



Parámetros genéticos e interacción genotipo-ambiente en ensayos clonales de *Cedrela odorata* L.

Genetic parameters and genotype-environment interaction in clonal trials of *Cedrela odorata* L.

Susana Olvera-Moreno¹, Javier López-Upton^{1*}, Vicente Sánchez-Monsalvo² y Marcos Jiménez-Casas¹

¹ Colegio de Postgraduados. Posgrado en Ciencias Forestales. Texcoco, Estado de México, México.

² Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. Campo Experimental San Martinito. Santa Rita Tlahuapan, Puebla, México.

* Autor de correspondencia. uptonj@colpos.mx

RESUMEN

Para aumentar la productividad de las plantaciones comerciales es necesario realizar actividades de mejoramiento genético, para lo cual se necesita estimar parámetros genéticos. En México se han generado clones de crecimiento superior de *Cedrela odorata* L. que requieren evaluación en diversas condiciones ambientales. El objetivo de este estudio fue estimar heredabilidad, correlación genética y fenotípica e interacción genotipo-ambiente de 14 caracteres morfológicos y de crecimiento de *Cedrela odorata* L. en dos ensayos clonales a siete años. Los clones se formaron por injertos a la edad de cuatro meses. Se evaluaron 90 clones plantados en dos ambientes diferentes: Isla, Veracruz y San Francisco, Campeche. En Isla, 12 valores de heredabilidad resultaron mayores. Las heredabilidades más altas en ambos sitios se estimaron para la longitud del peciolo, volumen y diámetro del fuste. Las correlaciones fenotípicas y genéticas entre las características de crecimiento fueron altas y positivas, mientras que entre las de crecimiento y las de fuste, copa y hojas fueron de bajas a moderadas. El volumen usado como criterio de selección no afectaría negativamente la respuesta de ninguna de las variables evaluadas. Pese a las diferencias ambientales se determinó estabilidad alta en el comportamiento de los clones seleccionados, excepto por cuatro clones interactivos de volumen superior en San Francisco. Con la exclusión de tres de los clones más interactivos para volumen se reduce casi totalmente la interacción genotipo-ambiente de esta característica. Para evitar pérdida genética se sugiere usar estos clones solamente en sitios de Campeche, y los demás superiores en ambos sitios.

PALABRAS CLAVE: clones, control genético, correlación genética, ecovalencia, estabilidad genética, heredabilidad.

ABSTRACT

To increase the productivity of commercial plantations, it is necessary to carry out genetic improvement activities, for which it is necessary to estimate genetic parameters. In Mexico, superior growth clones of *Cedrela odorata* L. have been generated that require evaluation under various environmental conditions. The objective was to estimate heritability, genetic and phenotypic correlation and genotype-environment interaction of 14 morphological and growth characters of *C. odorata* in two clonal trials at seven years. Clones were grafted at the age of four months. Ninety clones planted in two different environments, Isla, Veracruz and San Francisco, Campeche, were evaluated. In Isla 12 heritability values were higher. The highest heritabilities at both sites were estimated for petiole length, volume, and stem diameter. Phenotypic and genetic correlations between growth traits were high and positive, but between growth traits and stem, crown, and leaf traits, they were low to moderate. The volume used as selection criterion would not negatively affect the response of any of the variables evaluated. Despite the environmental differences, high stability was determined in the behavior of the selected clones, except for four higher volume interactive clones in San Francisco. With the exclusion of three of the most interactive clones for volume, the genotype-environment interaction of this characteristic is almost totally reduced. Thus, to avoid genetic loss, it is suggested to use these clones only in Campeche sites, and the other superior ones in both sites.

KEYWORDS: clones, genetic control, genetic correlation, ecovalence, genetic stability, heritability.

INTRODUCCIÓN

Cedrela odorata L. es la segunda una especie de importancia forestal en México; al ser considerada madera preciosa, posee gran aceptación social por parte de productores para el establecimiento de plantaciones forestales (Sánchez-Monsalvo et al., 2003) y el precio de la madera es atractivo (Ramírez-García et al., 2008). Al igual que otros países, México utiliza principalmente especies exóticas para el establecimiento de plantaciones comerciales ya que se genera poca información sobre el manejo de las especies nativas (dos Santos et al., 2022).

Pese a su importancia, las plantaciones comerciales de *Cedrela odorata* se ven limitadas debido al ataque del barrenador de yemas *Hypsipyla grandella* Zeller, que es la principal plaga de las Meliáceas americanas (Howard y Merida, 2004; Grignola et al., 2021). La larva se alimenta de los brotes tiernos y ocasiona el rompimiento de la yema apical provocando que el árbol se bifurque, lo que puede reducir su crecimiento afectando su valor comercial (Cibrián Tovar, 1995).

Como parte de la búsqueda de mecanismos de resistencia al ataque del barrenador, el Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias (Inifap) inició la recolección de germoplasma de *Cedrela odorata* para el establecimiento ensayos de progenies en la costa del Golfo y sureste de México con el propósito de obtener plantas mejoradas de esta especie con alta productividad y resistentes al daño de *H. grandella*. Posteriormente se llevó a cabo el establecimiento de ensayos clonales propagados por injerto para evaluar la estimación de parámetros genéticos cuantitativos en caracteres de crecimiento.

Debido al tipo de daño que ocasiona el barrenador en el fuste, se infiere que un árbol alto con fuste recto presentó tolerancia al ataque del barrenador en su estado juvenil, por tal motivo al evaluar el crecimiento y la rectitud del fuste se determina tolerancia de un genotipo a ataques del insecto (Briceño-Vergara, 1997). Por otro lado, para registrar y proteger la propiedad intelectual del material vegetal

producto del mejoramiento se deben determinar descriptores morfológicos que tengan repetibilidad entre sitios de evaluación y por tanto alto control genético (Bennadji, 2003).

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

Cuando las características se encuentran bajo fuerte control genético responden a la selección. Pero no es adecuado seleccionar un genotipo probado en un solo sitio y utilizarlo en condiciones ambientales distintas ya que puede existir un comportamiento diferencial en las plantaciones, esto es interacción genotipo-ambiente (White et al., 2007). Los genotipos propagados deben ser estables en diferentes ambientes, lo que se evalúa a través de determinar la magnitud de la interacción genotipo-ambiente de una característica entre sitios donde se evalúan los mismos genotipos (Johnson, 1997).

OBJETIVOS

El objetivo del presente estudio fue estimar heredabilidad, correlación genética y fenotípica e interacción genotipo-ambiente de 14 caracteres morfológicos y de crecimiento de *Cedrela odorata* L. en dos ensayos clonales a siete años. Estos parámetros genéticos son esenciales para establecer programas que mejoren la resistencia al barrenador y el crecimiento de las plantas.



