

PARÁMETROS GENÉTICOS Y RESPUESTA A LA SELECCIÓN EN CARACTERÍSTICAS DEL CRECIMIENTO DE *Cedrela odorata* L.

GENETIC PARAMETERS AND RESPONSE TO SELECTION FOR GROWTH TRAITS IN *Cedrela odorata* L.

Vicente Sánchez Monsalvo^{1*}, J. Gustavo Salazar García², J. Jesús Vargas Hernández³,
Javier López Upton³ y Jesús Jasso Mata³

¹Campo Experimental El Palmar, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. Tezonapa, Ver. Correo electrónico: vicentesanche5@hotmail.com ²Campo Experimental Xalapa, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. Xalapa, Ver. ³Programa Forestal, Instituto de Recursos Naturales, Colegio de Postgraduados. Km. 36.5 Carr. México-Texcoco. C.P. 56230 Montecillo, Edo. de México Tel: 01 (595) 952-0200 Ext. 1468.

* Autor responsable

RESUMEN

Cedrela odorata L. es una de las especies forestales de mayor valor económico en los bosques tropicales de México. A pesar de su potencial para plantaciones comerciales, se desconoce el nivel de variación genética en características relacionadas con la productividad de la especie. En el presente trabajo se estimaron los parámetros genéticos asociados a características del crecimiento de los árboles (altura, diámetro de altura de pecho -DAP-, volumen e índice de conicidad del fuste) y la respuesta esperada bajo diferentes escenarios de selección, con el propósito de evaluar la posibilidad de iniciar un programa de domesticación de la especie en México. Se utilizaron plantas de cinco años de edad correspondientes a 42 familias de polinización libre, cuya semilla fue colectada en siete localidades del sureste mexicano, y establecidas en un ensayo de progenies en el Campo Experimental "El Palmar", Ver. En todas las características de crecimiento evaluadas se encontró variación significativa entre familias ($P \leq 0.01$). La heredabilidad individual y de familias estimada para la altura fue mayor ($h^2 = 0.65$; $h_f^2 = 0.62$) que para volumen del fuste ($h^2 = 0.54$; $h_f^2 = 0.59$), DAP ($h^2 = 0.38$; $h_f^2 = 0.59$) o índice de conicidad del tronco ($h^2 = 0.38$; $h_f^2 = 0.51$), especialmente a nivel individual. Las altas correlaciones genéticas entre estas características ($r_A \geq 0.90$), además de la mayor heredabilidad estimada, sugieren que la selección a los cinco años de edad con base en la altura puede ser más eficiente para mejorar el crecimiento en volumen y la forma del tronco, que la selección directa. Las ganancias genéticas esperadas en volumen fueron similares (alrededor de 50 %) en los dos escenarios de selección comparados (selección masal y selección familiar), y dado que la ganancia es alta existe un amplio potencial para aumentar la productividad en esta población mediante mejoramiento genético.

Palabras clave: *Cedrela odorata*, heredabilidad, selección, respuesta correlacionada, ganancia genética.

SUMMARY

Cedrela odorata L. is one of the most valuable timber species in Mexican tropical forests. Despite its potential use in forest plantations, genetic variation in growth rate and other economically important traits remains unknown. In order to initiate a domestication program for *Cedrela odorata* in Veracruz, Mexico, genetic parameters

for growth traits (height, diameter at breast height- DBH, stem volume, and stem taper index) and the expected response to selection under different selection scenarios were estimated in this study. Five year-old trees established in a progeny test including forty-two open-pollinated families collected in seven sites of Southeastern México were studied. The progeny test was established at the Experimental Station "El Palmar", Veracruz. Significant variation was found for all growth traits ($P \leq 0.01$). Estimated individual-tree and family heritability for height was slightly higher ($h^2 = 0.65$; $h_f^2 = 0.62$) than for stem volume ($h^2 = 0.54$; $h_f^2 = 0.59$), DBH ($h^2 = 0.38$; $h_f^2 = 0.59$) or stem taper index ($h^2 = 0.38$; $h_f^2 = 0.51$). Selection at five years of age based on height would be more efficient to improve volume growth and stem taper index than direct selection on those traits due to the high genetic correlation among them ($r_A \geq 0.90$), and the strong genetic control for height growth. Expected genetic gains for volume were similar (around 50 %) under two different selection scenarios (mass and family selection). Since expected gain is high, there is a large potential to increase productivity in this base population of *Cedrela odorata* through genetic improvement.

Index words: *Cedrela odorata*, heritability, selection, correlated response, genetic gain.

INTRODUCCIÓN

Los géneros arbóreos de mayor importancia económica en la zona neotropical son *Swietenia* y *Cedrela*, ambos pertenecientes a la familia Meliaceae. A pesar de su valor económico, estos géneros han sido severamente afectados por la selección disgénica y la deforestación, al fragmentar y disminuir sus poblaciones naturales (Patiño, 1997). A tal grado ha llegado el deterioro, que el panel de expertos sobre Recursos Genéticos Forestales de la FAO (Food and Agriculture Organization) ha recomendado un programa urgente de conservación y uso apropiado de los recursos de estas meliaceas (Patiño, 1997). Sin embargo, la información sobre variación genética en características de importancia económica, necesaria para iniciar un programa

de manejo de los recursos genéticos de cualquier especie, es bastante limitada en estos géneros (Lahera *et al.*, 1994).

En el caso de *Cedrela odorata* L., conocida comúnmente como “cedro rojo”, existe información sobre el crecimiento potencial de material procedente de Centroamérica y el Caribe, obtenida en ensayos establecidos en esa región (Chaplin, 1980; Lahera *et al.*, 1994; Newton *et al.*, 1995), y en otras regiones de Africa (Whitmore, 1978), pero no se han publicado datos sobre el control genético de las características del crecimiento en esta especie. Además, en esos ensayos generalmente se han incluido pocas poblaciones nativas de México (Cintrón, 1981), por lo que hasta el momento se desconoce el nivel de variación genética que existe en las poblaciones de *C. odorata* de esta región. Dado que en México se encuentra el límite norte del área de distribución natural de *C. odorata*, es lógico suponer que las poblaciones en esta región han desarrollado características adaptativas específicas, con una tasa de crecimiento diferente a la que existe en otras regiones. Al mismo tiempo, es factible que las diferencias ambientales en la región, así como el grado de aislamiento y fragmentación de las poblaciones, hayan alterado el nivel de variación genética remanente en este tipo de características.

