



INSTITUTO TECNOLÓGICO DE COSTA RICA

ESCUELA DE INGENIERÍA FORESTAL

Análisis de ensayos de procedencia-progenie de (*Dipteryx panamensis* (Pittier) Record & Mell), en la Zona Norte y Sur de Costa Rica.

TESIS PARA OPTAR POR EL GRADO DE LICENCIADO EN INGENIERÍA
FORESTAL

NATALIA LEÓN FALLAS

CARTAGO, COSTA RICA

Noviembre, 2014

Análisis de ensayos de procedencia-progenie de (*Dipteryx panamensis* (Pittier) Record & Mell), en la Zona Norte y Sur de Costa Rica.

RESUMEN

El almendro (*Dipteryx panamensis*), es una especie forestal nativa con una amplia distribución natural desde Costa Rica hasta la cuenca del Amazonas. Se caracteriza por su gran importancia ecológica debido a sus semillas que sirven de alimento para una amplia fauna. Esta leguminosa ha sido plantada e investigada en Costa Rica desde finales de los años 80, conocida por su madera de alta densidad. Dado su potencial maderero GENFORES (cooperativa de conservación y mejoramiento genético forestal) inició un programa de mejoramiento genético, como parte de una estrategia de desarrollo de la especie para su cultivo en las zonas bajas y húmedas del trópico americano. El objetivo de este estudio fue evaluar el comportamiento de dos ensayos de procedencia-progenie establecidos hace 4 años en las zona norte (San Carlos) y Pacífico Sur (Península de Osa) del país. Los materiales evaluados proceden de tres poblaciones naturales (Puerto Viejo, Sarapiquí; Crucitas, San Carlos y San Marcos, San Carlos) y de 10 familias de polinización abierta por cada procedencia. Los resultados mostraron que no hay diferencias significativas entre procedencias para ninguno de los caracteres analizados. La mayor riqueza genética se encontró entre las familias dentro de cada procedencia, lo que sugiere enfocar los esfuerzos en la selección de las mejores familias. Si se utiliza la semilla para plantación de los mejores cuatro individuos dentro de las cinco mejores familias del ranking, se obtendría una ganancia genética de más de un 45% en volumen comercial por árbol al año 4. La correlación genética entre ambos sitios fue superior al 90%, lo que muestra una estabilidad genética muy alta y la posibilidad de desarrollar un único programa nacional de mejoramiento.

Palabras clave: *Dipteryx panamensis*, almendro, mejoramiento genético, procedencias, especie nativa.

Analysis of *Dipteryx panamensis* provenance-progeny trials in north and south regions of Costa Rica.

ABSTRACT

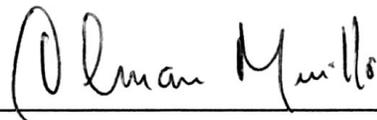
Almendra (*Dipteryx panamensis*) is a native tree species with a wide natural distribution from Costa Rica and throughout Amazon basin. It is known by its high ecological value explained by the importance of its seeds, as a food source for a large fauna. This leguminous tree has been planted and investigated in Costa Rica since late 80's until today, well known for its high wood density. Due to its wood valuable potential, GENFORES (Forest gene conservation and breeding cooperative) initiated a tree improvement program, as a development strategy to promote its utilization as an attractive crop option in low and wet lands in the American tropics. The objective of this study was to evaluate two provenance-progeny tests established 4 years ago in north zone (San Carlos) and southern Pacific Costa Rica (Osa, peninsula). Materials came from three native provenances (Puerto Viejo, Sarapiquí; Crucitas, San Carlos and San Marcos, San Carlos) and 10 open-pollinated families within each provenance. Results showed no significant differences among provenances in any of the traits evaluated, which suggests focusing on best families. If operational plantations are established with the seed collected from the four best trees, within the top five-ranking families, genetic gain in wood commercial volume per tree would increase more than 45% at age 4. Genetic correlations among both sites registered values over 90%, which reflects a high genetic stability and the possibility of a single national breeding program for this tree species.

