



DOI: <https://doi.org/10.29298/rmcf.v11i58.622>

Artículo de revisión

***Cedrela odorata* L.: oportunidades para su conservación y mejoramiento genético**

***Cedrela odorata* L.: opportunities for its conservation and genetic improvement**

Lorena Gálvez López¹, Miguel Ángel Vallejo Reyna^{2*}, Claudia Méndez Espinoza² y Javier López Upton¹

Abstract

Cedrela odorata, commonly known as Spanish cedar, is a tropical forest species of high commercial value on the international timber market. Habitat fragmentation and illegal logging with dysgenic selection cause the genetic erosion of its natural populations, reducing its adaptive and productive potential. Therefore, it is increasingly susceptible to damage by abiotic and biotic factors such as *Hypsipyla grandella*, its main insect pest and the leading cause of low yield in commercial plantations. Spanish cedar is included in the lists of international organizations such as IUCN and CITES, and protected by NOM-059 in Mexico. However, because of the lack of convincing supporting evidence, its permanence in the latter is not guaranteed. Although some research has been done in the past – evaluation of its genetic diversity in Central American populations, karyotyping, characterization of its plastome and leaf transcriptome – essential information is still lacking to establish efficient and sustainable management strategies. The aim of this review is to present an overview of the current knowledge of genetic resources of *C. odorata* in order to identify biotechnological alternatives that would allow a better understanding of this species and substantiate the planning and implementation of tree breeding and long-term conservation programs.

Key words: *Cedrela odorata* L., conservation, genetic diversity, genome, molecular markers, tree breeding.

Resumen

Cedrela odorata, conocida comúnmente como cedro rojo, es una especie forestal tropical de alto valor comercial en el mercado internacional de la madera. La fragmentación del paisaje en su área de distribución y la tala clandestina con selección disgénica causan erosión genética en sus poblaciones naturales, lo que disminuye su potencial adaptativo y productivo. Debido a esto, es más susceptible a daños por factores abióticos y bióticos como *Hypsipyla grandella*, su principal plaga y causa de bajo rendimiento en plantaciones comerciales. Es así, que se incluye en las listas de organizaciones internacionales como IUCN y CITES, y en México es protegida por la NOM-059 SEMARNAT-2010; sin embargo, la falta de suficientes evidencias sobre su riesgo real pone en duda su permanencia en esta última. Por ello, aunque se han realizado algunas investigaciones para determinar su diversidad genética en poblaciones de América Central, cariotipo, caracterización de su plastoma y transcriptoma foliar, aún falta información esencial para su manejo eficiente y sostenible. El objetivo de la presente revisión es proporcionar un panorama del conocimiento existente sobre los recursos genéticos de cedro rojo, con el fin de identificar alternativas basadas en herramientas biotecnológicas que permitan la comprensión de la especie y fundamenten el diseño e implementación de programas de mejoramiento genético y conservación a largo plazo.

Palabras clave: *Cedrela odorata* L., conservación, diversidad genética, genoma, marcadores moleculares, mejoramiento genético.

Fecha de recepción/Reception date: 4 de julio de 2019

Fecha de aceptación/Acceptance date: 17 de enero de 2020

¹Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo. México.

²Laboratorio de Germoplasma y Biotecnología Forestal del Centro Nacional de Investigación Disciplinaria en Conservación y Mejoramiento de Ecosistemas Forestales, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. México.

*Autor por correspondencia; correo-e: vallejo.miguel@inifap.gob.mx

Introducción

Cedrela odorata L. (Meliaceae), especie conocida como cedro rojo, es una de las principales riquezas de los bosques mesoamericanos (Cortés, 2001). En la república mexicana se distribuye de forma natural en las vertientes del Golfo de México y del Pacífico (Pennington y Sarukhán, 2005); así como en Centro, Sudamérica y las islas del Caribe (Patiño, 1997). El interés en este taxon se debe a las cualidades de su madera: como la alta durabilidad, color, jaspeado y aroma (Mader *et al.*, 2018); por lo que, se utiliza para la fabricación de muebles finos, instrumentos musicales, artesanías (Cintrón, 1990; Romo-Lozano *et al.*, 2017), elaboración de cajas de tabaco (Rodríguez, 2011), además de tener usos medicinales y aportar servicios ambientales (Romo-Lozano *et al.*, 2017). Por su relevancia económica se ha introducido en África, el sudeste asiático y al noreste de Australia (GBIF, 2018), ya que es la segunda especie arbórea tropical más comercializada del mundo, después de la caoba (*Swietenia macrophylla* King. [Meliaceae]) (Patiño, 1997), con un precio de exportación en Norteamérica de \$958 a \$977 USD por metro cúbico de madera aserrada (ITTO, 2019).

En consecuencia, el cedro rojo se ha sobreexplotado sin planes adecuados de manejo, lo que ha ocasionado el decremento y fragmentación de sus poblaciones naturales con la consiguiente restricción de flujo de genes entre las poblaciones (De la Torre, 2013), la pérdida de diversidad genética (Leshner-Gordillo *et al.*, 2018) y de genotipos de alta productividad que son potencialmente resistentes a estrés biótico y abiótico (Cavers *et al.*, 2003a). Además del daño antropogénico, presenta problemas de regeneración natural (Rodríguez, 2011); pérdida rápida de viabilidad de las semillas (García y Abdelnour, 2013); lento crecimiento, ya que tarda alrededor de 40 años en alcanzar la talla para su aprovechamiento maderable (Galván-Hernández *et al.*, 2018); y el ataque de *Hypsipyla grandella* Zeller (barrenador de las meliáceas).

