*, 22: 419-540.
- Pérez García, F. y Martínez-Laborde, J. B., 1994. Introducción a la fisiología vegetal. Mundi-Prensa Libros. S.A. 218 pp.

- Pinheiro, A. L., Maragon, L. C. y Paiva, G. L. R. M., 1990. Características fenológicas do Cedro (*Cedrela fissilis* Vell.) em Vicosá, Minas Gerais. *Bol. Pesqui. Florest.* 21: 21–26.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D. y R Development Core Team, 2013. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects. Effects Models. R package.
- Potts, B. M. y Wiltshire, R. W., 1997. Eucalypt genetics and genecology. En: *Eucalypt Ecology: Individuals to Ecosystems*. Williams, J. y Woinarski, J. (Eds.). Cambridge University Press, Cambridge, pp. 56–91.
- R Development Core Team, 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Raymond, C. A., Harwood, C. E. y Owen, J. V., 1986. A conductivity method for screening populations of Eucalypts for frost damage and frost tolerance. *Aust. J. Bot.* 34: 377.
- Reaney, M. J. T. y Gusta, L. V., 1999. Modeling sequential responses of plant cells to freezing and thawing. En: *Cold-Adapted Organisms*. Margesin, R. y Schinner, F. (Eds.), Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp. 119–135.
- Régnière, J., Nealis, V. y Porter, K., 2009. Climate suitability and management of the gypsy moth invasion into Canada. *Biol. Invasions* 11: 135–148.
- Rehfeldt, G. E. y Jaquish, B. C., 2010. Ecological impacts and management strategies for western larch in the face of climate-change. *Mitig. Adapt. Strateg. Glob. Chang.* 15: 283–306.
- Richards, C. L., Bossdorf, O., Muth, N. Z., Gurevitch, J. y Pigliucci, M., 2006. Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecol. Lett.* 9: 981–993.
- Robertson, A. J., Ishikawa, M., Gusta, L. V. y MacKenzie, S. L., 1994. Abscisic acid-induced heat tolerance in bromus inermis leys cell-suspension cultures. *Plant Physiol.* 15: 181–190.
- Rodríguez-Rey, J. A., Romero, E., Gianfrancisco, S., David, S. del C. y Amado, M. E., 2000. Evaluación de la capacidad de aclimatamiento a las bajas temperaturas de pimiento *Capsicum annuum* L. cultivado en invernadero sin calefacción. *Rev. Fac. Agron. LUZ.* 17: 10–19.

- Ruíz, V. E., Meloni, D. A., Fornes, L. F., Ordano, M., Prado, F. E. y Hilal, M., 2013. Seedling growth and water relations of three *Cedrela* species sourced from five provenances: response to simulated rainfall reductions. *Agrofor. Syst.* 87: 1005–1021.
- Sakai, A. y Larcher, W., 1987. Frost survival of plants: responses and adaptation to freezing stress, *Ecological studies*. Larcher, W. (ed.) Springer-Verlag, Berlin, 321pp
- Sánchez, A., Reigosa Roger, M. J. y Pedrol Bonjoch, N., 2003. La ecofisiología vegetal. Una ciencia de síntesis, 2° ed. Paraninfo. S. A., España, 1216 pp.
- Saravia M., de Bustos S., Rodriguez V., Maire G., Fages L., Lizárraga L., D' Ingnati S. y Jimenez, M. 2008. Plan Integral de Manejo y Desarrollo del Parque Provincial Laguna Pintascayo. Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Provincia de Salta-Plan Estratégico de Acción para la Conservación de la Alta Cuenca del Río Bermejo, COBINABE.
- Schulze, E. D., Beck, E. y Muller-Hohenstein, K., 2005. *Plant ecology*, *Annals of Botany*. Oxford University Press, Berlin-Heidelberg, 702 pp.
- Seppala, R., Alexander, B. y Katila, P., 2009. Adecuar los bosques al cambio climático: una perspectiva global de los efectos del cambio climático sobre los bosques y las poblaciones y opciones de adaptación al mismo: IUCN-IUFRO-Comunicación para el Desarrollo-FORMIN, Finlandia, 21 pp.
- Sexton, J. P., McKay, J. K. y Sala, A., 2002. Plasticity and genetic diversity may allow saltcedar to invade cold climates in North America. *Ecol. Appl.* 12: 1652–1660.
- Sheen, J., Zhou, L. y Jang, J. C., 1999. Sugars as signaling molecules. *Curr. Opin. Plant Biol.* 2: 410–418.
- Sherson, S. M., Alford, H. L., Forbes, S. M., Wallace, G. y Smith, S. M., 2003. Roles of cell-wall invertases and monosaccharide transporters in the growth and development of *Arabidopsis*. *J. Exp. Bot.* 54: 525–531.
- Smeekens, S., 2000. Sugar-induced signal transduction in plants. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 51: 49–81.
- Smith, M.D., 2011. An ecological perspective on extreme climatic events: a synthetic definition and framework to guide future research. *J. Ecol.* 99, 656–663.