MATERIALES Y MÉTODOS

Descripción del área de estudio

En 2012, se establecieron dos ensayos clonales en ambientes diferentes. El primero se localiza en terrenos de la empresa “Agropecuaria Santa Genoveva” en San Francisco, Campeche (Sitio 1) en $19^{\circ} 33' 26.53''$ N, $90^{\circ} 01' 33.96''$ O (Fig. 1), a 82 m s.n.m., con clima Aw0 (Instituto Nacional de Estadística y Geografía [Inegi], 2008), el más seco de los cálidos subhúmedos con lluvias en verano (García, 2004), precipitación de 1300 mm anuales y temperatura media anual de 23°C . El tipo de suelo es

Rendzina (International Union of Soil Sciences [IUSS], 2014), con textura arcillosa y de origen calcáreo (Honorato-Salazar y Sánchez-Monsalvo, 2019). El uso de suelo es bosque cultivado (Inegi, 2018). El segundo ensayo se estableció en propiedad privada en Isla, Veracruz (Sitio 2) en $18^{\circ} 04' 50.21''$ N, $95^{\circ} 32' 0.75''$ O (Fig. 1), a 56 m s.n.m., con clima Aw1 (w) (INEGI, 2008), intermedio de los cálidos subhúmedos (García, 2004), precipitación de 2000 mm anuales y temperatura media anual de 25°C , con lluvias en verano. El tipo de suelo es Andosol vítrico (IUSS, 2014), ácido y con textura arenosa (Honorato-Salazar y Sánchez-Monsalvo, 2019). El uso de suelo es agricultura de temporal semipermanente (Inegi, 2018).

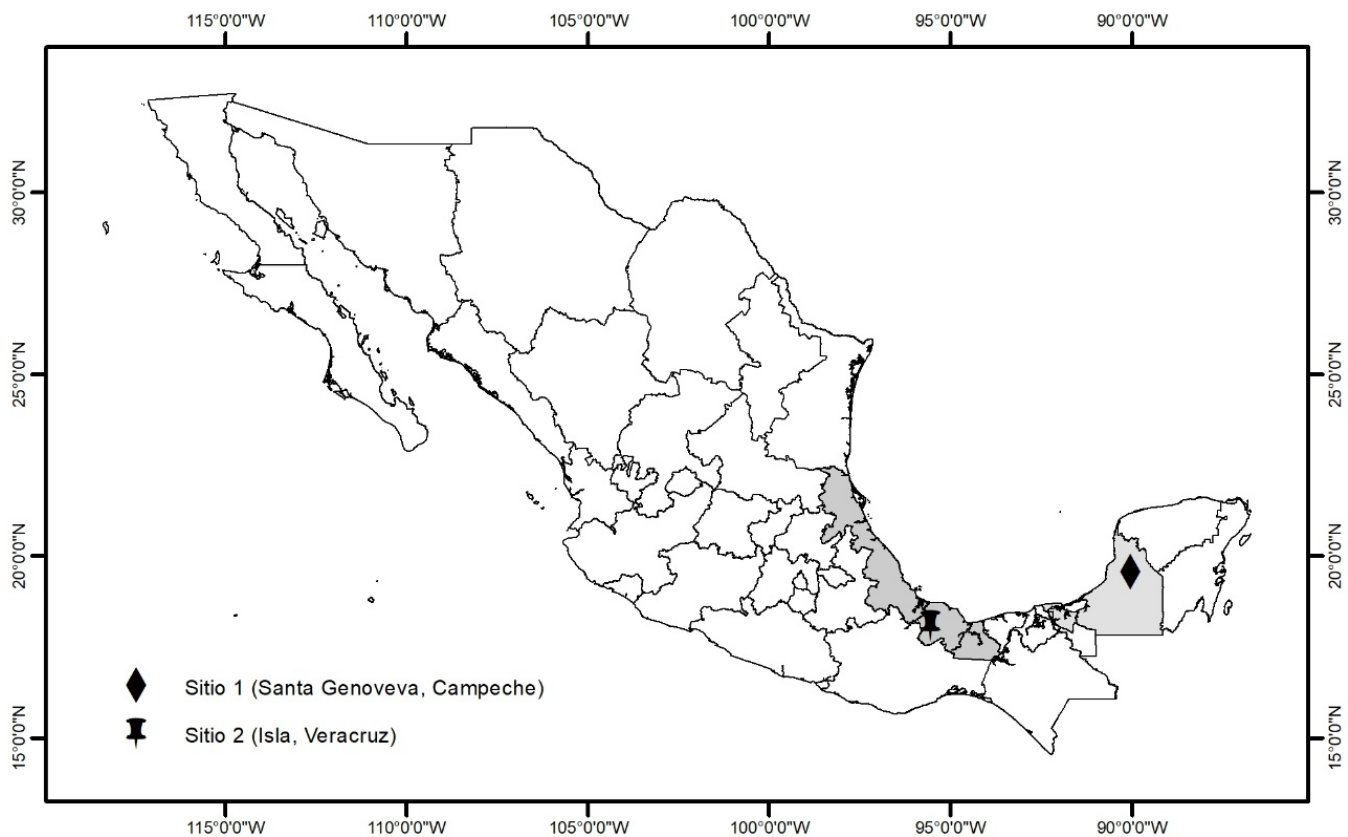


FIGURA 1. Mapa de ubicación de dos ensayos clonales de *Cedrela odorata* L. en Santa Genoveva, Campeche e Isla, Veracruz.

Diseño y establecimiento de los ensayos clonales

El material vegetal usado para el establecimiento de los dos ensayos clonales fueron yemas para la propagación por injertos y fue obtenido de genotipos sobresalientes en caracteres de crecimiento de ensayos de procedencias-progenies establecidos en El Palmar, Veracruz; San Felipe Bacalar, Quintana Roo y El Tormento, Campeche. El ensayo 1, de Santa Genoveva, Campeche, se estableció con riego por goteo y el control de malezas se hizo con herbicida biológico-orgánico. En el ensayo dos en Isla, Veracruz, se realizó preparación mecanizada del terreno y se aplicó riego durante el primer mes de establecimiento de la plantación. Los dos ensayos clonales fueron establecidos en un diseño experimental de bloques completos al azar con 90 clones y seis repeticiones, con parcelas de un solo árbol (Pedersen et al., 1993).