Este último constituye el principal factor que impide el establecimiento y productividad de plantaciones forestales comerciales de la especie (López-Ochoa *et al.*, 2015; Santos *et al.*, 2015). Al respecto, Marquetti (1990) señala la presencia de un híbrido natural, resultado del cruzamiento entre *C. odorata* y *Cedrela cubensis* Bisse, para el cual describe mayor heterosis, crecimiento y resistencia al barrenador respecto a sus progenitores. Sin embargo, *C. cubensis* se considera una sinonimia de *C. odorata* (The Plant List, 2013) y faltan pruebas que corroboren la existencia de esa afirmación.

Es importante resaltar que el comportamiento de las plantaciones está sujeto a la calidad del sitio de su establecimiento, pues los factores bióticos, abióticos y su interacción con el manejo, afectan su capacidad productiva; por lo tanto, a partir del lugar de plantación, los árboles alcanzarán rendimientos en volumen mayores en poco tiempo; mientras que en otros, será menor (Murillo-Brito *et al.*, 2017).

Debido a lo anterior, *C. odorata* se incluye en la lista roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN) como especie vulnerable (IUCN, 2017), y en la lista de especies protegidas por la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestre (CITES) (CITES, 2017). En México, está catalogada como Sujeta a Protección Especial en la Norma Oficial Mexicana 059-SEMARNAT 2010 (Semarnat, 2010); sin embargo, se ha planteado que no cumple con los estándares establecidos que justifiquen su permanencia en dicha disposición (Ruiz-Jiménez *et al.*, 2018). Dada la actual situación problemática que enfrenta *C. odorata*, el objetivo de este trabajo es presentar los principales avances relacionados con la genética del cedro rojo para identificar oportunidades de desarrollo orientadas a su mejoramiento y conservación.



El genoma de *Cedrela odorata*

El cedro rojo pertenece a las meliáceas, grupo con un alto y variable número de cromosomas; por ejemplo, el $2n$ de especies de los géneros *Soymida*, *Toona* y *Cipadessa* es igual a 56, lo que sugiere un origen común y paleopoliploide (Styles y Vosa, 1971; Khosla y Styles, 1975). En comparación con otros taxa forestales como los géneros *Picea* y *Pinus* ($2n=24$) (Fuchs *et al.*, 1995; Nkongolo, 1996; Pavy *et al.*, 2008), algunos miembros de la familia Meliaceae poseen un número diploide más de dos veces mayor.

Styles y Vosa (1971) identificaron dos citotipos para *C. odorata*: $2n = 50$ y 56 , y sugieren que las poblaciones con menor número cromosómico se ubican en América Central y las Islas del Caribe, mientras que los de mayor número están en México y Sudamérica. No obstante, Khosla y Styles (1975) descartaron la relación de los citotipos con su origen geográfico y estimaron una longitud cromosómica de 2.0 a $5.0 \mu\text{m}$ y $60 \mu\text{m}$ para el tamaño total de la cromatina, lo que constituyó la primera referencia sobre la dimensión del genoma.

Se desconoce la secuencia del genoma nuclear del cedro rojo. La única meliácea caracterizada es *Azadirachta indica* A. Juss. (nim), cuyo tamaño es de 364 Mpb con poco más de $20\,000$ genes (Krishnan *et al.*, 2012). Con esta referencia e información de taxones con filogenia cercana como Rutaceae (*Citrus sinensis* (L.) Osbeck, GenBank NC_023046-54), Malvaceae (*Theobroma cacao* L.; GenBank GCF_000208745), Brassicaceae (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.; GenBank NC_003070-76) o Vitaceae (*Vitis vinifera* L.; GenBank NC_012007-25) se esperaría que el tamaño del genoma de *C. odorata* sea de alrededor de 500 Mpb (Jaillon *et al.*, 2007; Argout *et al.*, 2011; Xu *et al.*, 2013). Sin embargo, hay que considerar que *A. indica* tiene un número cromosómico $2n = 28$; es decir, la mitad que el de cedro rojo y si se supone que su genoma es producto de una poliploidía (Khosla y Styles, 1975), entonces podría tener una dimensión dos veces mayor que la del nim.

Por otra parte, al describir el plastoma (genoma del cloroplasto) de *C. odorata* por medio de la plataforma de secuenciación *Illumina*, se determinó que su tamaño es de 158 558 pb (GenBank MG724915), en el que las regiones de copia sencilla larga (*Long Single Copy, LSC*) y corta (*Short Single Copy, SSC*) miden 86 390 pb y 18 380 pb, respectivamente; mientras que la región invertida (*Inverted Region, IR*) mide 26 894 pb. La lista de genes anotados, aquellos con funciones putativas identificadas, muestra un total de 112 genes diferentes de los cuales 78 codifican para proteínas, 30 para ARNt (ARN de transferencia) y 4 para ARNr (ARN ribosomal) (Mader *et al.*, 2018). Del cloroplasto también se ha caracterizado la región intergénica *rrn16-rrn23* con la que se construyó el vector *pCBL5* que permite su transformación directa por recombinación homóloga. Este tipo de transformación reduce el riesgo de contaminación por polen de transgenes a individuos silvestres, debido a que los plastidios son heredados por vía materna. Lo anterior tiene el potencial de generar variedades transgénicas resistentes a plagas, como el barrenador de las meliáceas (López-Ochoa *et al.*, 2015).

Con respecto al transcriptoma, mediante secuenciación de ARN de tejido foliar se identificaron 52 181 modelos de genes cuya longitud varía entre 200 pb y 37 635 pb (Finch *et al.*, 2019), lo que aporta otra evidencia relacionada a que cedro rojo tiene más del doble de los 20 000 genes identificados en el genoma de *A. indica* (Krishnan *et al.*, 2012). De esos genes putativos, entre 65 % y 70% presentan homología con aquellos caracterizados en genomas secuenciados de árboles como *Populus trichocarpa* Torr. & A. Gray ex Hook. y *Quercus lobata* Née. Esto representa el primer estudio de la especie por medio de tecnología de secuenciación de última generación (Finch *et al.*, 2019).