- Soldati, M. C., 2010. Evaluación de la diversidad genética de poblaciones naturales de Cedro Orán (*Cedrela balansae*), mediante marcadores moleculares neutros. (Tesis de grado) Universidad de Morón. Buenos Aires. Argentina.
- Soldati, M. C., Fornes, L., Van Zonneveld, M., Thomas, E. y Zelener, N., 2013. An assessment of the genetic diversity of *Cedrela balansae* C. DC. (Meliaceae) in Northwestern Argentina by means of combined use of SSR and AFLP molecular markers. *Biochem. Syst. Ecol.* 47: 45–55.
- Stecconi, M., Marchelli, P., Puntieri, J., Picca, P. y Gallo, L. A., 2004. Natural hybridization between a deciduous (*Nothofagus antarctica*, Nothofagaceae) and an evergreen (*N. dombeyi*) forest tree species: evidence from morphological and isoenzymatic traits. *Ann. Bot.* 94: 775–86.
- Sultan, S. E., 2000. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends Plant Sci.* 5: 537-42.
- Sultan, S. E., 2003. Phenotypic plasticity in plants: a case study in ecological development. *Evol. Dev.* 5: 25-33.
- Taiz, L. y Zeiger, E., 2006. *Plant physiology*, 4th ed. Sinauer Associates, Sunderland, MA, 664 pp.
- Tambussi, E. A., 2004. Fotosíntesis, fotoprotección, productividad y estrés abiótico: algunos casos de estudio. Tesis doctoral. Universitat de Barcelona, Barcelona, España, 59 pp.
- Tapia, S., 2012. El control del barrenador del brote de los cedros. *Experiencias en el NOA. Prod. For.* 4: 38-42.
- Thompson, B. E., 1985. Seedling morphological: what you can tell by looking. In: *Evaluating Seedling Quality: Principles, Procedures, and Predictive Abilities of Major Tests*. Durvea, M. L. (Ed.). Corvallis, Oregon, pp. 59-71.
- Tumanov, I. I., 1979. *Fiziologiya zakalivaniya i morozostoikosti rastenii (Physiology of hardening and frost-resistance of plants)*. Nauka, Moscow, 352 pp.
- Valera, F. P. y Garzón Rincón, G. J. C., 2008. Manual para el establecimiento de ensayos de procedencias, *Boletín divulgativo. X Jornadas de Investigación*. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias, México, 61 pp.

- Valladares, F., Vilagrosa, A., Peñuelas, J., Ogaya, R., Julio, J., Corcuera, L. y Sisó, S., 2004. Estrés hídrico: ecofisiología y escalas de la sequía. In: Ecología Del Bosque Mediterráneo En Un Mundo Cambiante. Ministerio de medio ambiente. EGRAF, S. A., Madrid, pp. 163-190.
- Vallejos, V. H. y Schnake, V. P., 2008. Protección de los recursos forestales nativos. En: X Jornadas de Investigación. Centro de Investigaciones Geográficas y del Departamento de Geografía, La Plata, 21 pp.
- Valluru, R. y Van den Ende, W., 2008. Plant fructans in stress environments: emerging concepts and future prospects. *J. Exp. Bot.* 59: 2905-16.
- Varela, S. y Weigandt, M., 2009. Estrés en árboles y su efecto sobre la susceptibilidad a invasión por insectos. En: "Manejo Integrado de Plagas Forestales". Ediciones INTA, Bariloche. Argentina, 18 pp.
- Varela, S. A., 2010. Aspectos básicos de la fisiología en respuesta a estrés y el clima como condicionante del mismo en las plantas. Comunicación Técnica N° 78. Área Forestal, INTA-Bariloche, 24 pp.
- Vargas-Hernández, J. J. y Viveros-viveros, H., 2007. Dormancia en yemas de especies forestales. *Rev. Chapingo Ser. Ciencias For. y del Ambient.* 13: 131-135.
- Vega, M. V. y Hernández, P., 2005. Molecular evidence for natural interspecific hybridization in *Prosopis*. *Agrofor. Syst.* 64: 197-202.
- Vilagrosa, A., Cortina, J., Rubio, E., Trubat, R. y Chirino, E., 2005. El papel de la ecofisiología en la restauración forestal de ecosistemas mediterráneos. *Invest Agrar Sist Recur* 14: 446-461. Eliminarrrrr o ver en el texto la referencia porque creo que la saque
- Vilagrosa, A., Seva, J., Valdecantos, A., Cortina, J., Alloza, J., Serrasolsas, I., Diego, V., Abril, M., Ferran, A., Bellot, J. y Vallejo, V., 1997. Plantaciones para la restauración forestal en la Comunidad Valenciana. En: *La Restauración de La Cubierta Vegetal En La Comunidad Valenciana*. Vallejo, V. (Ed.). Valencia, España, pp. 435-546.
- Volis, S. y Blecher, M., 2010. Quasi in situ: a bridge between ex situ and in situ conservation of plants. *Biodivers. Conserv.* 19: 2441-2454.
- Weiser, C. J., 1970. Cold resistance and injury in woody plants. *Science* 169: 1269-1278.

- Whittemore, A. T. y Schaal, B. A., 1991. Interspecific gene flow in sympatric oaks. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 88: 2540-4544.
- Woodward, F. I. y Williams, B. G., 1987. Climate and plant distribution at global and local scales. Adv. Veg. Sci. 8: 189-197.
- Zabotin, A. I., Barisheva, T. S., Zabolina, O. A., Larskaya, I. A., Lozovaya, V. V., Beldman, G. y Voragen, A. G. J., 1998. Alterations in cell walls of winter wheat roots during low temperature acclimation. J. Plant Physiol. 152: 473-479.
- Zabolina, O. A., Gurjanov, O. P., Ibragimova, N. N., Ayupova, D. A. y Lozovaya, V. V., 1998. Rhizogenesis in buckwheat thin-cell-layer explants: effect of plant oligosaccharides. Plant Sci. 135: 195-201.
- Zapater, M. A., del Castillo, E. M. y Pennington, T. D., 2004. El género *Cedrela* (meliaceae) en la Argentina. Darwiniana 42: 347-356.
- Zobel, B. J. y Talbert, J. T., 1988. Técnicas de Mejoramiento genético de árboles forestales. Limusa, North Carolina State University, 545 pp.