Variables evaluadas

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

$$VOL = 0.000065659DIAM^{1.768431077} \cdot ALT^{1.137733502}$$

La rectitud del fuste se evaluó considerando su inclinación, esto es su desviación respecto a la línea vertical que debería seguir. Se usó la aplicación Spirit level (Keuwlsoft, 2020) de un celular colocado a 1.5 m de altura del árbol; la observación se expresó en grados. Esto permite trabajar con una variable continua, al obtener el valor en grados, y evitar el uso de categorías en la inclinación del fuste. Se evaluaron ocho caracteres cualitativos y dos cuantitativos (Méndez-Espinoza y Sánchez-Monsalvo, 2012), para ello se recolectaron cuatro hojas completas de la parte media de la copa, una por cada punto cardinal del árbol y se promediaron los datos. Los caracteres cuantitativos fueron: largo de la hoja (cm), ancho de la hoja (cm) y longitud del peciolo (cm) con cinta graduada; longitud del peciolulo (mm), longitud de los folíolos (mm), ancho de los folíolos

secundarios (mm) con vernier; número de pares de folíolos secundarios e índice de forma del folíolo secundario (relación entre largo/ancho). Como caracteres cualitativos se evaluaron la forma del fuste a la altura de 1.30 m y el tipo de ramificación. La forma del fuste se categorizó en: circular, deltoide, elipsoide, ovada, pentagonal, romboide y semicircular; el tipo de ramificación se clasificó en dicotómica, monopódica, policotómica y simpódica.

Análisis estadístico

Se realizó un análisis por sitios en conjunto con el procedimiento MIXED del paquete estadístico SAS (SAS Institute Inc., 2002). Se usó el algoritmo de máxima verosimilitud restringida para la estimación de varianzas (Littell et al., 2016). El modelo estadístico usado fue:

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

donde:

Y_{ijkl} = valor de la observación del l -ésimo clon de la j -ésima procedencia en el k -ésimo bloque (repetición) en el i -ésimo sitio

μ = media poblacional

S_i = efecto fijo del i -ésimo sitio

$B_{j(i)}$ = efecto fijo del bloque anidado en el i -ésimo sitio

P_k = efecto fijo de la k -ésima procedencia

SP_{ik} = efecto fijo de la interacción entre el i -ésimo sitio con la k -ésima procedencia

BP_{ijk} = efecto fijo de la interacción del j -ésimo bloque anidado en el i -ésimo sitio con la k -ésima procedencia

$C_{l(k)}$ = efecto aleatorio del l -ésimo clon anidado en la k -ésima procedencia

SC_{ikl} = efecto aleatorio de la interacción del i -ésimo sitio y el l -ésimo clon anidado en la k -ésima procedencia

ε_{ijkl} = error asociado a dichos efectos

Además, se realizó el análisis por sitio debido a las diferencias entre los ensayos. Se usó un modelo similar al



análisis en conjunto, sin los efectos de los sitios y sus interacciones:

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

Estimación de parámetros genéticos

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

$$H_i^2 = \frac{\sigma_c^2}{\sigma_c^2 + \sigma_e^2}$$

$$H_c^2 = \frac{\sigma_c^2}{\sigma_c^2 + \frac{\sigma_e^2}{b}}$$

donde:

b = media armónica del número de bloques (individuos evaluados): 4.09 y 5.61 para los sitios 1 y 2, respectivamente.

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

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

donde:

$\sigma_{c(x)}^2$ = varianza de clones x

$\sigma_{c(y)}^2$ = varianzas de clones y

$Cov_{c(x,y)}$ = covarianza entre la variable x y la y , estimada como:

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

donde:

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

Para evaluar el desempeño de los clones en ambos sitios se estimó la interacción genotipo-ambiente. Con el fin de remover los efectos de escala se estandarizaron los datos mediante el procedimiento STANDARD de SAS (Hodge et al., 1996). Una vez hecho esto, se calcularon la varianza de clones (σ_c^2) y la varianza de la interacción sitio x clon (σ_{sc}^2) con el procedimiento MIXED de SAS y se estimaron correlaciones genéticas tipo B como medida de la interacción genotipo-ambiente (Yamada, 1962):

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

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

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

donde:

W_i = ecovalencia del i -ésimo clon

Y_{ij} = posición jerárquica del i -ésimo clon en el j -ésimo sitio

$Y_{i.}$ = media del i -ésimo clon en el j -ésimo sitio

$Y_{.j}$ = media del j -ésimo sitio

$Y_{..}$ = media general

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

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Se encontraron diferencias significativas entre sitios ($p < 0.01$) para 11 de las 14 variables evaluadas: diámetro, altura, volumen, inclinación, forma del fuste, longitud y ancho de hoja, longitud de peciolo y de peciolulo, longitud y ancho de folíolos secundarios. En el sitio 1 (Santa Genoveva, Campeche) los valores medios de la mayoría de las

características fueron superiores a los obtenidos en el sitio 2 (Isla, Veracruz), a excepción de la inclinación, ancho de hoja, longitud del peciolo y del peciolulo (Tabla 1). Los valores mayores en Santa Genoveva se pueden atribuir a que durante los primeros cinco años de la plantación se aplicó riego por goteo; así con mayor disponibilidad de agua se obtiene más crecimiento (Huber y Trecaman, 2004). Asimismo, con la mayor mortalidad en Santa Genoveva (supervivencia 79% vs. 94%), los individuos dispusieron de menor competencia para desarrollarse (Sánchez-Vargas et al., 2004).

Los árboles de Isla presentaron mayor inclinación. No se tiene la certeza de atribuir esta respuesta al ataque de *H. grandella*, dado que no se realizó una evaluación de ello en la etapa de mayor afectación que son los primeros tres años (Navarro et al., 2004). Sin embargo, puede inferirse que hubo mayor daño por el barrenador antes de la evaluación actual, ya que este insecto ocasiona deformación del fuste (Cornelius y Watt, 2003). Asimismo, en el segundo sitio hay mayor precipitación, lo que genera más cantidad de brotes tiernos, esto es mayor disponibilidad de alimento para la larva del barrenador, lo que puede propiciar un mayor daño.

TABLA 1. Heredabilidad a nivel individual (H^2), a nivel clonal (H_c^2) y coeficiente de variación genética (CV_G) por sitio en dos ensayos clonales de *Cedrela odorata* L. de siete años en Santa Genoveva, Campeche y en Isla, Veracruz.

Variable	Santa Genoveva, Campeche (Sitio 1)					Isla, Veracruz (Sitio 2)				
	Promedio	Intervalo	H^2	H_c^2	CV_G	Promedio	Intervalo	H^2	H_c^2	CV_G
DIAM*	16.0	6.7- 26.3	0.09	0.28	6.6	11.0	3.3-18.4	0.09	0.35	9.6
ALT*	8.5	4.0-12.0	0.05	0.19	1.3	6.3	3.0- 10.0	0.15	0.49	2.5
VOL*	110.0	10.0-321.0	0.07	0.24	203.0	40.0	1.9-137.0	0.20	0.58	220.0
INC*	6.5	0.5- 30.4	0.10	0.31	63.0	9.7	0.5-38.5	0.06	0.27	87.0
FFUS*	4.4	1.0- 7.0	0.07	0.23	9.2	4.5	1.0-7.0	0.03	0.16	4.5
TRAM	2.2	1.0- 4.0	0.02	0.06	0.6	2.2	1.0-4.0	0.03	0.16	0.9
LHOJA*	35.3	21.5-51.1	0.09	0.29	7.1	31.1	18.9-51.8	0.24	0.64	15.5
AHOJA*	16.5	11.5-22.6	0.07	0.23	1.5	16.9	10.6-23.5	0.24	0.64	4.8
LPEC*	6.1	3.2- 9.8	0.11	0.34	2.5	6.4	3.8-9.5	0.22	0.61	3.4
LPU*	8.3	2.7-18.4	0.17	0.46	14.2	7.5	2.5-16.1	0.51	0.86	31.6
NPFS	8.1	5.0-12.0	0.09	0.30	1.3	8.4	5.8-12.5	0.13	0.46	1.6
LFS*	88.0	58.0-116.0	0.09	0.29	11.8	82.0	52.0-158.0	0.25	0.65	31.1
AFS*	31.7	20.1-57.7	0.15	0.41	9.6	30.9	17.2-46.3	0.41	0.80	24.8
IFFS	2.8	1.5- 3.8	0.11	0.34	0.5	2.7	1.7-4.0	0.35	0.75	1.6