Aportaciones de la biología molecular al estudio filogenético de cedro rojo

Las especies del género *Cedrela* son consideradas crípticas; es decir, la delimitación entre ellas es ambigua con base en rasgos morfológicos, de modo que la divergencia evolutiva del genoma no se manifiesta en el fenotipo (Cavers *et al.*, 2013). Por lo tanto, los marcadores moleculares son una alternativa para resolver ese tipo de problemas, ya que permiten caracterizar la estructura poblacional, la diversidad genética, relaciones filogenéticas, rutas migratorias y los procesos de hibridación, entre otros (Alía *et al.*, 2003).

Algunas de las principales aportaciones y avances obtenidos con la aplicación de herramientas moleculares en estudios evolutivos de *Cedrela* se abordan a continuación.

El análisis de variación de las regiones intergénicas (ITS) *18S-26S* y *trnS-trnG* y algunos genes del cloroplasto (ejem.: *psbB*, *psbT*, *psbN*) ha concluido que la divergencia de los géneros *Cedrela* y *Toona* ocurrió hace 46.6 a 50.6 millones de años. Asimismo, durante el Mioceno, Centroamérica fue el punto de origen de la diversificación de *Cedrela*, lo que resultó en la aparición de dos linajes que migraron a Norte y Sudamérica (Muellner *et al.*, 2010; Cavers *et al.*, 2013; Koecke *et al.*, 2013). También, se han reclasificado diversas especies del género: de ocho taxones a 17 y otras seis que aún no se aceptan (Cavers *et al.*, 2013; Koecke *et al.*, 2013; The Plant List, 2013).

En otro estudio, por medio de marcadores moleculares de cloroplasto se identificaron cinco haplotipos en Centroamérica, la zona de contacto entre los dos grandes linajes del norte y sur de América (Cavers *et al.*, 2003b). Posteriormente, en el análisis se incluyeron poblaciones del Caribe y Sudamérica, en el cual mediante ITS y microsatélites nucleares y de cloroplasto se caracterizaron 22 haplotipos, lo que justificó la propuesta de reclasificación de algunos ecotipos, así como de nuevas especies de *Cedrela* (Cavers *et al.*, 2013). Con dichos antecedentes, se confirma

la ocurrencia de al menos tres divergencias evolutivas que concuerdan con la colonización de Mesoamérica por la flora sudamericana. Las primeras dos sucedieron antes y después de la formación del Istmo de Panamá, y la tercera, a finales del Pleistoceno.

Diversidad genética

La diversidad genética de *C. odorata* se ha evaluado en poblaciones de Centro y Sudamérica con el uso de marcadores moleculares de tipo RAPD, AFLP, microsatélites y secuencias de cloroplastos, con lo que se evidenció una mayor diversidad interpoblacional que dentro de las poblaciones, la cual se relaciona con la precipitación media anual y diferencia entre poblaciones de regiones secas (norte de la Península de Yucatán) de aquellas de zonas húmedas (Costa Rica) (Gillies *et al.*, 1997; Cavers *et al.*, 2003a, 2003b; Navarro *et al.*, 2005; De la Torre *et al.*, 2008).

La diversidad genética es fundamental para la evolución y conservación a largo plazo, así como para los programas de mejoramiento y manejo de los recursos genéticos (Jump *et al.*, 2008). En particular, con los efectos del cambio climático resulta indispensable preservar el flujo génico y las variaciones en el material hereditario, ya que estas aumentan el potencial de adaptación a condiciones de estrés abiótico y biótico (Jiménez y Collada, 2000; Jump *et al.*, 2008).

Impacto de la procedencia y genotipo en la susceptibilidad

a *Hypsipyla grandella*

Como se ha mencionado, la principal limitante biótica de la productividad en las plantaciones comerciales de cedro rojo es el ataque del barrenador de las meliáceas. El lepidóptero ataca el brote principal de la planta, lo cual retrasa el crecimiento, produce bifurcaciones y proliferación de ramas bajas y codominantes, lo que merma considerablemente el valor comercial de la madera (Cornelius y Watt, 2003). De

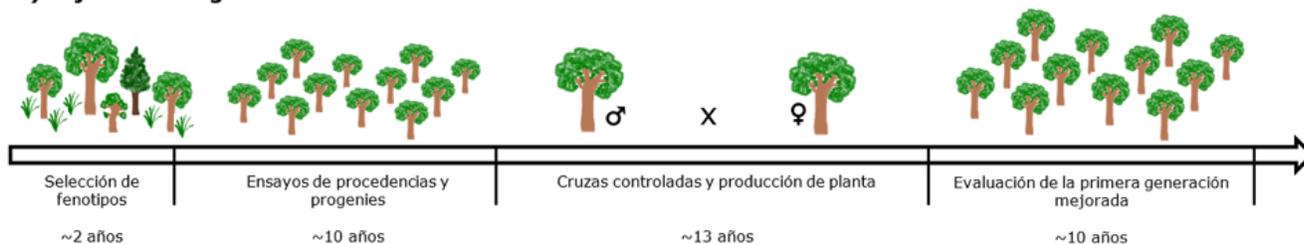
manera indirecta, ello provoca la tala ilegal de individuos fenotípicamente sobresalientes en poblaciones naturales y disminuye su disponibilidad para el aprovechamiento maderable sostenible (da Silva *et al.*, 1999).