Key words: *Dipteryx panamensis*, almendra, tree improvement, provenances, genetic tests.

Esta tesis de graduación ha sido aceptada por el Tribunal Evaluador de la Escuela de Ingeniería Forestal del Instituto Tecnológico de Costa Rica y aprobada por el mismo como requisito parcial para optar por el grado de Licenciatura.

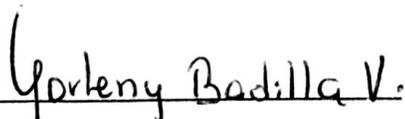
Análisis de ensayos de procedencia-progenie de (*Dipteryx panamensis* (Pittier) Record & Mell), en la Zona Norte y Sur de Costa Rica.

Miembros del tribunal



Ing. Olman Murillo Gamboa, Ph.D.

Director de Tesis



Ing. Yorleny Badilla, M.Sc.

Lector



Ing. Dorian Carvajal, Lic.

Lector

DEDICATORIA

A Dios. A mis padres Candelaria Fallas Cantillano y Wilfrido León Hernández por el apoyo incondicional que me brindaron a lo largo de la carrera, por la confianza que depositaron en mí desde principio a fin en este proceso de formación y por el amor, cariño y consejos que me han dado durante toda mi vida.

Y a ese ser especial que ya no me acompaña en el camino de mi vida, pero siempre está presente en mis pensamientos y en mi corazón, mi abuelita Catalina Cantillano Rodríguez que en paz descansa.

AGRADECIMIENTOS

A mi tutor y gran amigo el Dr. Olman Murillo Gamboa, por la dedicación y apoyo que me brindó siempre para poder realizar este proyecto y por los innumerables consejos que me dio como profesional y como persona.

A los lectores de esta tesis la M.Sc. Yorleny Badilla Valverde y el Lic. Dorian Carvajal Venegas por sus buenos consejos y apoyo durante toda la realización del proyecto.

A Jeffry Vargas López por siempre estar ahí cuando más lo necesite, por ser ese hombro que siempre me mantuvo firme en los momentos más difíciles de mi vida, por brindarme su apoyo incondicional en todas mis decisiones, por ser una de las personas más importantes en mi vida.

A mis amigos de la Universidad “Los del aparta” Víctor Martínez, Sofía Mora, David Fernández, Rocío Cortes, Natalia Fallas, Karen Romero, Alonso Ulloa, Sofía Quiros, Lucía Fallas, Marcela Villegas, Elizabeth Jiménez y Eladio Lobo. Porque más que amigos ustedes son mis hermanos, los que siempre me apoyaron cuando debían hacerlo o me reprimieron cuando no estaba en lo correcto a todos ustedes muchas gracias por haber sido parte del principio y fin de esta etapa de mi vida, que sin lugar a duda una de las mejores etapas.

Contenido

RESUMEN	ii
ABSTRACT	iii
DEDICATORIA	v
AGRADECIMIENTOS	vi
INTRODUCCIÓN	1
Capítulo I. Evaluación de un ensayo de procedencia-progenie de almendro (<i>Dipteryx panamensis</i>), a los 48 meses de edad, en San Carlos, Zona Norte.	3
RESUMEN	3
INTRODUCCIÓN	5
MATERIALES Y MÉTODOS	7
Descripción del sitio	7
Diseño Experimental.....	7
Análisis de Datos.....	9
RESULTADOS	12
DISCUSIÓN	16
Análisis de familias o progenies.....	16
Análisis de procedencias	18
Potencial de ganancia genética.....	19
CONCLUSIONES.....	22
RECOMENDACIONES	23
Capítulo II. Evaluación de un ensayo de procedencia-progenie de almendro (<i>Dipteryx panamensis</i>), a los 46 meses de edad, en península de Osa, Zona Sur de Costa Rica.	24
RESUMEN	24
INTRODUCCIÓN	25
MATERIALES Y MÉTODOS	27