DIAM = Diámetro (cm), ALT = Altura (m), VOL = Volumen (dm^3), INC = Inclinación, FFUS = Forma del fuste, TRAM = Tipo de ramificación LHOJA y AHOJA = Longitud (cm) y ancho (cm) de hoja, LPEC y LPU = Longitud de peciolo (cm) y de peciolulo (mm), NPFS = Número de pares de folíolos secundarios, LFS, AOF5 y IFFS = Longitud (mm), ancho (mm) e índice de forma de folíolo secundario (largo/ancho). $CV_G = (\sigma_G^2 / \bar{x})100$. * Diferencias significativas ($p < 0.01$).



Heredabilidad por sitio individual y clonal

El control genético de las variables evaluadas fue de bajo a moderado. En Santa Genoveva la heredabilidad estimada para rametos en diámetro, altura y volumen tuvieron valores de H^2 de 0.09, 0.05 y 0.07 y para heredabilidad media de clones H^2 0.28, 0.19 y 0.24. Los valores de heredabilidad fueron más bajos comparados los registrados por Navarro et al. (2004) en un ensayo de 115 familias de 21 procedencias asociado con café en Costa Rica, quienes señalan h^2 dentro de las procedencias de 0.12 y 0.20 para diámetro y altura respectivamente, Igualmente fueron más bajos que los registrados por Sampayo-Maldonado et al. (2019), en un ensayo clonal de dos años generado por injertos de yemas, con 12 repeticiones, quienes obtuvieron valores de H^2 de 0.19, 0.26 y 0.19 y para H^2 0.74, 0.81 y 0.74 para diámetro, altura y volumen; lo que se podría deber a que en dicha evaluación hubo mayor número genotipos evaluados. La razón por la que dicho experimento presentó mayor heredabilidad puede atribuirse a que cuando se tiene mayor número de repeticiones aumenta el tamaño de muestra, lo que incrementa la precisión de la estimación o se disminuye la variabilidad microambiental, asimismo cuando no hay 100% de supervivencia, la competencia entre las plantas no es la misma (Falconer y Mackay 2017).

Asimismo, los valores de H^2 fueron menores que los registrados por Lahera et al. (1994) quienes obtuvieron 0.85 para altura y 0.62 para diámetro, en un ensayo clonal a los 14 años establecido por injerto, con 3 a 5 repeticiones en Guisa, Cuba; en este caso, si bien el número de rametos por clon fue bajo, la heredabilidad t fue mayor. Por lo tanto, la variación en valores de heredabilidad en el presente estudio se atribuye a la edad en que esta fue estimada, al número de repeticiones, así como al manejo y supervivencia que tuvieron los ensayos y el número de rametos establecidos (Osorio et al., 2001). Por ejemplo, Ward et al. (2008) indican valores de heredabilidad en altura de 0.00 a 0.16 en un ensayo establecido en Yucatán evaluado a los dos años, más bajos que los encontrados en esta investigación, lo que puede deberse a la edad de evaluación.

El tipo de ramificación presentó el valor más bajo de $H^2 = 0.02$ y $H^2 = 0.06$. Esta es una característica económica

importante ya que define la calidad de las trozas. Esto sugiere que su uso sería limitado en programas de mejoramiento.

La longitud del peciolulo presentó los valores más altos con $H^2 = 0.17$ y $H^2 = 0.40$, el ancho de foliolos secundarios también presentó valores altos de $H^2 = 0.15$ y $H^2 = 0.41$ e índice de forma del foliolo secundario con valores de $H^2 = 0.11$ y $H^2 = 0.34$. Los valores de heredabilidad de este tipo de caracteres cobrarían importancia si presentaran alguna correlación genotípica con caracteres de interés en mejoramiento genético, ya que se podría realizar selección indirecta (White et al., 2007).

En Isla, 11 de 14 valores de heredabilidad para clones fue mayor que en Santa Genoveva. En heredabilidad de rametos del diámetro, altura y volumen fueron H^2 de 0.09, 0.15 y 0.20 y para clones los valores fueron H^2 0.35, 0.49 y 0.58. Aquí el menor valor de heredabilidad fue presentado por el tipo de ramificación y la forma del fuste con $H^2 = 0.03$ y $H^2 = 0.16$, la heredabilidad más alta fue la de longitud del peciolulo (al igual que en Santa Genoveva) para $H^2 = 0.51$ y $H^2 = 0.86$, también para el ancho de foliolos secundarios se estimó alto control genético, $H^2 = 0.41$ y $H^2 = 0.80$. La diferencia en niveles de heredabilidad se puede atribuir a la mayor mortalidad en este ensayo (Tabla 1), ya que esto que ocasiona un menor tamaño de muestra y mayor heterogeneidad en los espacios de crecimiento entre los rametos de los clones probados.

El control genético de la inclinación del presente estudio fue de $H^2 = 0.10$ y 0.06 y $H^2 = 0.21$ y 0.27 Santa Genoveva e Isla respectivamente, es decir también valores bajos. En programas de mejoramiento se busca que los fustes tengan mayor rectitud (menor inclinación). Los resultados aquí obtenidos fueron similares a los observados en un ensayo de progenies de *Cedrela odorata* donde se indican niveles bajos de heredabilidad en rectitud del fuste ($h^2 = 0.12$ y $h^2 = 0.21$), lo que se atribuye a una alta mortalidad o al método usado para evaluar la rectitud o inclinación (Hernández-Máximo et al., 2016).

El volumen, la inclinación, la longitud del peciolulo y la longitud de foliolos secundarios presentaron coeficientes de variación genética mayores a 10% en los dos sitios, además la longitud de hoja y el ancho de foliolos

secundarios también presentaron coeficientes mayores a 10% en Isla, lo que implica considerable variabilidad en esas características en ambos sitios. En esta investigación los valores de CV_G son mayores que los registrados por Hernández-Máximo et al. (2016) en un ensayo de progenies de la misma especie. Un mayor valor de CV_G está asociado con mayor potencial de ganancia genética (Houle, 1992) y es de esperar mayor progreso en el mejoramiento genético dado por la mayor respuesta a la selección (Falconer y Mackay, 2017).