La variación en la susceptibilidad de *C. odorata* al ataque de *H. grandella* se relaciona con el origen geográfico de los genotipos; por ejemplo, se estima un intervalo entre 0.8 y 2.4 ataques por árbol y se sugiere que existen familias de crecimiento rápido y tolerantes al barrenador (Newton *et al.*, 1999; Cornelius y Watt, 2003; Navarro *et al.*, 2005). Asimismo, en un estudio que se realizó con clones producidos por injerto en Tezonapa Veracruz, México, la selección de genotipos de alta producción de volumen de madera representó una ganancia genética de 82 % por volumen, una disminución de 10.9 % en la incidencia de ataques y 6.3 % de mejoría en cuanto a la recuperación después del daño causado por el barrenador (Sampayo-Maldonado *et al.*, 2019). La investigación evidencia parte de la variación genotípica de la especie, y demuestra que es posible el mejoramiento genético de estas características de resistencia al patógeno y elevar el potencial de producción en plantaciones económicamente viables. Sin embargo, aún falta identificar más rasgos genotípicos ligados a los caracteres fenotípicos de interés.

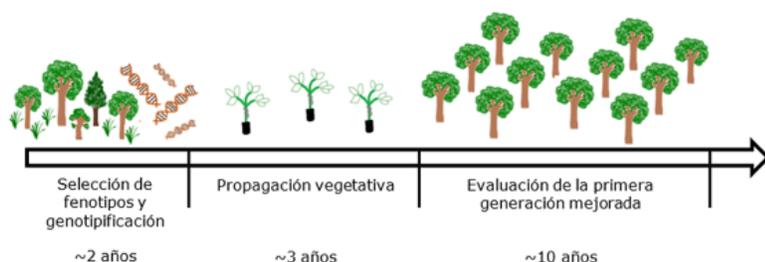
Mejoramiento genético convencional y asistido por biología molecular

El mejoramiento genético tiene como objetivo desarrollar variedades de alto valor económico, ecológico o social e implica procesos reiterados de actividades como selección, cruzamientos dirigidos y evaluaciones genéticas (White *et al.*, 2007). Una de las principales estrategias del mejoramiento genético clásico consiste en la selección fenotípica de los mejores individuos maduros, seguida del establecimiento de ensayos de procedencias y progenies para estimar los componentes genéticos y ambientales (Zobel y Talbert, 1988). Sin embargo, los métodos tradicionales son limitantes por los largos ciclos reproductivos de la mayoría de las especies forestales, lo que representa varios años e incluso décadas para la obtención de resultados, en función de su biología (Figura 1)(Grattapaglia, 2017).

a) Mejoramiento genético convencional



b) Mejoramiento genético asistido por biotecnología



a) Mejoramiento genético convencional. El tiempo estimado para un ciclo completo es de 35 años, debido a que en *C.odorata* la madurez sexual ocurre cerca de los 12-15 años a los que se adicionan de tres a siete más para realizar la evaluación temprana de los rasgos fenotípicos de interés. b) Mejoramiento genético asistido por biotecnología. Con el uso de herramientas como el cultivo de tejidos y marcadores moleculares, se estima una reducción aproximada de 50 % de tiempo con respecto al mejoramiento genético convencional, ya que los rasgos genotípicos asociados al fenotipo de interés pueden evaluarse en plántulas (Elaboración propia).

Figura 1. Representación esquemática de las etapas de un programa de mejoramiento genético de *Cedrela odorata* L.

Además, en especies forestales este tipo de mejoramiento genético se basa, principalmente, en características de rasgos económicos para obtener mejor rendimiento en madera. La mayor parte de los estudios y, especialmente en especies tropicales no se basan en ideotipos específicos, que sean como una referencia al mejoramiento genético de estas, las cuales son importantes para la calidad y heterogeneidad de los materiales establecidos y que, de manera adicional, puedan considerarse como unidades

productoras de germoplasma forestal (Dickmann y Gold, 1994; Solís-Guillen *et al.*, 2017). Esta selección se dificulta aún más, cuando los caracteres de interés son complejos; por ejemplo, las propiedades de la madera, resistencia a plagas y enfermedades, así como la tolerancia al estrés abiótico (Nehra *et al.*, 2005).

La biotecnología, en particular la biología molecular, ofrece oportunidades para genotipificar individuos superiores, realizar la selección asistida por marcadores (*Marker Assisted Selection*, MAS, por sus siglas en inglés), además de estudiar la organización del genoma y el funcionamiento de genes asociados a caracteres de importancia económica, entre otras. Una de las principales ventajas de las nuevas tecnologías consiste en reducir la duración de los ciclos de mejoramiento; por ejemplo, la MAS permitiría la selección temprana de caracteres que se expresan en la madurez (Grattapaglia, 2017); o bien, las predicciones con base en la genómica cuantitativa ahorrarían tiempo durante la etapa de evaluación (Figura 1) (Park *et al.*, 2016), tal como se estima para la conífera *Picea abies* (L.) Karst, cuyo ciclo de mejoramiento convencional requiere más de 28 años y que es factible reducirlo a menos de 10 por medio de estas herramientas (Lenz *et al.*, 2019).

En Latinoamérica, se han realizado diversos estudios orientados al mejoramiento genético tradicional de *C. odorata*. Así, en Costa Rica se evaluó el desempeño temprano y resistencia a *H. grandella* de 115 familias de 21 procedencias de México, Guatemala, Honduras, Costa Rica y Panamá en condiciones de asociación con cultivo de café (Navarro *et al.*, 2004). Las variables de interés fueron altura, diámetro, resistencia y número de rebrotes: todas fueron altamente significativas a nivel de procedencia. Los coeficientes de heredabilidad obtenidos en sentido estricto (h^2) para las familias dentro de las procedencias fueron de 0.12 y 0.20 para diámetro y altura, respectivamente. Además, los árboles de cedro rojo asociados al cultivo de café presentaron mejor crecimiento en diámetro y altura, así como más resistencia al barrenador de las meliáceas y mayor producción de brotes (Navarro *et al.*, 2004).