En las regiones del centro y sur del estado de Veracruz existen muchos agricultores interesados en plantar árboles de cedro rojo en los linderos de sus parcelas. En años recientes también ha aumentado el interés por establecer plantaciones comerciales de cedro rojo puras o en combinación con sistemas agroforestales en esta región (Murcia y Dorantes, 1996). En todos los casos, la plantación de cedro se considera como una inversión a largo plazo, puesto que el valor comercial de la madera de esta especie es superior que el de cualquier otra especie leñosa tropical, con excepción, quizás, de la caoba, *Swietenia macrophylla* King (Patiño, 1997). Sin embargo, para asegurar el éxito comercial de estas plantaciones es necesario contar con germoplasma mejorado de poblaciones locales adaptadas a las condiciones ambientales de la zona.

Como parte del programa de mejoramiento genético de especies leñosas de valor comercial del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias (INIFAP), en 1993 se inició la recolección de germoplasma de cedro rojo, con el propósito de obtener líneas mejoradas de esta especie con alto potencial productivo para el centro y sur de Veracruz. Los programas de mejoramiento genético deben iniciar con un acopio de germoplasma de la especie de interés a nivel regional y desarrollar ensayos de progenie, que permitan estimar los componentes genéticos y ambientales de la variación fenotípica entre los árboles de estas localidades (Zobel y Talbert, 1988).

Uno de los problemas asociados al mejoramiento genético de árboles forestales es el tiempo requerido para su evaluación, debido a la longevidad de estas especies. Una opción para acelerar este proceso es utilizar la selección temprana, que consiste en seleccionar los genotipos con base en una característica que se manifieste en edades jóvenes y que esté correlacionada con la característica de interés en edad adulta (Vargas-Hernández y Adams, 1992). Aunque la selección temprana se puede emplear con diferentes propósitos, el más común es para acortar el intervalo entre generaciones y con ello reducir el ciclo de mejoramiento (Wu, 1999). En diferentes especies forestales de clima templado y subtropical se ha demostrado que la edad óptima de selección se encuentra entre los cinco y 10 años de edad (White *et al.*, 1993; Wright *et al.*, 1996). Dado que las especies leñosas tropicales tienen mayores tasas de crecimiento y turnos de cosecha más cortos, puede suponerse que en estas especies la selección se puede efectuar incluso a menores edades. Por ejemplo, en algunas especies del género *Eucalyptus* la selección se efectúa de los cuatro a los cinco años de edad (Osorio *et al.*, 1995). Naturalmente, la posibilidad de efectuar selección en edades juveniles, depende de los parámetros genéticos de las características de interés, incluyendo la heredabilidad y las correlaciones genéticas existentes entre ellas.

En el presente trabajo se evaluó la progenie de 42 árboles de cedro rojo, cuya semilla fue colectada en siete localidades del sureste mexicano para constituir una “población base”. Los objetivos del estudio fueron: a) estimar la variación genética existente en esta población base en el crecimiento en altura, diámetro a la altura del pecho (DAP), volumen de madera y conicidad del fuste a los cinco años de edad; b) estimar los parámetros genéticos (heredabilidad y correlaciones) para estas características; y c) evaluar las ganancias genéticas esperadas en volumen de madera considerando dos escenarios de selección y producción de germoplasma mejorado. En estos escenarios se consideró tanto el aumento en la productividad maderable de la especie en plantaciones comerciales como la conservación de los recursos genéticos de los diferentes orígenes geográficos de la especie incluidos en el ensayo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Localización del ensayo

El experimento se estableció en la ex-pista de aterrizaje del Campo Experimental “El Palmar” (18° 32' L.N., 96° 47' L.W.; 180 msnm), en Tezonapa, Ver. De acuerdo con datos de la estación meteorológica, el clima en el sitio es cálido-húmedo con lluvias en verano, una precipitación media de 2888 mm anuales, y temperaturas medias que fluctúan de 16 a 36 °C en el año (24.4 °C de temperatura

media anual). La fisiografía general es de terrenos planos y lomeríos, con pendientes que varían de 5 a 20 %. Los suelos son del tipo Acrisol, profundos y de buen drenaje, poseen una textura de migajón arcillo-arenoso y un pH de 4.8 (Sánchez y Velázquez, 1998).

La colecta del germoplasma se efectuó en los meses de abril y mayo de 1993. Se colectó semilla de 56 árboles de un total de ocho localidades. Sin embargo, en vivero sólo se obtuvo suficiente planta de 42 familias de siete localidades (Cuadro 1). El experimento se estableció en campo en el mes de febrero de 1994. Se utilizó un diseño experimental en látice rectangular con tres repeticiones, cada una con siete grupos de seis familias. Se utilizaron parcelas rectangulares de seis árboles a un espaciamiento de 3 x 3 m, para un total de 18 árboles por familia. A los cinco años de edad (1999) se determinaron la altura total y el diámetro a la altura de pecho (1.30 m de altura) de cada uno de los árboles en el ensayo. Con estos datos y con medidas adicionales del diámetro a 0.30 y 2.5 m de altura se estimó el volumen total del tronco. A esa edad se tenía 95 % de supervivencia en todo el ensayo.

Además, se calculó un índice de conicidad del tronco en los primeros 2.50 m de altura del fuste, usando como referencia un rectángulo de 2.50 m de longitud y con base igual al diámetro del tocón. El área real del tronco se calculó por secciones, con base en las medidas del diámetro del árbol a 0.30, 1.30 y 2.50 m de altura. Al dividir el área real entre el área del rectángulo, se obtiene un índice de conicidad, en donde un mayor valor del índice implica una menor conicidad de la parte baja del fuste.