Correlaciones genéticas y fenotípicas

En los dos sitios las correlaciones genéticas y fenotípicas obtenidas entre diámetro, altura y volumen fueron altas y

positivas. El sitio 1 presentó valores de 0.76 a 0.90 en correlación fenotípica y 0.93 a 0.97 en correlación genética. En el sitio 2 las correlaciones fenotípicas variaron de 0.74 a 0.97 y las genéticas fueron de 0.74 a 1.00 (Tablas 2 y 3). Esto indica que las variables están asociadas entre sí y que al seleccionar por altura o diámetro se obtendrá una respuesta correlacionada alta y positiva en volumen. Estos datos coinciden con los registrados por Hernández-Máximo et al. (2016), quienes a la edad de 11 años hallaron correlaciones genéticas en variables de crecimiento de 0.81 a 0.99. Igualmente coinciden con Sánchez Monsalvo et al. (2003), que a los cinco años registraron valores de r_g de 0.91 a 0.95, ambos estudios llevados a cabo en la *Cedrela odorata* en Tezonapa, Veracruz.

TABLA 2. Correlaciones genéticas (debajo de la diagonal) y fenotípicas (sobre la diagonal) de variables evaluadas en un ensayo clonal de *Cedrela odorata* L. a los siete años en Santa Genoveva, Campeche (Sitio 1).

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

DIAM = Diámetro, ALT = Altura, VOL = Volumen, INC = Inclinación, FFUS = Forma del fuste, TRAM = Tipo de ramificación LHOJA y AHOJA = Longitud y ancho de hoja, LPEC y LPU = Longitud de peciolo y de peciolo, NPFS = Número de pares de folíolos secundarios, LFS, AFS y IFFS = Longitud, ancho e índice de forma de folíolo secundario (largo/ancho). Error estándar de las correlaciones genéticas entre paréntesis. N.E. No estimable.



TABLA 3. Correlaciones genéticas (debajo de la diagonal, error estándar de las correlaciones genéticas) y fenotípicas (sobre la diagonal) de variables evaluadas en un ensayo clonal de *Cedrela odorata* L. a los siete años en Isla, Veracruz (Sitio 2).

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

DIAM = Diámetro, ALT = Altura, VOL = Volumen, INC = Inclinación, FFUS = Forma del fuste, TRAM = Tipo de ramificación LHOJA y AHOJA = Longitud y ancho de hoja, LPEC y LPU = Longitud de peciolo y de peciolulo, NPFS = Número de pares de folíolos secundarios, LFS, AFS y IFFS = Longitud, ancho e índice de forma de folíolo secundario (largo/ancho). Error estándar de las correlaciones genéticas entre paréntesis. según Falconer y Mackay (2017).

Sin embargo, es necesario tomar en cuenta la inclinación del fuste, ya que un árbol seleccionado deberá tener alto crecimiento e inclinación reducida. La variable inclinación del fuste presentó correlación negativa con variables de crecimiento en ambos sitios. Los individuos con mayor diámetro, altura y volumen tendrán menor inclinación. Aunque también es probable que los valores de inclinación observados estén asociados a la respuesta emitida ante el ataque del barrenador; lo anterior se infiere porque se sabe que el ataque induce la emisión de brotes laterales y como consecuencia el fuste se ramifica y deforma (Hilje y Cornelius, 2001).

Entre variables de crecimiento y morfológicas las correlaciones fueron muy variables, tanto positivas de moderadas a bajas, como negativas y bajas. Las correlaciones genéticas entre longitud del peciolulo con diámetro, altura y volumen en Santa Genoveva fueron de 0.45, 0.20 y 0.48, respectivamente; y las de Isla de 0.24, 0.49 y 0.32, consideradas como moderadas. Esto indica que la longitud del peciolulo puede servir para la selección de individuos con características de crecimiento superiores, al menos en una primera etapa de selección de genotipos, antes de las pruebas de campo para evaluar el crecimiento.

En Santa Genoveva, la correlación genética entre índice de forma del foliolo secundario fue moderada y positiva con altura y volumen (0.50 y 0.61). Un mayor índice denota foliolos más delgados y alargados, lo que indicaría que se podrían obtener individuos de mayor altura y volumen al propagar progenies de árboles con foliolos secundarios más delgados y alargados. Sin embargo, en Isla las correlaciones fueron casi nulas (0.02, 0.09 y -0.07).

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

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

Estabilidad genética entre sitios

Los valores de correlaciones genéticas tipo B (r_B) variaron de 0.29 hasta 1.00 (Tabla 4). De acuerdo con Robertson (1959), un valor de $r_B > 0.8$ indica reducida interacción genotipo-ambiente y un comportamiento estable en la característica de interés entre ambos sitios de evaluación. Las variables evaluadas que presentaron una r_B por encima de 0.80 fueron inclinación y forma del fuste, tipo de ramificación, longitud del peciolulo, número de pares de foliolos secundarios y longitud y ancho del foliolo secundario. Las características que presentaron baja interacción genotipo-ambiente con valores aceptables de r_B

(0.74 a 0.79) fueron diámetro, altura, volumen, índice de forma del foliolo secundario, ya que valores cercanos a 1 indican que los genotipos superiores lo son igualmente en otros ambientes (White et al., 2007). Esto indica que para estos caracteres es posible seleccionar genotipos superiores en caracteres de crecimiento y estables en ambos sitios de evaluación. Las variables con valores más bajos de r_B fueron longitud de hoja (0.64), ancho de hoja (0.53) y longitud del peciolo (0.29). Los valores encontrados en variables de crecimiento son menores a los obtenidos en los mismos experimentos en un análisis realizado a un año, con datos de r_B de 0.90 en altura y 0.85 en diámetro (Salazar-García et al., 2015).

En ensayos clonales de *Eucalyptus urophylla* S. T. Blake, en el sureste de México, se indican correlaciones genéticas tipo B de moderadas a altas para pares de sitios, de 0.57 a 0.94 para diámetro y de 0.51 a 0.93 para volumen (Sánchez-Vargas et al., 2004). En ensayos de progenie de *Acacia mangium* Willd. se halló baja interacción genotipo-ambiente con valores de r_B para volumen de 0.90, diámetro de 0.96 y altura de 0.80 (Pavlotzky y Murillo, 2014).

Parámetros de estabilidad y nivel de interacción de los clones

Para diámetro, altura, volumen e inclinación del fuste, el número de clones que contribuyó significativamente a la interacción genotipo-ambiente fue reducido (Fig. 2), lo que indica que excluyendo pocos clones se reduce significativamente la interacción genotipo-ambiente.