En México, el Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP) es una de las pocas instituciones dedicadas a la domesticación del cedro rojo. Los avances incluyen el establecimiento de dos ensayos de progenies en los que evaluaron un total de 210 familias de 26 procedencias del Golfo de México y sureste del país (Sánchez *et al.*, 2003; Hernández-Máximo *et al.*, 2016). En ambos experimentos, se estimó la heredabilidad individual de las principales variables cuantitativas de importancia económica: altura, diámetro a la altura del pecho (DAP) y volumen (Cuadro 1); asimismo, la correlación genética estimada para los caracteres estudiados fue alta (>0.90). Por lo tanto, se concluyó que las variables de crecimiento tienen un control genético de moderado a alto.

Cuadro 1. Heredabilidad estimada para las principales variables dasométricas en *Cedrela odorata* L. en ensayos de progenie establecidos en el campo experimental “El Palmar”, Tezonapa, Veracruz, México.

Variable evaluada	Heredabilidad (h^2_i) en árboles de diferentes edades (años) al momento de la evaluación				Referencias
	3	5	7	11	
Altura (m)		0.65			Sánchez <i>et al.</i> , 2003
DAP (cm)		0.38			
Volumen (dm ³)		0.54			
Índice de conicidad		0.38			
Altura (m)	0.16	0.22	0.25	0.22	Hernández-Máximo <i>et al.</i> , 2016
DAP (cm)	0.16	0.21	0.27	0.27	
Volumen (dm ³)	0.12	0.18	0.27	0.29	

h^2_i = Heredabilidad individual; DAP = Diámetro a la altura del pecho.

El proceso desde la selección de fenotipos para el establecimiento de los ensayos de progenie hasta la obtención de dichos parámetros genéticos requirió más de 20 años, a partir de los cuales se seleccionaron los 40 mejores individuos y se establecieron en un

ensayo clonal en el que se calculó una ganancia genética de 82 % para el volumen, con base en una intensidad de selección de 10 % (Sampayo-Maldonado *et al.*, 2019).

Conclusiones

A diferencia de otras especies forestales como aquellas de los géneros *Populus*, *Pinus* o *Eucalyptus*, los estudios genéticos sobre cedro rojo son incipientes. En ellos, algunas herramientas biotecnológicas han permitido determinar parte de sus características genéticas. Las investigaciones se han enfocado, principalmente, a poblaciones de la región comprendida entre Veracruz, México y el norte de Sudamérica, mismas que han evidenciado la estructura poblacional y su relación con las condiciones climáticas prevalecientes en su área de distribución, lo que sugiere que su acervo genético aún posee un importante potencial de adaptación.

No obstante, la fragmentación de sus poblaciones impide el flujo génico y la tala clandestina pone en riesgo este recurso, que a pesar de su valor en la región Neotropical, en México no se ha logrado que coadyuve al desarrollo económico de las comunidades rurales aledañas a su área de aprovechamiento. Por ello, es imprescindible llevar a cabo estudios intensivos y extensivos que conlleven a la caracterización del patrimonio genético de *C.odorata* a lo largo de su área de distribución en el país; así como investigaciones enfocadas a la fisiología de su respuesta al estrés biótico y abiótico y a la generación de tecnologías para su mejoramiento genético y aprovechamiento sostenible.

Con el apogeo de la era posgenómica y su relación con la bioquímica, biotecnología, biología molecular, bioinformática, bioestadística, entre otras, se ha revolucionado la forma de estudiar la interacción genotipo-ambiente y se dispone de nuevas alternativas para el mejoramiento y conservación de las especies forestales, lo que no implica el reemplazo de las técnicas convencionales, sino su complementación para hacer más eficientes dichos procesos y proteger la diversidad genética.

Agradecimientos

Los autores agradecen al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (Conacyt) por la beca otorgada a la primera autora para estudios de posgrado. Al M. en C. Vicente Sánchez Monsalvo por sus observaciones y recomendaciones para mejorar este manuscrito.

Conflicto de interés

Los autores manifiestan que no existen conflictos de interés.

Contribución por autor

Lorena Gálvez López: revisión de literatura y redacción del artículo; Miguel Ángel Vallejo Reyna: estructura y redacción del documento; Claudia Méndez Espinoza: redacción, corrección de estilo del manuscrito y elaboración de la figura; Javier López Upton: revisión general del manuscrito.

Referencias

- Alía, R., D. Angúndez, N. Alba, S. C. González Martínez, y A. Soto. 2003. Variabilidad genética y gestión forestal. *Ecosistemas*. 12(3):1–7.
- Argout, X., J. Salse, J. M. Aury, M. J. Guiltinan, G. Droc, J. Gouzy, M. Allegre, C. Chaparro, T. Legavre, S. N. Maximova, M. Abrouk, F. Murat, O. Fouet, J. Poulain, M. Ruiz, Y. Roguet, R. G. M. Rodier-Goud, J. F. Barbosa-Neto, F. Sabot, D. Kudrna, J. S. Ammiraju, S. C. Schuster, J. E. Carlson, E. Sallet, T. Schiex, A. Dievert, M. Kramer, L. Gelley, Z. Shi, B. Bérard, C. Viot, M. Boccara, A. M. Risterucci, V. Guignon, X. Sabau, M. J. Axtell, Z. Ma, Y. Zhang, S. Brown, M. Bourge, W. Golser, X. Song, D. Clement, R. Rivallan, M. Tahí, J. M. Akaza, B. Pitollat, K. Gramacho, A. D'Hont, D. Brunel, D. Infante, I. Kebe, P. Costet, R. Wing, W. R. McCombie, E. Guiderdoni, F. Quetier, O. Panaud, P. Wincker, S. Bocs and C. Lanaud. 2011. The genome of *Theobroma cacao*. *Nature Genetics* 43(2):101–108. Doi:10.1038/ng.736.