Descripción del sitio.....	27
Diseño Experimental.....	27
Análisis de Datos.....	29
RESULTADOS.....	31
DISCUSIÓN.....	35
Análisis de familias o progenies.....	35
Análisis de procedencias.....	37
Potencial de ganancia genética.....	38
CONCLUSIONES.....	42
RECOMENDACIONES.....	43
Capítulo III. Interacción genotipo-ambiente en dos ensayos de procedencia- progenie de almendro (<i>Dipteryx panamensis</i>) en la Zona Norte y Sur de Costa Rica.....	44
RESUMEN.....	44
INTRODUCCIÓN.....	46
MATERIALES Y MÉTODOS.....	47
Descripción de los sitios.....	47
Diseño Experimental.....	48
Análisis de Datos.....	50
RESULTADOS.....	51
DISCUSIÓN.....	57
Análisis de familias o progenies.....	57
Análisis de procedencias.....	58
Potencial de ganancia genética.....	59
CONCLUSIONES.....	62
RECOMENDACIONES.....	63

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Distribución espacial de un ensayo genético utilizado en GENFORES (Murillo y Badilla 2004).	8
Figura 2. Distribución del Valor Genético del volumen comercial de veintinueve familias de <i>Dipteryx panamensis</i> a los 48 meses de edad en San Carlos, Zona Norte, Costa Rica, 2014.....	16
Figura 3. Distribución espacial de un ensayo genético utilizado en GENFORES (Murillo y Badilla 2004).	28
Figura 4. Distribución del Valor Genético del volumen comercial de veinte familias de <i>Dipteryx panamensis</i> a los 46 meses de edad en Osa, Zona Sur, Costa Rica, 2014.....	35
Figura 5. Distribución espacial de un ensayo genético utilizado en GENFORES (Murillo y Badilla 2004).	48
Figura 6. Distribución del Valor Genético del volumen comercial de 29 familias de <i>Dipteryx panamensis</i> a los 47 meses de edad evaluados en dos ambientes (Zona Norte y Pacífico Sur de Costa Rica).	55

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Parámetros genéticos de veintinueve familias (progenies) de <i>Dipteryx panamensis</i> a los 48 meses de edad en San Carlos, Zona Norte, Costa Rica, 2014.....	13
Cuadro 2. Parámetros genéticos de tres procedencias de <i>Dipteryx panamensis</i> a los 48 meses de edad en San Carlos, Zona Norte, Costa Rica, 2014.....	15
Cuadro 3. Ranking genético del volumen comercial de las tres procedencias de <i>Dipteryx panamensis</i> a los 48 meses de edad en San Carlos, Zona Norte, 2014.	16
Cuadro 4. Parámetros genéticos de veinte familias (progenies) de <i>Dipteryx panamensis</i> a los 46 meses de edad en Osa, Zona Sur, Costa Rica.....	32
Cuadro 5. Parámetros genéticos de tres procedencias de <i>Dipteryx panamensis</i> a los 46 meses de edad en Osa, Zona Sur de Costa Rica.	34
Cuadro 6. Ranking genético del volumen comercial de tres procedencias de <i>Dipteryx panamensis</i> a los 46 meses de edad en Osa, Zona Sur, Costa Rica...	35
Cuadro 7. Parámetros genéticos de veintinueve familias (progenies) de <i>Dipteryx panamensis</i> a los 47 meses de edad evaluados en dos ambientes (Zona Norte y Zona Sur de Costa Rica).	52
Cuadro 8. Parámetros genéticos de tres procedencias de <i>Dipteryx panamensis</i> a los 47 meses de edad evaluados en dos ambientes (Zona Norte y Zona Sur de Costa Rica).	53
Cuadro 9. Ranking de las tres procedencias de <i>Dipteryx panamensis</i> a los 47 meses de edad evaluadas en dos ambientes (Zona Norte y Zona Sur de Costa Rica).	55
Cuadro 10. Correlación genética en el ranking del volumen comercial de <i>Dipteryx panamensis</i> a los 47 meses de edad, evaluadas en dos ambientes (Zona Norte y Zona Sur de Costa Rica).	56