Algunos clones con volumen promedio alto también mostraron alta interacción, lo que se debe a que tienen valores muy altos en un sitio, muy alejados del valor medio, lo que genera alta varianza. Los clones 67, 71, 72, 85, 95 y 120 son los más interactivos en volumen y, en general, para altura y diámetro. El 71 resultó interactivo y además de alta inclinación del fuste, lo que apunta a su eliminación de un grupo de clones superiores para usarse extensivamente. Los clones 67 y 120 son además interactivos para inclinación del fuste, pero de alta rectitud promedio.



TABLA 4. Correlaciones genéticas Tipo B (r_B) y componentes de varianza en dos ensayos clonales de *Cedrela odorata* L. de siete años ubicados en Santa Genoveva, Campeche e Isla, Veracruz.

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

σ^2c Varianza clonal; σ^2s*c Varianza de sitio por clon

Sin embargo, los clones 67, 71, 72 y 95 aunque son interactivos en volumen, no se debieran excluir de un grupo selecto de clones para usarse en el sitio 1 por sus valores altos de volumen en este sitio. El clon 67, por ejemplo, resultó muy interactivo, pero es porque en el sitio 1 presentó un valor superior extraordinario en volumen, en la jerarquización es el número 1, mientras en el sitio 2 es el número 6.

Los clones desarrollados en un país presentarán resultados distintos en otro y, aunque pudiera haber los que tuvieran un comportamiento estable, es necesario evaluarlos en la región de interés.

Impacto de la exclusión de los clones más interactivos

Al excluir del análisis a los clones más interactivos por volumen de poco promedio general (120, 85 y 61) y por su valor de ecovalencia (W_j), se observó un aumento

considerable en la correlación genética tipo B de volumen. La exclusión de clones interactivos no impactó negativamente en la heredabilidad y se obtuvo un ligero aumento en la heredabilidad para las variables de crecimiento en el análisis conjunto (Tabla 5). En el análisis para cada sitio, la heredabilidad se mantuvo en general igual a la estimada con los datos originales o disminuyó ligeramente como en el sitio 2 o aumentó ligeramente en el sitio 1 en las variables de crecimiento.

Al excluir tres de los clones interactivos, la correlación r_B aumentó también en diámetro y altura; respecto a las variables morfológicas también aumentó ligeramente para longitud de peciolo, longitud, ancho e índice de forma de foliolos secundarios (Tabla 5). Las variables que mantuvieron el valor de r_B fueron forma del fuste, tipo de ramificación, longitud y ancho de hoja y longitud del peciolulo. Por otro lado, en las variables inclinación y número de pares de foliolos secundarios la correlación disminuyó ligeramente.

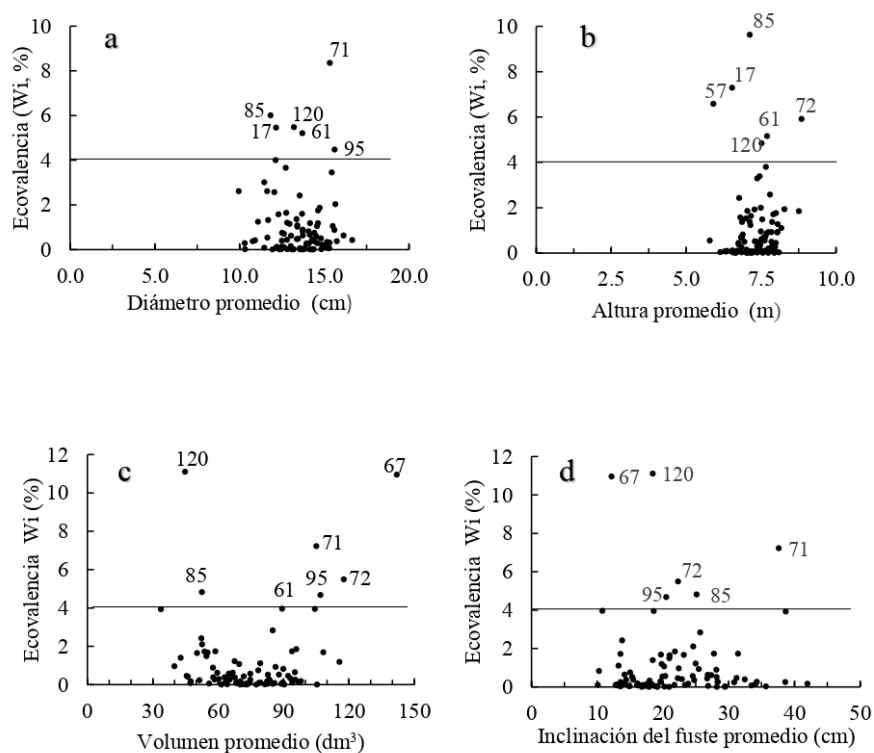


FIGURA 1. Relación entre la contribución relativa a la varianza de interacción genotipo-ambiente (ecovalencia, W_i en %) y el valor promedio del clon en diámetro normal (a), altura (b), volumen (c) e inclinación del fuste (d) a los siete de edad.

Sobre la línea horizontal en la gráfica se identifican los clones que tienen una contribución a la varianza de la interacción genotipo-ambiente mayor a 4 % en la característica respectiva.

Implicaciones para el mejoramiento genético

Las heredabilidades fueron moderadas; el uso de portainjertos pudo afectar las estimaciones ya que este ejerce influencia sobre el injerto debido a que cada portainjerto es un genotipo diferente. Así el rameto es resultado de la interacción que se da entre ambos, lo que aumenta la variación dentro del clon. La alta mortalidad y heterogeneidad ambiental en el sitio Santa Genoveva generó menor heredabilidad que en Isla. Con menor número de plantas, la variación dentro de clones aumenta, lo que ocurre igualmente con las diferencias ambientales en el sitio de prueba. Para aumentar la estimación del control genético de cualquier característica se debe aumentar el número de rametos por clon en los sitios de evaluación (White et al., 2007).

Las variables tipo de ramificación y forma del fuste son características económicas importantes, pero no presentaron un buen control genético y la estimación de las correlaciones genéticas se dificultó debido a la falta de normalidad de estas variables.

A pesar de la diferencia ambiental entre los dos sitios, se presentó interacción genotipo ambiente moderada. Esta interacción pudo deberse tanto a factores ambientales como a diferencias en el manejo. El ensayo de Santa Genoveva contó con riego en los primeros cinco años, pero con mayor mortalidad, lo que significó menos competencia; así, los clones tuvieron mayor volumen que en el ensayo de Isla. Sin embargo, lo que causa dicha interacción es el número reducido de clones, por lo que excluyendo estos clones superiores se puede obtener menor interacción genotipo-ambiente.