- Cavers, S., C. Navarro and A. J. Lowe. 2003a. A combination of molecular markers identifies evolutionarily significant units in *Cedrela odorata* L. (Meliaceae) in Costa Rica. *Conservation Genetics* 4:571–580. Doi: 10.1023/A:1025692321860.
- Cavers, S., C. Navarro and A. J. Lowe. 2003b. Chloroplast DNA phylogeography reveals colonization history of a neotropical tree, *Cedrela odorata* L., in Mesoamerica. *Molecular Ecology* 12(6):1451–1460. Doi: 10.1046/j.1365-294X.2003.01810.x.
- Cavers, S., A. Telford, F. Arenal, A. J. Pérez, R. Valencia, C. Navarro, A. Buonamici, A. J. Lowe and G. G. Vendramin. 2013. Cryptic species and phylogeographical structure in the tree *Cedrela odorata* L. throughout the Neotropics. *Journal of Biogeography* 40(4):732–746. doi: 10.1111/jbi.12086.
- Cintrón, B. B. 1990. *Cedrela odorata* L. In: Burns, R. M. and M. H. Honkala (eds.). *Silvics of North America*. Forest Service Press. USDA, Washington, DC, USA. pp. 128–134.
- Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Flora y Fauna Silvestres (CITES). 2017. Apéndices I, II y III. cites. Châtelaine, Ginebra, Suiza. 76 p.
- Cornelius, J. P. and A. D. Watt. 2003. Genetic variation in a *Hypsipyla*-attacked clonal trial of *Cedrela odorata* under two pruning regimes. *Forest Ecology and Management* 183(1–3):341–349. Doi: 10.1016/s0378-1127(03)00142-7.
- Cortés, A. 2001. El Cedro y la Caoba en Yucatán, México. *Revista Forestal Centroamericana* 36:55–57.
- da Silva, M. F. das G. F., S. M. M. Agostinho, J. R. de Paula, J. Oiano N., I. Castro-Gamboa, E. Rodrigues F., J. B. Fernandes and P. C. Vierira. 1999. Chemistry of *Toona ciliata* and *Cedrela odorata* graft (Meliaceae): chemosystematic and ecological significance. *Pure and Applied Chemistry* 71(6):1083–1087. Doi: 10.1351/pac199971061083.

- De la Torre, A. 2013. Estructura poblacional , diversidad y flujo genético en poblaciones ribereñas de cedro (*Cedrela odorata* L.). *In:* Antonio T., J. G. (ed). Reporte Manu. San Diego Zoo Global Peru, SERNANP. Lima, Perú. pp. 80-107.
- De la Torre, A., C. López, E. Yglesias and J. P. Cornelius. 2008. Genetic (AFLP) diversity of nine *Cedrela odorata* populations in Madre de Dios, southern Peruvian Amazon. *Forest Ecology and Management* 255(2):334–339. Doi: 10.1016/j.foreco.2007.09.058.
- Dickmann, D. I. and M. A. Gold. 1994. The ideotype concept and the genetic improvement of the tree crops. *In:* Plant Breeding Review. Board, MI USA. pp. 521–534.
- Finch, K. N., F. A. Jones and R. C. Cronn. 2019. Genomic resources for the Neotropical tree genus *Cedrela* (Meliaceae) and its relatives. *BMC Genomics*. 20(1):1–17. Doi: 10.1186/s12864-018-5382-6.
- Fuchs, J., A. Brandes and I. Schubert. 1995. Telomere sequence localization and karyotype evolution in higher plants. *Plant Systematics and Evolution* 196:227–241. Doi: 10.1007/BF00982962.
- Galván-Hernández, D. M., M. A. Macedo-Villareal, F. F. Núñez de Cáceres-González, A. Sánchez-González and P. Octavio-Aguilar. 2018. Morphological variation of *Cedrela odorata* (Meliaceae): contrast between natural and managed populations. *Acta Botánica Mexicana* (125):157–171. Doi: 10.21829/abm125.2018.1330.
- García, T. y A. Abdelnour. 2013. Crioconservación de ápices y semillas de cedro (*Cedrela odorata* L.) mediante las técnicas de vitrificación y deshidratación. *Agronomía Costarricense* 37(1):113–126.
- Global Biodiversity Information Facility (GBIF). 2018. Global Biodiversity Information Facility. Clasificación de especies. <https://www.gbif.org/species/3190511> (17 de enero de 2019).

Gillies, A. C. M., J. P. Cornelius, A. C. Newton, C. Navarro, M. Hernández and J. Wilson. 1997. Genetic variation in Costa Rican populations of the tropical timber species *Cedrela odorata* L., assessed using RAPDs. *Molecular Ecology* 6(12):1133–1145. Doi: 10.1046/j.1365-294X.1997.00287.x.

Grattapaglia, D. 2017. Status and perspectives of genomic selection in forest tree breeding. *In: Varshney, R. K., M. Roorkiwal, and M. E. Sorrells (eds.). Genomic Selection for Crop Improvement: New Molecular Breeding Strategies for Crop Improvement*, Varshney. Springer, Cham. Brasilia, Brazil. pp. 199–249.

Hernández-Máximo, E., J. López-Upton, V. Sánchez-Monsalvo, J. J. Vargas-Hernández and J. G. Salazar-García. 2016. Early performance and genetic gain of *Cedrela odorata* families from wide-ranging sites in Mexico. *Journal of Tropical Forest Science* 28(4):446–456.

International Tropical Timber Organization (ITTO). 2019. Tropical timber market report. Japón. 24 p. Available online at:
<http://search.ebscohost.com/login.aspx?direct=true&db=c8h&AN=2009675429&site=e=ehost-live> (15 de enero de 2019).