Análisis estadístico

En todos los análisis estadísticos se utilizó el paquete estadístico SAS (SAS, 1988). Dado el diseño de plantación, inicialmente se realizó el análisis con PROC LATTICE de este paquete, para determinar la existencia de diferencias significativas entre familias y obtener sus valores promedio ajustados con base en la media de los grupos de

ntro de cada bloque. Sin embargo, dado que este procedimiento no permite estimar los componentes de varianza y, además utiliza en el análisis los valores promedio por parcela (SAS, 1988), se utilizó PROC MIXED para estimar los parámetros genéticos (Littell *et al.*, 1996). Este procedimiento utiliza el método de Máxima Verosimilitud Restringida ("Restricted Maximum Likelihood Method, REML"; Littell *et al.*, 1996) que produce estimadores insesgados. Para imitar el ajuste efectuado por PROC LATTICE, los datos originales se ajustaron por el efecto de la media de los grupos (bloques incompletos) anidados dentro de cada repetición (bloques completos), siguiendo un procedimiento similar al utilizado por Valencia *et al.* (1996) en *Pinus patula* Schiede. Así, a cada valor original se le restó el valor medio de su respectivo grupo y se agregó el valor medio del bloque correspondiente:

$$X_{Aijk} = X_{ijk} - \bar{X}_{.jk} + \bar{X}_{..k} \quad (\text{Ec. 1})$$

donde X_{Aijk} = valor ajustado de la variable X para el árbol i en el grupo j del bloque k; X_{ijk} = valor original de la variable X para el árbol i en el grupo j del bloque k; $\bar{X}_{.jk}$ = valor medio del grupo j en el bloque k; y $\bar{X}_{..k}$ = valor medio del bloque k.

Las medias de las familias estimadas con los datos ajustados con el método anterior y PROC MIXED fueron similares a los valores promedio obtenidos inicialmente con PROC LATTICE ($r^2 \geq 0.95$). Con base en lo anterior, en el análisis posterior se utilizaron los datos ajustados sin considerar el efecto de grupos en el modelo:

$$Y_{ijk} = \mu + B_i + F_j + BF_{ij} + E_{ijk} \quad (\text{Ec. 2})$$

donde Y_{ijk} = Valor observado (ajustado) en la k-ésima planta de la j-ésima familia en el i-ésimo bloque; μ = Efecto de la media general; B_i = Efecto del i-ésimo bloque; F_j = Efecto de la j-ésima familia; BF_{ij} = Efecto de la interacción del i-ésimo bloque con la j-ésima familia; y E_{ijk} = Error de muestreo dentro de las parcelas. Donde: $i = 1, 2, \dots, 3$; $j = 1, 2, \dots, 42$; $k = 1, 2, \dots, 6$.

Cuadro 1. Ubicación geográfica de las localidades y número de familias incluidas en el ensayo de progenies de *Cedrela odorata* L. establecido en el Campo Experimental "El Palmar".

Localidad	Latitud (N)	Longitud (W)	Altitud (msnm)	Tipo de suelo*	Núm. Familias
Costa del Golfo, Ver.	18°58'-19°46'	96°10'-96°25'	0-80	Vertisol, Regosol	10
Tezonapa, Ver.	18°30'-18°35'	96°41'-96°48'	180	Acrisol	21
Tierra Blanca, Ver.	18°27'-18°32'	96°20'-96°36'	200	Vertisol, Luvisol, Feozem	3
San Andrés Tuxtla, Ver.	18°27'	25°13'	300	Luvisol	1
Tuxtepec, Oax.	18°06'	96°07'	20	Cambisol, Luvisol	4
María Lombardo, Oax.	17°28'	95°46'	200	Cambisol, Regosol, Acrisol	2
Comala, Chis.	15°40'	92°09'	500	Litosol, Vertisol	1

* Fuente: INEGI.

Estimación de parámetros genéticos

Para probar la significancia de la variación entre familias ($P \leq 0.05$) se utilizó PROC GLM (SAS, 1988). Como se indicó anteriormente, para la estimación de los componentes de varianza se usó PROC MIXED (Littell *et al.*, 1996), considerando a todos los factores en el modelo, excepto bloques, como de efectos aleatorios.

Generalmente se supone que las familias de polinización libre representan familias de medios hermanos y que el componente de varianza de familias (σ^2_f) representa $1/4$ de la varianza genética aditiva (σ^2_A) (Falconer y Mackay, 1996). Esto sólo se cumple cuando los padres no están emparentados y la endogamia es cero, por lo que en la mayoría de los casos la correlación intra-clase de hermanos obtenidos por polinización libre es mayor de $1/4$ (Squillace, 1974). El suponer un coeficiente de $1/4$ en esta situación ocasiona una sobrestimación de la varianza aditiva (σ^2_A) y, por tanto, de la heredabilidad y de las ganancias genéticas esperadas (Namkoong, 1966). Por lo anterior, en este trabajo se empleó un coeficiente de determinación genética de 3 para el cálculo de la varianza genética aditiva, suponiendo que la correlación genética entre hermanos obtenidos por polinización libre es de $1/3$ (Campbell, 1986).

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

$$h_i^2 = \sigma^2_A / (\sigma^2_f + \sigma^2_{bf} + \sigma^2_e) \tag{Ec. 3}$$

$$h_f^2 = 1/4 \sigma^2_A / [\sigma^2_f + \sigma^2_{bf}/b + \sigma^2_e/kb] \tag{Ec. 4}$$

donde: σ^2_A = varianza aditiva (estimada como $3\sigma^2_f$); σ^2_f = varianza de familias; σ^2_{bf} = varianza entre parcelas; σ^2_e = varianza dentro de parcelas; b = número de bloques; y k = media armónica del número de árboles por parcela. En este caso, $b = 3$ y $k = 5.70$.