TABLA 5. Valores de H^2 , Hc^2 y r_B en análisis conjunto, H^2 y Hc^2 en análisis por ensayo, antes y después de excluir los tres clones más interactivos para la característica de volumen a los siete años en dos ensayos clonales de *Cedrela odorata* L. ubicados en Santa Genoveva, Campeche (Sitio 1) e Isla, Veracruz (Sitio 2).

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

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

Los clones excluidos del análisis son interactivos para las variables diámetro, altura, inclinación y volumen. Si bien el volumen es una característica económica importante, para el caso de cedro rojo también es importante elegir clones con baja interacción en inclinación. Esta variable es importante, ya que a menor inclinación presentan mejor conformación y es un indicador de que su tolerancia al ataque del barrenador es mayor. Al seleccionar clones sobresalientes en volumen también se mejora la rectitud. Los clones 67, 71, 72 y 95 presentaron alta interacción, sin embargo, presentaron volúmenes promedio altos para el sitio 1 siendo los primeros lugares en la jerarquización. Para no disminuir ganancia genética estos clones pueden ser utilizados solamente en regiones de Campeche, y el resto de los clones puede ser utilizado en una sola zona de mejoramiento considerando ambos lugares de prueba.

CONCLUSIONES

Las variables evaluadas difieren en el grado de control genético, aunque en ambos sitios de prueba las heredabilidades se determinaron bajas, resultaron mayores en el sitio de menor productividad. El número reducido de rametos de cada clon en los ensayos y el uso de patrones para injerto genera alta variación ambiental en relación con la variación genética. Es posible obtener ganancia genética por volumen debido a su coeficiente de variación alto. En ambos sitios, al seleccionar por volumen, se disminuirá la inclinación de los árboles. Algunas variables morfológicas de hojas presentaron correlación genética moderada con las variables de crecimiento. La presencia de interacción genotipo-ambiente es baja y se presenta en pocos clones. La exclusión de algunos clones interactivos disminuye la interacción genotipo-ambiente y aumenta un poco la heredabilidad en el análisis conjunto para variables de

crecimiento, sin cambios en los valores estimados de heredabilidad por sitio individual.

REFERENCIAS

- Bennadji, Z. (2003). Legislación sobre recursos genéticos forestales en Latinoamérica. *Investigación Agraria. Sistemas y Recursos Forestales*, 12(3), 135-143.
- Bohren, B. B., Hill, W. G., & Robertson, A. (1966). Some observations on asymmetrical correlated responses to selection. *Genetics Research*, 7(1), 44-57. [10.1017/S0016672300009460](https://doi.org/10.1017/S0016672300009460)
- Briceño-Vergara, A. J. (1997). Aproximación hacia un manejo integrado del barrenador de las meliáceas *Hypsipyla grandella* (Zeller). *Revista Forestal Venezolana*, 41(1), 23-28.
- Cibrián Tovar, D., Méndez Montiel, J. T., Campos Bolaños, R., Yates III, H. O., & Flores Lara, J. E. (1995). *Insectos Forestales en México*. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo.
- Cornelius, J. P., & Watt, A. D. (2003). Genetic variation in a *Hypsipyla* - attacked clonal trial of *Cedrela odorata* under two pruning regimes. *Forest Ecology and Management*, 183, 341-349. doi: [10.1016/S0378-1127\(03\)00142-7](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(03)00142-7)
- Falconer, D. S., & Mackay, T. F. (2017). *Introduction to quantitative genetics*. Forgotten Books.
- García, E. (2004). *Modificación del sistema de clasificación climática de Köpen* (5a ed.). Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Grignola, J., Balducci, E., Trápani, A., Saravia, P., Montero, M. H. F., Gatto, M., Cuello, R., Perez, G. A., Ríos de Gonzalez, L. Ruiz, V. E., Meloni, D., Saez, J. V., & Pastorino, M. J. (2021). *Breeding strategy for the Cedrela genus in Argentina. In low intensity breeding of native forest trees in Argentina*. Springer, Cham.
- Hernández-Máximo, E., López-Upton, J., Sánchez-Monsalvo, V., Vargas-Hernández, J. J., & Salazar-García, J. G. (2016). Early performance and genetic gain of *Cedrela odorata* families from wide-ranging sites in Mexico. *Journal of Tropical Forest Science*, 28(4), 446-456. <https://www.frim.gov.my/v1/jtfs/online/jtfs/v28n4/446-456.pdf>
- Hilje, L. & Cornelius, J. (2001). ¿Es inmanejable *Hypsipyla grandella* como plaga forestal? Hoja Técnica No. 38. *Manejo Integrado de Plagas (Costa Rica)*, 61.
- Hodge, G. R., Volker, P. W., Potts B. M., & Owen, J. V. (1996). A comparison of genetics information from open-pollinated and control-pollinated progeny tests in two eucalypt species. *Theoretical and Applied Genetics*, 92, 53-63. <https://doi.org/10.1007/BF00222951>
- Houle, D. (1992). Comparing evolvability and variability of quantitative traits. *Genetics*, 130, 195-204. [10.1093/genetics/130.1.195](https://doi.org/10.1093/genetics/130.1.195)
- Honorato-Salazar, J. A., & Sánchez-Monsalvo, V. (2019). Variabilidad de la densidad básica de la madera de diez clones sobresalientes de cedro rojo *Cedrela odorata* L. En J. Martínez Herrera, M. Á. Ramírez Guillermo, & J. Cámara-Córdova (comps.). *Investigaciones científicas y agrotecnológicas para la seguridad alimentaria*. (pp: 221-225). Inifap.
- Howard, F. W., & Merida, M. (2004). El taladrador de las meliáceas, *Hypsipyla grandella* (Zeller) (Insecta: Lepidoptera: Pyralidae: Phycitinae). University of Florida.
- Huber, A., & Trecaman, R. (2004). Eficiencia del uso del agua en plantaciones de *Pinus radiata* en Chile. *Bosque*, 25(3), 33-43. <https://doi.org/10.4067/S0717-92002004000300004>
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía [Inegi]. (2008). *Conjunto de datos vectorial Unidades climáticas* Escala 1:1 000 000. México. <https://www.inegi.org.mx/temas/climatologia/#Descargas>
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía [Inegi] (2018). *Conjunto de datos vectoriales de la carta de Uso de suelo y vegetación* Escala 1:250,000 Serie VII. <https://www.inegi.org.mx/temas/usosuelo/#Descargas>.
- International Union of Soil Sciences [IUSS] (2014). *Digital Soil Map of the World (Geonetwork)*. Working Group WRB: World Reference Base for Soil Resources. <https://data.apps.fao.org/map/catalog/srv/eng/catalog.search#/metadata/cc45a270-88fd-11da-a88f-000d939bc5d8>
- Ipinza, R. (1998). Diseño de ensayos genéticos. En R. Ipinza, B. Gutiérrez, & V. Emhart. (Eds.). *Mejora genética forestal operativa*. Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Austral de Chile.
- Johnson, G. R. (1997). Site-to-site genetic correlations and their implications on breeding zone size and optimum number of progeny test sites for coastal Douglas-fir. *Silvae Genetica*, 46, 280-285.
- Keuwlsoft (2020). Spirit level [Aplicación móvil]. Google Play. https://play.google.com/store/apps/details?id=com.keuwlspiritlevel&hl=es_MX&gl=US
- Lahera, W., Alvarez, A., & Gamez, S. (1994). The genetic improvement program in *Cedrela odorata* L. in Cuba. *Forest Genetic Resources*, 22, 27-28.
- Littell, R. C., Milliken, G. A., Stroup, W. W., Wolfinger, R. D., & Schabenberger, O. (2016) *SAS System for Mixed Models* (2a ed.), SAS Institute Inc.