International Union for Conservation of Nature (IUCN). 2017. *Cedrela odorata*, Spanish Cedar. Available online at:
<http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.1998.RLTS.T32292A9687734.en>
(15 de enero de 2019).

Jaillon, O., J. M. Aury, B. Noel, A. Policriti, C. Clepet, A. Casagrande, N. Choisne, et al. 2007. The grapevine genome sequence suggests ancestral hexaploidization in major angiosperm phyla. *Nature* 449(7161):463–467. Doi: 10.1038/nature06148.

- Jiménez, P. y C. Collada. 2000. Técnicas para la evaluación de la diversidad genética y su uso en los programas de conservación. *Investigación Agraria. Sistemas y Recursos Forestales* 2:237–248.
- Jump, A. S., R. Marchant and J. Peñuelas. 2008. Environmental change and the option value of genetic diversity. *Trends Plant Sci.* 14(1):51–58.
Doi: 10.1016/j.tplants.2008.10.002.
- Khosla, P. K. and P. T. Styles. 1975. Karyological studies and chromosomal evolution in Meliaceae. *Silvae Genetica.* 24(2–3):73–83.
- Koecke, A. V., A. N. Muellner-Riehl, T. D. Pennington, G. Schorr and J. Schnitzler. 2013. Niche evolution through time and across continents: The story of Neotropical *Cedrela* (Meliaceae). *American Journal of Botany* 100(9):1800–1810.
Doi: 10.3732/ajb.1300059.
- Krishnan, N. M., S. Pattnaik, P. Jain, P. Gaur, R. Choudhary, S. Vaidyanathan, S. Deepak, A. K. Hariharan, P. G. B. Krishna, J. Nair, L. Varghese, N. K. Valivarthi, K. Dhas, K. Ramaswamy and B. Panda. 2012. A draft of the genome and four transcriptomes of a medicinal and pesticidal angiosperm *Azadirachta indica*. *BMC Genomics.* 13(1):464. Doi:10.1186/1471-2164-13-464.
- Lenz, P. R. N., S. Nadeau, M. Mottet, M. Perron, N. Isabel, J. Beaulieu and J. Bousquet. 2019. Multi-trait genomic selection for weevil resistance, growth, and wood quality in Norway spruce. *Evolutionary Applications* 13(1):76–94.
Doi: 10.1111/eva.12823.
- Leshner-Gordillo, J. M., J. L. Martínez-sánchez, P. Orduña-Rodas y A. I. Hernández-Carreta. 2018. Diversidad genética del cedro rojo (*Cedrela odorata*) en el estado de Tabasco , México. *Bosque.* 39(3):411–417 Doi: 10.4067/S0717-92002018000300411.

- López-Ochoa, L. A., M. M. Apolinar-Hernández and Y. J. Peña-Ramírez. 2015. Characterization of chloroplast region *rrn16-rrn23S* from the tropical timber tree *Cedrela odorata* L. and de novo construction of a transplastomic expression vector suitable for meliaceae trees and other economically important crops. *Genetics and Molecular Research* 14(1):1469–1478. Doi: 10.4238/2015.
- Mader, M., B. Pakull, C. Blanc-Jolivet, M. Paulini-Drewes, Z. Bouda, B. Degen, I. Small and B. Kersten. 2018. Complete chloroplast genome sequences of four Meliaceae species and comparative analyses. *International Journal of Molecular Science* 19(3):701–714. Doi:10.3390/ijms19030701.
- Marquetti, J. R. 1990. Híbridos de *Cedrela* resistentes a *Hypsipyla grandella*. *Revista Forestal Baracoa* 20 (1): 97-101.
- Muellner, A. N., T. D. Pennington, A. Valerie Koecke and S. S. Renner. 2010. Biogeography of *Cedrela* (Meliaceae, Sapindales) in Central and South America. *American Journal of Botany* 97(3):511–518. Doi: 10.3732/ajb.0900229.
- Murillo-Brito, Y., M. Domínguez-Domínguez, P. Martínez-Zurimendi, L. del C. Lagunes-Espinoza y A. Aldrete. 2017. Índice de sitio en plantaciones de *Cedrela odorata* en el trópico húmedo de México. *Revista de la Facultad de Ciencias Agrarias* 49(1):15–30.
- Navarro, C., F. Montagnini and G. Hernández. 2004. Genetic variability of *Cedrela odorata* Linnaeus: Results of early performance of provenances and families from Mesoamerica grown in association with coffee. *Forest Ecology and Management* 192(2–3):217–227. Doi: 10.1016/j.foreco.2004.01.037.
- Navarro, C., S. Cavers, A. Pappinen, P. Tigerstedt, A. J. Lowe and J. Merilä. 2005. Contrasting quantitative traits and neutral genetic markers for genetic resource assessment of Mesoamerican *Cedrela odorata*. *Silvae Genetica* 54(6):281–292. Doi: 10.1515/sg-2005-0041.

Nehra, N. S., M. R. Becwar, W. H. Rottmann, L. Pearson, K. Chowdhury, S. Chang, H. D. Wilde, R. J. Kodrzycki, Ch. Zhang, K. C. Gause, D. W. Parks and M. A. Hinchee. 2005. Forest biotechnology: innovative methods, emerging opportunities. *In vitro Cellular and Developmental Biology- Plant* 41(6):701–717.
Doi: 10.1079/ivp2005691.

Newton, A. C., A. D. Watt, F. Lopez, J. P. Cornelius, J. F. Mesén and E. A. Corea. 1999. Genetic variation in host susceptibility to attack by the mahogany shoot borer, *Hypsipyla grandella* (Zeller). *Agricultural and Forest Entomology* 1(1):11–18.
Doi: 0.1046/j.1461-9563.1999.00002.x.