INTRODUCCIÓN

El almendro (*Dipteryx panamensis*), es una especie forestal nativa, la cual pertenece a la familia *Fabaceae*, subfamilia *Papilionaceae*, presenta una distribución desde los bosques de tierras bajas de Nicaragua hasta Colombia (Schmidt, 2009). En Costa Rica, es abundante desde las llanuras de Guatuso hasta Bribri y en la Región Huetar Norte del país (Baltazar, Moreira, Arnáez, Sánchez, 2000).

Naturalmente la especie habita en regiones donde la temperatura media anual oscila desde los 24°C a los 30°C, y una precipitación media anual de 3500-5500 mm, su distribución altitudinal va desde el nivel del mar hasta los 500 m.s.n.m. (Jiménez, F. Rojas, V. Rojas y Rodríguez, 2002).

Gamboa (2008) caracteriza el almendro como un árbol que al lograr su pleno desarrollo alcanza un gran tamaño, que le permite formar parte del dosel superior de los bosques en tierras bajas y planicies de la costa Caribe y zona norte de Costa Rica. Alcanza hasta los 50 m de altura y diámetros de 1 a 1,5 m, con un fuste cilíndrico y amplias raíces basales; sin embrago, no presenta gambas. Su corteza suave es de color pardo-rojizo, con lenticelas verticales (Fournier, 2003). Las flores son hermafroditas, muy atractivas, de color rosado-violeta, que aparecen en los meses de mayo a julio. Se ha observado en plantaciones que la floración puede iniciar desde el primer año en algunos individuos muy precoces (Murillo, 2014). El fruto es una vaina comprimida lateralmente de forma ovada u obovada con una única semilla (Flores, 1992; Holdridge, Poveda y Jiménez, 1997; Flores y Obando, 2003).

El almendro es una especie de suma importancia ecológica debido a que sus frutos y semillas sirven de alimento para muchos animales. Se reporta que al menos dieciséis especies de mamíferos y alrededor de cien especies de aves se alimentan de sus frutos y semillas (Schmidt, 2009). Una de las especies más observada es la lapa verde (*Ara ambigua*), que se alimenta y anida en los arboles más viejos y de gran tamaño.

Schmidt (2009) menciona que los estudios de especies nativas especialmente con almendro en plantaciones forestales en Costa Rica y Panamá son

relativamente jóvenes. En 1985 se estableció el primer diseño experimental con almendro por medio de la Organización para Estudios Tropicales (OET) en La Selva, Sarapiquí, Costa Rica. En los años 90's el programa de investigación "Cooperación en los Sectores Forestales y Maderero" (COSEFORMA) impulsó el inicio de proyectos con especies nativas en la zona norte de Costa Rica, donde se incluyó al almendro. En 1991 la Escuela de Agricultura de la Región Tropical Húmeda (EARTH) estableció en Guácimo, Limón algunas plantaciones con esta especie.

El área en plantaciones forestales se ha visto incrementada con el paso de los años en América Latina con el fin de aumentar la producción de madera, protección del suelo asimismo de mitigar los efectos de la deforestación y degradación en las áreas rurales, además de incrementar la biodiversidad, la cubierta forestal y el valor de la tierra a largo plazo (Pedraza, 2008). Por esto, se debe hacer conciencia y valorar la importancia que tienen las plantaciones forestales, ya que son un bien para la sociedad actual y para las futuras generaciones.

El mejoramiento genético es un proceso que consiste en la aplicación de técnicas de selección y recombinación en busca del aumento de la frecuencia de los alelos favorables de la característica de interés en una población dada (Pires, Resende, Da Silva y Resende, 2011). Estos procedimientos buscan el aumento en la productividad de materia prima o del producto final, mejora las condiciones adaptativas tales como la capacidad de floración y producción de frutos y semillas, además mejora la resistencia a plagas y enfermedades principalmente en la manutención de la variabilidad genética (Pires et al, 2011).