También se estimaron las correlaciones genéticas y fenotípicas entre el volumen del fuste, la altura total, el diámetro normal y el índice de conicidad a los cinco años de edad. Debido a la heterogeneidad de varianzas entre bloques, las variables se estandarizaron dividiendo cada observación entre la raíz cuadrada de su respectiva varianza total para cada bloque (Hodge *et al.*, 1996). Para obtener las correlaciones genéticas (r_{Gxy}) entre pares de variables se utilizó la fórmula indicada por Falconer y Mackay (1996):

$$r_{Gxy} = \sigma_{fxy} / \sigma_{fx} \sigma_{fy} \tag{Ec. 5}$$

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

$$\sigma_{fxy} = [\sigma^2_{f(x+y)} - (\sigma^2_{fx} + \sigma^2_{fy})] / 2 \tag{Ec. 6}$$

donde: $\sigma^2_{f(x+y)}$ es la varianza de familias de la variable X + Y; σ^2_{fx} es la varianza de familias de la variable X; y σ^2_{fy} es la varianza de familias de la variable Y. Las correlaciones fenotípicas entre cada par de variables se estimaron con base en el coeficiente de correlación de Pearson, usando las variables estandarizadas.

La estimación de la respuesta esperada a la selección (R_x) o ganancia genética para cada variable se realizó para dos escenarios. En el primero de ellos se consideró la colecta de semilla de 20 % ($i = 1.4$) superior de los árboles en el ensayo, sin necesidad de hacer un aclareo genético en el mismo. Este escenario es equivalente a un esquema de selección masal y permitiría obtener semilla mejorada tan pronto como se manifieste la madurez sexual de los árboles en el ensayo. Este esquema también permitiría mantener una base genética amplia y conservar todas las localidades de colecta representadas en el ensayo. En el segundo escenario se consideró la clonación de 20 % ($i = 1.4$) superior de las fuentes maternas incluidas en el ensayo y su establecimiento en un huerto semillero para la producción de semilla mejorada. Este escenario es equivalente a un esquema de selección familiar, en donde los dos padres que participarán en la producción de semilla mejorada son seleccionados. La respuesta a la selección en cada caso se estimó con las siguientes ecuaciones (Falconer y Mackay, 1996):

$$\text{Selección masal: } R_{xm} = i h_{ix}^2 \sigma_{px} \tag{Ec. 7}$$

$$\text{Selección familiar: } R_{xf} = 2i h_{fx}^2 \sigma_{p\bar{x}} \tag{Ec. 8}$$

donde: i es la intensidad de selección; h_{ix}^2 es la heredabilidad individual de la característica X; σ_{px} es la desviación estándar fenotípica de X; h_{fx}^2 es la heredabilidad de las medias de familia para X; y $\sigma_{p\bar{x}}$ es la desviación estándar fenotípica de las medias de familia de X. En el caso de la selección familiar se utilizó un coeficiente de dos porque tanto el árbol madre como el árbol padre provienen de la población seleccionada. La respuesta esperada se obtuvo en porcentaje, al dividir el valor absoluto de R_x entre la media de la población original. Además, con el propósito de evaluar la posibilidad de selección indirecta en los dos escenarios, se calculó la respuesta correlacionada a la selección (R_{cy}) con la fórmula (Falconer y Mackay, 1996):

$$R_{Cy} = i_x h_x h_y r_{Gxy} \sigma_{Py} \quad (\text{Ec. 9})$$

donde: i_x es la intensidad de selección en la característica X; h_x es la raíz cuadrada de la heredabilidad de la variable X; h_y es la raíz cuadrada de la heredabilidad de la variable Y; r_{Gxy} es la correlación genética entre las variables X e Y; y σ_{Py} es la desviación estándar fenotípica de la variable Y. La Ecuación (9) aplica estrictamente al escenario de selección masal; sin embargo, con los términos apropiados de heredabilidad y desviación estándar fenotípica, esta ecuación se aplicó al escenario de selección familiar, como en el caso de la Ecuación (8).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Valores medios y componentes de varianza

A los cinco años de edad los árboles de cedro rojo alcanzaron una altura promedio de 5.42 m, diámetro promedio de 6.19 cm, volumen promedio de 1.91 dm³ e índice de conicidad del fuste de 0.74. Estos datos de crecimiento representan una tasa de crecimiento promedio anual de 1.08 m en altura y 1.2 cm en diámetro del tronco. En tres ensayos anteriores establecidos en la Península de Yucatán, evaluados en edades de entre ocho y 12 años, se encontró una tasa de crecimiento promedio anual entre 0.5 y 1 m en altura y entre 0.7 y 1.5 cm en diámetro, respectivamente (Cintron, 1981). Comparado con esos ensayos, el crecimiento promedio observado en el ensayo actual establecido en Tezonapa, Ver., es ligeramente superior; sin embargo, debe considerarse que los suelos de esta región son de mejor calidad y existe una mayor precipitación promedio anual que en la Península de Yucatán. En otros ensayos establecidos con material de Centroamérica en condiciones más favorables, se han obtenido tasas promedio de crecimiento anual que llegan hasta 3 m en altura y 4 cm en diámetro (Cintron, 1981). Esto sugiere que existe potencial para aumentar significativamente los rendimientos de madera en *Cedrela odorata* en la región de Veracruz.

Todas las características presentaron una variación significativa entre las familias ($P \leq 0.01$), aunque esta variación fue considerablemente mayor para la altura total

(Cuadro 2). En esta última, las familias aportaron 21.5 % de la varianza fenotípica total, lo que representó casi el doble de la variación aportada por las familias en diámetro del tronco e índice de conicidad de la primera troza.