Nkongolo, K. K. 1996. Chromosome analysis and DNA homology in three *Picea* species, *P. mariana*, *P. rubens*, and *P. glauca* (Pinaceae). *Plant Systematics and Evolution* 203:27–40. Doi: 10.1007/BF00985235.

Park, Y. S., J. Beaulieu and J. Bousquet. 2016. Multi-varietal forestry integrating genomic selection and somatic embryogenesis. National Institute of Forest Science. Seoul, Koera. pp. 302–322.

Patiño, F. 1997. Diversidad genética en *Swietenia* y *Cedrela*. In: FAO (eds.). Recursos genéticos de *Swietenia* y *Cedrela* en los neotrópicos: Propuestas para acciones coordinadas. FAO. Roma, Italia.
<http://www.fao.org/docrep/006/AD111S/AD111S03.htm#ch3>
(27 de enero de 2019).

Pavy, N., B. Pelgas, S. Beauseigle, S. Blais, F. Gagnon, I. Gosselin, M. Lamothe, N. Isabel and J. Bousquet. 2008. Enhancing genetic mapping of complex genomes through the design of highly-multiplexed SNP arrays: Application to the large and unsequenced genomes of white spruce and black spruce. *BMC Genomics*. 9(21):1–17. Doi: 10.1186/1471-2164-9-21.

- Pennington, T. D. y K. J. Sarukhán. 2005. Árboles tropicales de México: manual para la identificación de las principales especies. 3rd ed. UNAM-Fondo de Cultura Económica. México, D. F., México. 523 p.
- Rodríguez, L. 2011. La biotecnología aplicada al mejoramiento genético del cedro (*Cedrela odorata* L.). Instituto de Investigaciones del Tabaco 12(2):63–70.
- Romo-Lozano, J. L., J. J. Vargas-Hernández, J. López-Upton y M. L. Ávila A. 2017. Estimación del valor financiero de las existencias maderables de cedro rojo (*Cedrela odorata* L.) en México. Madera y Bosques 23(1):111–120.
Doi: 10.21829/myb.2017.231473.
- Ruiz-Jiménez, C. A., H. M. De los Santos-Posadas, J. F. Parraguirre-Lezama y F. D. Saavedra-Millán. 2018. Evaluación de la categoría de riesgo de extinción del cedro rojo (*Cedrela odorata*) en México. Revista Mexicana de Biodiversidad 89:938–949.
Doi: 10.22201/ib.20078706e.2018.3.2192.
- Sampayo-Madonado, S., J. López U., V. Sánchez-Monsalvo and M. Jiménez-Casas. 2019. Genetic parameters of growth and resistance to the shoot borer, in young clones of the tree *Cedrela odorata* (Meliaceae). Revista de Biología Tropical 67(3):554–561. Doi: 10.15517/RBT.V67I3.32053.
- Sánchez, V., J. G. Salazar, J. Vargas H. J. López U. y J. Jasso M. 2003. Parámetros genéticos y respuesta a la selección en características del crecimiento de *Cedrela odorata* L. Revista Fitotecnia Mexicana 26(1):19–27.
- Santos M., A., H. E. Barrios V. y O. G. López C. 2015. Bioecología de *Hypsipyla grandella* (Zeller) (Lepidoptera : Pyralidae) e incidencia en *Cedrela odorata* L. (Meliaceae), Panamá. Revista Científica Centros 4:96–115.

Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (Semarnat). 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación. 30 de diciembre de 2010, Segunda Sección, México, D. F., México. 78 p.

Solís-Guillen, I., M. Chaires-Pacheco, J. Juárez-Gómez, A. O'Connor-Sánchez and Y. J. Peña-Ramírez. 2017. Development of an deotype-based selection tool for native tropical tree breeding by Smallholder planters in México's maya forest. *Small-scale Forestry* 16(4): 521-534. Doi:10.1007/s11842-017-9368-z.

Styles, B. and C. Vosa. 1971. Chromosome numbers in the Meliaceae. *Taxon*. 20(4):485–500. Doi: 10.2307/1218250.

The Plant List. 2013. A working list of all plants species. A working list of all plants species. <http://www.theplantlist.org/1.1/browse/A/Meliaceae/Cedrela/> (12 de junio de 2019).

White, T. L., W. T. Adams and D. B. Neale. 2007. *Forest genetics*. CABI Publishing. Cambridge, MA, USA. 682 p.

Xu, Q., L. L. Chen, X. Ruan, D. Chen, A. Zhu, C. Chen, D. Bertrand, W. B. Jiao, B. H. Hao, M. P. Lyon, J. Chen, S. Gao, F. Xing, H. Lan, J. W. Chang, X. Ge, Y. Lei, Q. Hu, Y. Miao, L. Wang, S. Xiao, M. K. Biswas, W. Zeng, F. Guo, H. Cao, X. Yang, X. W. Xu, Y. J. Cheng, J. Xu, J. H. Liu, O. J. Luo, Z. Tang, W. W. Guo, H. Kuang, H. Y. Zhang, M. L. Roose, N. Nagarajan, X. X. Deng and Y. Ruan. 2013. The draft genome of sweet orange (*Citrus sinensis*). *Nature Genetics* 45(1):59–66. Doi: 10.1038/ng.2472.

Zobel, B. y J. Talbert. 1988. Técnicas de mejoramiento genético de árboles forestales. Limusa. México, D. F., México. 545 p.



Todos los textos publicados por la **Revista Mexicana de Ciencias Forestales** –sin excepción– se distribuyen amparados bajo la licencia *Creative Commons 4.0 Atribución-No Comercial (CC BY-NC 4.0 Internacional)*, que permite a terceros utilizar lo publicado siempre que mencionen la autoría del trabajo y a la primera publicación en esta revista.