- Méndez-Espinoza, C., & Sánchez Monsalvo, V. (2012). Descriptores morfológicos de *Cedrela odorata* L. para México. Folleto Técnico No. 7. Cenid-Comef, Inifap.
- Morales González, E., López Upton, J., Vargas Hernández, J. J., Ramírez Herrera, C., & Gil Muñoz, A. (2013). Parámetros genéticos de *Pinus patula* en un ensayo de progenies establecido en dos altitudes. *Revista Fitotecnica Mexicana*, 36(2), 155-162.
- Muranty, H., Schermann, N., Santi, F., & Dufour, J. (1998). Genetic parameters estimated from a wild cherry diallel: consequences for breeding. *Silvae Genetica*, 47(5-6), 249-257.
- Navarro, C., Montagnini, F., & Hernández, G. (2004). Genetic variability of *Cedrela odorata* Linnaeus: results of early performance of provenances and families from Mesoamerica grown in association with coffee. *Forest, Ecology and Management*, 92(2-3), 217-227. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.01.037>
- Osorio L., F., White, T. L., & Huber, D. A. (2001). Age trends of heritabilities and genotype-by-environment interactions for growth traits and wood density from clonal trials of *Eucalyptus grandis* Hill ex Maiden. *Silvae Genetica*, 50(3-4), 30-37. <https://doi.org/10.1007/s11676-012-0286-9>
- Pavlotzky, B., & Murillo, O. (2014). Ganancia genética esperada e interacción genotipo-ambiente en *Acacia mangium* en la zona norte de Costa Rica. *Agroecología Costarricense*, 38(2), 08-17.
- Pedersen, A. P., Olesen, K., & Graudal, L. O. V. (1993). Tree improvement at species and provenance level. *Danida Forest Seed Centre*. Lecture Note D-3
- Ramírez-García, C., Vera-Castillo, G., Carrillo-Anzures, F., & Magaña-Torres, O. S. (2008). El cedro rojo (*Cedrela odorata* L.) como alternativa de reconversión en terrenos abandonados por la agricultura comercial en el Sur de Tamaulipas. *Agricultura Técnica en México*, 34(2), 243-256. <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=60834211>
- Robertson, A. (1959). The sampling variance of the genetic correlation coefficient. *Biometrics*, 15(3), 469-485. <https://doi.org/10.2307/2527750>
- Salazar-García, J. G., López-Upton, J., & Sánchez-Monsalvo, V. (2015). *Evaluación de los experimentos clonales de Cedrela odorata L. en el Golfo y sureste de México*. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. Informe Final Conacyt.
- Sampayo-Maldonado, S., López-Upton, J., Sánchez-Monsalvo, V., & Jiménez-Casas, M. (2019). Genetic parameters of growth, and resistance to the shoot borer, in young clones of the tree *Cedrela odorata* (Meliaceae). *Revista de Biología Tropical*, 67(3), 554-561. <https://doi.org/10.15517/RBT.V67I3.32053>
- Sánchez Monsalvo, V., Salazar García, J. G., Vargas Hernández, J. J., López Upton, J., & Jasso Mata, J. (2003). Parámetros genéticos y respuesta a la selección en características del crecimiento de *Cedrela odorata* L. *Revista Fitotecnica Mexicana*, 26, 19-27.
- Sánchez M., V. y García C., X. (2009). Ecuaciones de volumen para plantaciones jóvenes de *Cedrela odorata* L. (Cedro rojo) en Tezonapa Veracruz. En *Memoria IV Reunión Nacional de Innovación Agrícola y Forestal*. Saltillo, Coahuila, México.
- Sánchez-Vargas, N. M., Vargas-Hernandez, J. J., Ruiz-Posadas, L. del M. & López-Upton, J. (2004). Repetibilidad de parámetros genéticos en un ensayo clonal de *Eucalyptus urophylla* S. T. Blake en el sureste de México. *Agrociencia*, 38, 465-475. <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=30200410>
- Santos, W. dos, Marchetti de Souza, B., Zulian, D. F., Ribeiro Alves, G. T., Vasconcelos Gomes, J. B., Teixeira de Moraes, L. T., Aparecida de Sousa, V., & de Aguiar, A. V. (2022). Genotype-environment interaction in *Cordia trichotoma* (Vell.) Arráb. Ex Steud. progenies in two different soil conditions. *Journal of Forestry Research*, 33(1), 309-319. <https://doi.org/10.1007/s11676-021-01337-5>
- SAS Institute Inc. (2002). *SAS / STAT 9.0 User's Guide*. SAS Institute Inc.
- Ward, S. E., Wightman, K. E., & Rodríguez Santiago, B. (2008). Early results from genetic trials on the growth of Spanish cedar and its susceptibility to the shoot borer moth in the Yucatan Peninsula, Mexico. *Forest Ecology and Management*, 255(2), 356-364. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.09.057>
- White, T. L., Adams, T. W., & Neale, D. B. (2007). *Forest Genetics*. CAB International.
- Wricke, G. (1962). Über eine methode zur erfassung der ökologischen streubreite in feldversuchen. *Zeitschrift für Pflanzenzüchtung*, 47, 92-96.
- Yamada, Y. (1962). Genotype by environment interaction and genetic correlation of the same trait under different environments. *Japanese Journal of Genetics*, 37, 498-509. <https://doi.org/10.1266/jjg.37.498>

Manuscrito recibido el 01 de febrero de 2021

Aceptado el 30 de marzo de 2022

Publicado el 20 de julio de 2022

Este documento se debe citar como:

Olvera-Moreno, S., López-Upton, J., Sánchez-Monsalvo, V., & Jiménez-Casas, M. (2022). Parámetros genéticos e interacción genotipo-ambiente en ensayos clonales de *Cedrela odorata* L. *Madera y Bosques*, 28(1), e2812318. <https://doi.org/10.21829/myb.2022.2812318>



Madera y Bosques por Instituto de Ecología, A.C. se distribuye bajo una Licencia Creative Commons Atribución-NoComercialCompartirIgual 4.0 Internacional.