A pesar de las diferencias entre familias, la mayor variabilidad se presentó dentro de parcelas ($\hat{\sigma}_w^2$), que aportaron entre 78 y 87 % de la variación total estimada para estas características (Cuadro 2), valores similares a los obtenidos en otras especies forestales (Riemenschneider, 1988; Magnussen y Yeatman, 1990). Aún cuando parte de esta variación se debe a efectos ambientales, es evidente que existe un amplio nivel de variación entre árboles dentro de las familias, lo que permitiría hacer selección dentro ellas. Sin embargo, el éxito de esta selección depende de hasta qué punto las diferencias observadas entre árboles dentro de parcelas tienen un origen genético. Teóricamente, en familias de medios hermanos una porción importante de la varianza aditiva se encuentra entre individuos de la misma familia, pero las diferencias entre árboles de una parcela también pueden tener origen ambiental. A diferencia de la variación dentro de parcelas, la varianza entre parcelas ($\hat{\sigma}_{bf}^2$) tuvo una contribución mínima a la varianza fenotípica total ($< 1 \%$), excepto en el caso del índice de conicidad, donde contribuyó con un poco más de 3 % (Cuadro 2).

De cualquier manera, la varianza entre familias también tuvo una contribución importante (entre 13 y 22 %) a la varianza fenotípica total en las características de crecimiento evaluadas, mucho más amplia que la varianza estimada entre parcelas ($\hat{\sigma}_{bf}^2$). Dado que la variación entre familias tiene un origen genético es posible hacer selección con éxito entre ellas.

Control genético

Las variables de crecimiento presentaron un control genético alto, que fue ligeramente mayor para la altura que para el diámetro y el volumen, especialmente en lo que respecta a la heredabilidades individuales (Cuadro 2)

Cuadro 2. Valores promedio en la población, componentes de varianza, varianza fenotípica total ($\hat{\sigma}_p^2$) y de las medias de familia ($\hat{\sigma}_{pf}$), heredabilidad a nivel individual (h^2_i) y de las medias de familias (h^2_f) para las características de crecimiento y forma del fuste en un ensayo de progenie de *Cedrela odorata* L. de cinco años de edad.

Variable	Media	Componentes de varianza (%) [†]			$\hat{\sigma}_p^2$	$\hat{\sigma}_{pf}^2$	h^2_i	h^2_f
		$\hat{\sigma}_f^2$ (35) [‡]	$\hat{\sigma}_{bf}^2$ (70)	$\hat{\sigma}_w^2$ (599)				
Altura (m)	5.43	21.53**	0.32	78.15	2.502	0.656	0.65	0.62
Diámetro (cm)	6.19	12.60**	0.00	87.40	4.939	0.875	0.38	0.53
Volumen (dm ³)	1.91	18.10**	0.01	81.89	1.556	0.356	0.54	0.59
Índice de conicidad	0.74	12.73**	3.33	83.94	0.002	0.001	0.38	0.51

[†] $\hat{\sigma}_f^2$ = Varianza entre familias; $\hat{\sigma}_{bf}^2$ = Varianza entre parcelas; $\hat{\sigma}_w^2$ = Varianza dentro de parcelas.

[‡] Los números entre paréntesis muestran los grados de libertad asociados a cada componente de varianza.

** Indica significancia estadística con $P \leq 0.01$.

Estos resultados concuerdan con el análisis de 67 estudios en especies leñosas de heredabilidad, donde los valores resultaron ligeramente mayores para la altura que para el diámetro y el volumen (Cornelius, 1994). En un ensayo clonal en Cuba, cuyos resultados son presumiblemente los primeros en parámetros genéticos sobre la especie, se presentaron valores de heredabilidad en sentido amplio de 0.85 y 0.62 para la altura y el diámetro, respectivamente (Lahera et al., 1994).

El índice de conicidad del tronco presentó un control genético moderado ($h^2_i = 0.38$), por lo que también sería conveniente hacer selección para esta característica. En el caso de la altura, la heredabilidad individual ($h^2_i = 0.65$) fue similar a la heredabilidad estimada de las medias de familia ($h^2_f = 0.62$); sin embargo, en el caso de diámetro, volumen e índice de conicidad, la heredabilidad de las medias de familia fue ligeramente mayor que la heredabilidad individual (Cuadro 2). A pesar de lo anterior, los valores estimados de h^2_f están un tanto lejanos del valor de uno que se lograría si se aumentaran el número de repeticiones e individuos evaluados por familia (Loo-Dinkins y Tauer, 1987).

Patiño (1997) estimó el control genético del crecimiento en altura de cedro rojo y caoba en varios ensayos establecidos en Campeche. Sin embargo, en esa publicación sólo menciona valores de heredabilidad individual para el crecimiento en altura de caoba a los siete años de edad en las diferentes localidades de evaluación; estos valores variaron de 0.04 en Escárcega, a 0.27 en Cayal, muy por debajo de los valores estimados para cedro rojo en este ensayo. No obstante, estos valores cambian en función de la especie, el lugar de plantación y la edad de la misma (Rehfeldt et al., 1991; Balocchi et al., 1994). Por ejemplo, Vázquez y Dvorak (1996) indican que los valores de heredabilidad para altura variaron con la edad en *Pinus chiapensis* Martínez, *P. tecunumanii* Eguiluz & Perry y *P. caribaea* Morelet, en función de la especie y el lugar de ensayo; en unos casos aumentaron con la edad y en otros disminuyeron. Balocchi et al. (1993) encontraron que la heredabilidad estimada para la altura del árbol en *Pinus taeda* L. aumentó inicialmente y después disminuyó gradualmente con la edad del arbolado; en cambio, Farfán et al. (2002) encontraron que en *P. ayacahuite* Ehren. la heredabilidad en altura y diámetro aumentó con la edad entre los cinco y 13 años. Johnson et al. (1997), al evaluar 51 ensayos de progenies de *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco, indican que los valores de heredabilidad para altura y diámetro son más inestables en edades juveniles.

Los valores de heredabilidad obtenidos para *Cedrela odorata* en este estudio son mayores a los que generalmente se han encontrado para estas características de crecimiento en otras especies forestales leñosas. Por ejemplo,

en la recopilación efectuada por Cornelius (1994) la heredabilidad individual promedio fue de 0.28 para altura y de 0.23 para diámetro. En otros estudios es común encontrar que las estimaciones del control genético de estas características varían grandemente de un sitio a otro. Así, en un ensayo de *Pinus caribaea* de 6 años de edad, en un sitio se estimó una heredabilidad de 0.79 y de 0.27 para altura y diámetro, respectivamente, mientras que en otro sitio los valores estimados fueron de 0.66 y 0.59 (González y Pérez, 1980).

Correlaciones genéticas y fenotípicas

Las correlaciones genéticas estimadas fueron más elevadas que las respectivas correlaciones fenotípicas (Cuadro 3), lo cual es consistente con los resultados obtenidos en otras especies leñosas (Riemenschneider, 1988; Gwaze et al., 1997; Farfán et al., 2002). Las correlaciones genéticas entre las variables de crecimiento a los cinco años de edad resultaron muy altas y positivas ($r_G \geq 0.97$). Esto muestra que todas estas variables están estrechamente relacionadas entre sí, debido a que son interdependientes. Los datos anteriores indican que si se selecciona con base en una característica de crecimiento, por ejemplo altura, también se obtendrá una respuesta correlacionada elevada en las otras características evaluadas. Las características de crecimiento también mostraron una correlación genética positiva fuerte ($r_G \geq 0.90$) con el índice de forma de la primera traza. Esto implica que los individuos de mayor crecimiento son los que presentan una menor conicidad del fuste (esto es, un mayor valor del índice de conicidad). Por tanto, la selección de árboles con base en cualquier característica de crecimiento para aumentar la producción de madera a esta edad, también ocasionaría una reducción en la conicidad de la parte baja del tronco.

Cuadro 3. Correlaciones genéticas (a la izquierda de la diagonal) y fenotípicas (a la derecha de la diagonal) entre las variables evaluadas en un ensayo de progenies de *Cedrela odorata* L., de cinco años de edad.

Variable	Altura	Diámetro	Volumen	Índice de conicidad
Altura	----	0.91	0.95	0.60
Diámetro	0.97	----	0.95	0.59
Volumen	0.99	0.99	----	0.57
Índice de conicidad	0.91	0.92	0.90	----

La significancia estadística de todos los coeficientes resultó de $P \leq 0.01$

Respuesta esperada a la selección

Respecto a la selección masal (escenario 1), la respuesta directa esperada al seleccionar 20 % de los árboles con base en las características de crecimiento es alta (Cuadro 4). Por ejemplo, si se utilizara la altura de los árboles a los

cinco años de edad como criterio de selección, se esperaría un aumento de 26.5 % en la altura de los árboles de esa edad en la siguiente generación; de la misma manera, si el criterio de selección fuera el diámetro normal a esa edad, se esperaría un aumento de 19.1 % en esa característica, y si el criterio utilizado fuera el volumen, el aumento esperado sería de 49.2 %. En cambio, debido a la menor heredabilidad y menor variación fenotípica, la respuesta directa esperada de la selección masal con base en el índice de forma del tronco sería muy reducida, menor de 4 % (Cuadro 4).

Cuadro 4. Respuesta directa esperada de la selección masal en valores absolutos (R) y relativos (%) para la altura, diámetro, volumen e índice de conicidad del tronco, y respuesta correlacionada en volumen e índice de forma del tronco en un ensayo de *Cedrela odorata* L., de cinco años de edad.

Criterio de selección	Respuesta directa [†]		Respuesta correlacionada [†]			
	R	%	Volumen		Índice de conicidad	
			R	%	R	%
Altura (m)	1.44	26.5	1.02	53.4	0.032	4.3
Diámetro (cm)	1.18	19.1	0.78	40.8	0.025	3.3
Volumen (dm ³)	0.94	49.2	---	---	0.029	3.9
Índice de conicidad	0.027	3.6	0.73	38.2	---	---

[†] Considera la selección masal de 20 % ($i = 1.4$) superior de los árboles en el ensayo, con base en el criterio de selección establecido en la primera columna.

Las respuestas esperadas a la selección en las características de crecimiento en este ensayo son relativamente elevadas si se comparan con los resultados obtenidos en otras especies leñosas, tanto coníferas como latifoliadas, utilizando intensidades de selección similares (Farfán *et al.*, 2002). Las diferencias se deben fundamentalmente a la mayor heredabilidad y mayor variación fenotípica estimada en este ensayo de *Cedrela odorata*, probablemente como resultado de la inclusión de materiales de una región geográfica relativamente amplia.

Al elegir el criterio de selección más apropiado para aumentar la producción de madera, se debe considerar que la selección de los árboles con base en la altura ocasionaría una respuesta correlacionada en volumen de 53 % (Cuadro 4), ligeramente superior a la respuesta esperada de la selección directa con base en volumen. Desde el punto de vista operativo es mucho más sencillo y rápido hacer la selección con base en la altura del árbol que en el volumen, ya que para estimar el volumen del tronco se requieren mediciones adicionales. Por otro lado, aunque es más rápido y económico medir el diámetro normal que la altura de los árboles, en este caso no es recomendable utilizar el diámetro como único criterio de selección, ya que la respuesta correlacionada en volumen sería más baja (Cuadro 4).

De cualquier manera, medir la altura precisa de los árboles a cinco años de edad no es difícil. En árboles de ma-

yor tamaño esto podría cambiar notablemente. La selección de los individuos de mayor altura también ocasionaría un efecto positivo en el índice de forma de la primera troza al reducir su conicidad, alrededor de 4.3 % con respecto a la media de la población original, similar a la que se obtendría al seleccionar por el índice de forma mismo. Por otro lado, en otras especies se ha encontrado que cuando la altura presenta mayor heredabilidad que el diámetro, la edad óptima de selección para altura es dos a tres años antes que para el diámetro, lo cual favorece el uso de la altura como criterio de selección en edades juveniles (Johnson *et al.*, 1997).

El escenario de selección masal considerado en este análisis consiste en la colecta de semilla de 20 % de los árboles con mayor altura existentes en el ensayo, sin necesidad de hacer un aclareo genético en el mismo. Esta situación permitiría aprovechar la capacidad de producción de semilla de los árboles de manera inmediata sin que se interrumpa el proceso de evaluación del ensayo en los próximos años, ya que no se eliminaría ningún árbol.

El escenario de selección familiar (escenario 2) consideró la identificación de 20 % superior de los árboles madre incluidos en el ensayo (esto es, ocho de las 42 familias) y su clonación en un huerto semillero para la producción de semilla mejorada. En este escenario, tanto las respuestas directas como indirectas (Cuadro 5) fueron similares a las estimadas para la selección masal (Cuadro 4). Lo anterior se debe a que la heredabilidad de las medias de familia es similar a la heredabilidad individual en la mayoría de las características (Cuadro 2), y aunque la varianza fenotípica de las medias de familia es menor que la varianza fenotípica individual (Cuadro 2), en el huerto semillero se está seleccionando a ambos progenitores, mientras que en la selección masal la fuente de polen no es seleccionada.

Los dos escenarios de selección considerados en este estudio no son excluyentes y podrían realizarse de manera secuencial en programas operativos para la obtención de germoplasma mejorado de cedro rojo a partir del material incluido en el ensayo. Debe considerarse que aunque en ambos casos se obtendría una ganancia genética similar en volumen de madera a los cinco años de edad, la segunda opción podría ocasionar una reducción en la diversidad genética. Esto se debe a que sólo los ocho genotipos parentales establecidos en el huerto semillero estarían representados en la siguiente generación, mientras que en la primera opción teóricamente todos los individuos del ensayo estarían representados en la siguiente generación (la mayoría de ellos a través de la producción de polen).

Cuadro 5. Respuesta directa esperada de la selección familiar en valores absolutos (R) y relativos (%) para la altura, diámetro normal, volumen e índice de conicidad del tronco, y respuesta correlacionada en volumen e índice de forma del tronco en un ensayo de *Cedrela odorata* L., de cinco años de edad.

Criterio de selección	Respuesta directa [†]		Respuesta correlacionada [†]			
	R	%	Volumen		Índice de conicidad	
			R(dm ³)	%	R	%
Altura (m)	1.40	25.8	1.00	52.3	0.031	4.2
Diámetro (cm)	1.39	22.4	0.92	48.2	0.029	3.9
Volumen (dm ³)	0.98	51.3	---	---	0.030	4.1
Índice de conicidad	0.031	4.2	0.82	43.2	---	---

[†] Considera la selección de 20 % (i = 1.4) superior de los árboles madre evaluados en el ensayo, con base en el criterio de selección establecido en la primera columna, y su establecimiento en un huerto semillero clonal.

La primera opción tiene además la ventaja de ser más económica y rápida para ponerse en práctica, ya que sólo considera la colecta de semilla de los árboles seleccionados en el ensayo. En cambio, la segunda opción involucra la localización de los árboles madre en los sitios originales de colecta, su clonación y su establecimiento en el huerto semillero, además de esperar el tiempo necesario para alcanzar la edad reproductiva. Sin embargo, con la primera opción sólo se pueden utilizar los árboles existentes en el ensayo, mientras que con la segunda opción se puede obtener un número ilimitado de copias de los individuos seleccionados, lo cual permitiría aumentar la capacidad de producción de semilla mejorada.

Por otro lado, es obvio que si el ensayo se convierte en huerto semillero se puede incrementar la respuesta esperada al eliminar los genotipos inferiores. Esta opción deberá considerarse eventualmente, conforme se desarrollen los árboles, para ampliar el espacio de crecimiento y favorecer el desarrollo de la copa de los mejores árboles. Si bien los valores de la respuesta a la selección se estimaron a una edad relativamente joven, diversos estudios en otras especies leñosas muestran que las ganancias genéticas estimadas a estas edades están correlacionadas fuertemente con las ganancias obtenidas al momento de la cosecha (White *et al.*, 1993; Gwaze *et al.*, 1997; Wu, 1999).

CONCLUSIONES

Se encontró una amplia variación genética en las características de crecimiento evaluadas en *Cedrela odorata* a los cinco años de edad, por lo que es factible iniciar un programa de domesticación y mejoramiento genético en esta especie con los materiales incluidos en la población. Debido a las fuertes correlaciones genéticas existentes entre las características de crecimiento y a la mayor heredabilidad estimada para la altura que para diámetro y volu-

men del tronco, sería más eficiente utilizar únicamente la altura como criterio de selección para aumentar la producción de madera en esta población. Al seleccionar los árboles de mayor tamaño también se reduciría la conicidad de la primera troza (debido a la correlación positiva existente entre las características de crecimiento y el índice de forma del tronco), por lo que se tendría un impacto positivo adicional. Por otro lado, los dos escenarios de selección considerados (selección masal y selección familiar) proporcionaron una respuesta similar, por lo que cualquiera de ellos se podría implementar en forma operativa con el material de este ensayo.

BIBLIOGRAFÍA

Balocchi C E, F E Bridgwater, R Bryant (1994) Selection efficiency in a nonselected population of loblolly pine. *For. Sci.* 40(3): 452-473.

Balocchi C E, F E Bridgwater, B J Zobel, S Janromi (1993) Age trends in genetic parameters for tree height in a non-selected population of loblolly pine. *For. Sci.* 39(2): 231-249.

Campbell R K (1986) Mapped genetic variation of Douglas-fir to guide seed transfer in southwest Oregon. *Silvae Genet.* 35: 85-96.

Chaplin G E (1980) Progress with provenance exploration and seed collection of *Cedrela* spp. *In: Proceedings of 11th Commonwealth Forestry Conference. Conference Commonwealth Forestry Institute, Oxford, UK.* pp: 1- 17.

Cintron B B (1981) *Cedrela odorata* L. *In: Silvics of North America. Hardwoods. Agricultural Handbook 654. Washington, DC. USDA.* Vol. 2. pp: 250-257.

Cornelius J (1994) Heritabilities genetic coefficients of variation in forest trees. *Can. J. For. Res.* 24: 372-379.

Falconer D S, T F C Mackay (1996) *Introduction to Quantitative Genetics.* 4ta. ed. Longman, Exxex, UK. 464 p.

Farfán V E G, J Jasso M, J López U, J J Vargas H y C Ramírez H (2002) Parámetros genéticos y eficiencia de la selección temprana en *Pinus ayacahuite* Ehren. var. *ayacahuite*. *Rev. Fitotec. Mex.* 25 (3): 239-246.

González R A, M Pérez S (1980) Comportamiento de las progenies de polinización libre y controlada de un huerto semillero de *Pinus caribaea* var. *caribaea*. *Rev. For. Baracoa* 10(1-2): 7-29.

Gwaze D P, J A Woolliams, P J Kanowski (1997) Optimum selection age for height in *Pinus taeda* L. in Zimbabwe. *Silvae Genet.* 46(6): 358-365.

Hodge G R, P W Volker, B M Potts, J U Owen (1996) A comparison of genetic information from open-pollinated and control-pollinated progeny tests in two eucalypt species. *Theor. Appl. Genet.* 92(1): 53-63.

Johnson G R, R A Sniezko, N L Mandel (1997) Age trends in Douglas-fir genetic parameters and implication for optimum selection age. *Silvae Genet.* 46(6): 349-358.

Lahera W, A Alvarez, S Gamez (1994) The genetic improvement program in *Cedrela odorata* L. in Cuba. *Forest Genetic Resources. FAO, Roma.* 22: 27-28.

Loo-Dinkins J A, C G Tauer (1987) Statistical efficiency of six progeny test field designs on three loblolly pine (*Pinus taeda* L.) site types. *Can. J. For. Res.* 17: 1066-1070.

Littell R C, G A Milliken, W W Stroup, R D Wolfinger (1996) SAS system for mixed models. SAS, Cary, NC. 633 p.

Magnussen S, C W Yeatman (1990) Predictions of genetic gain from various selection methods in open pollinated *Pinus banksiana* progeny trials. *Silvae Genet.* 39(3-4): 140-153.

- Murcia V J, J Dorantes L (1996)** Establecimiento de plantaciones comerciales de uso múltiple en la región de Los Tuxtlas, Ver. Novena Reunión Científica- Tecnológica Forestal y Agropecuaria. Veracruz, México. pp: 33-38.
- Namkoong G (1966)** Inbreeding effects on estimation of genetic additive variance. *For. Sci.* 12(1): 8-13.
- Newton A C, J P Cornelius, J F Mesen, R R B Leakey (1995)** Genetic variation in apical dominance of *Cedrela odorata* seedlings in response to decapitation. *Silvae Genet.* 44 (2-3): 146-150.
- Osorio L F, J A Wright, T L White (1995)** Breeding strategy for *Eucalyptus grandis* at Smurfit Carton de Colombia. In: *Eucalypt Plantations: Improving Fiber Yield and Quality.* B M Potts, N M G Borralho, J B Reid, R N Cromer, W N Tibbits, C A Raymond. (eds.). Proc. CRC-IUFRO Conf., Hobart, 19-24 Febrero. pp: 264-266.
- Patiño V F (1997)** Genetic resources of *Swietenia macrophylla* and *Cedrela odorata* in the neotropics: Priorities for coordinates actions. Forest Genetic Resources No. 25. FAO, Roma. 12 p.
- Rehfeldt G E, W R Wykoff, R J Of, R J Steinhoff (1991)** Genetic gains in growth and simulated yield of *Pinus monticola*. *For. Sci.* 37(1): 326-342.
- Riemenschneider D E (1988)** Heritability, age-age correlations, and inferences regarding juvenile selection in jack pine. *For. Sci.* 34(4): 1076-1082.
- Sánchez M V, C Velázquez E (1998)** Evaluación de dos insecticidas biológicos en el control de *Hypsiphylia grandella* (Zeller), barrenador de brotes de las Meliaceas. *Ciencia Forestal en México* 23(83):33- 39.
- SAS (1988)** SAS/STAT Guide for Personal Computers. SAS Institute Inc. Cary, N.C. 378 p.
- Squillace A E (1974)** Average genetic correlations among offspring from open-pollinated forest trees. *Silvae Genet.* 23(5): 149-156.
- Valencia M S, J J Vargas H, J D Molina G, J Jasso M (1996)** Control genético de la velocidad de crecimiento y características de la madera en *Pinus patula*. *Agrociencia* 30:265-273.
- Vargas-Hernandez J J, W T Adams (1992)** Age-age correlations and early selection for wood density in young coastal Douglas-Fir. *For. Sci.* 38(2): 467-477.
- Vázquez J, W S Dvorak (1996)** Trends in variances and heritabilities with stand development of tropical pines. *Can. J. For. Res.* 26: 1473-1480.
- White T L, G R Hodge, G L Powell (1993)** An advanced-generation tree improvement plan for slash pine in the southeastern United States. *Silvae Genet.* 42(6): 359-371.
- Whitmore J L (1978)** *Cedrela* provenance trials in Puerto Rico and St. Croix: establishment phase. Institute of Tropical Forestry, Puerto Rico. USDA Forest Service Research Note IRF-16.
- Wright J A, L F Osorio, W S Dvorak (1996)** Realized and predicted genetic gain in the *Pinus patula* breeding program of Smurfit Cartón de Colombia. *S. African For. J.* 175: 19-22.
- Wu H X (1999)** Study of early selection in tree breeding. II. Advantage of early selection through shortening the breeding cycle. *Silvae Genet.* 48(2): 78-83.
- Zobel B J, J T Talbert (1988)** Técnicas de Mejoramiento Genético de Árboles Forestales. Limusa. México, D.F. 545 p.