El presente trabajo tiene como objetivo evaluar el comportamiento de dos ensayos de procedencia-progenie de *Dipteryx panamensis*, establecidos hace 48 y 46 meses en las Zonas Norte (San Carlos) y Sur (Península de Osa) de Costa Rica, donde se analizaron los parámetros genéticos poblacionales. Como parte del estudio, se determinó la interacción genotipo - ambiente entre los dos ambientes evaluados.

Capítulo I. Evaluación de un ensayo de procedencia-progenie de almendro (*Dipteryx panamensis*), a los 48 meses de edad, en San Carlos, Zona Norte.

RESUMEN

En los años 90s en la zona norte de Costa Rica toma auge el establecimiento de plantaciones forestales con especies nativas, basadas en su mayoría en incentivos otorgados por el estado. Las organizaciones involucradas poco a poco logran un proceso de mejora continua de las plantaciones, con el objetivo de lograr atraer a un mayor número de productores e inversionistas en la actividad forestal. El mejoramiento genético fue una de las alternativas utilizadas para aumentar la productividad y viabilidad de la reforestación, ya que logra mejorar sus características de importancia económica. Los ensayos de procedencia-progenie son parte de este programa de mejoramiento genético. El objetivo de este estudio fue evaluar el comportamiento del ensayo de procedencia-progenie de *Dipteryx panamensis*, a los 48 meses de edad, establecido en Santa Clara, San Carlos, Zona Norte de Costa Rica, donde se determinó el grado de control genético y el potencial de mejoramiento de la especie. Se utilizó el diseño experimental GENFORES, basado en un diseño de Bloques Completos al Azar con seis bloques y la parcela integrada por seis plantas distribuidas aleatoriamente en tres parejas dentro del bloque. Se evaluó 29 árboles madre originarios de tres procedencias nativas de Costa Rica: Puerto Viejo de Sarapiquí, Crucitas (Cutris, San Carlos) y Coopesanjuan (San Marcos, San Carlos). La heredabilidad individual presentó valores entre 31% y 36%, mientras que la heredabilidad media de familia (h_{2mp}), registró valores entre un 75% y 79%. La exactitud de los parámetros genéticos para los caracteres altura comercial, volumen comercial e índice fue superior al 60% en todos los casos. La riqueza genética entre individuos dentro de familias (CV = 31,6%), superó a la variación genética entre familias (CV = 15,8%). Mientras que entre procedencias no hubo variación genética significativa para ninguno de los parámetros analizados. La mayor ganancia genética esperada en volumen comercial por árbol (>50%) se

obtendría con el uso de la semilla procedente de los mejores veinte individuos del ranking genético, como también al utilizar la semilla de los mejores cuatro árboles dentro de las mejores cinco familias. El uso de semilla mejorada de almendro podría impactar en gran medida el cultivo de esta madera de alta densidad en el país.

INTRODUCCIÓN

La búsqueda de especies nativas con un adecuado potencial para la reforestación en tierras bajas muy húmedas del país dio inicio a finales de los años 80, donde, la OET fue pionera con las primeras experiencias en especies nativas (Butterfield y Espinoza, 1995). A inicios de los años 90 el proyecto COSEFORMA impulsa la incorporación de especies nativas por toda la zona norte del país, donde genera abundante investigación (Müller, 1993; Badilla, Murillo y Obando, 2002).

Se inicia el establecimiento de plantaciones de especies nativas, apoyadas con incentivos otorgados por el estado. En este proyecto se establecieron parcelas en más de 30 fincas diferentes con las especies pilón (*Hieronyma alchorneoides*), cebo (*Vochysia guatemalensis*), almendro (*Dipteryx panamensis*), botarrama (*Vochysia ferruginea*), fruta dorada (*Virola koschnii*), lagarto (*Zantoxylum mayanum*) y vainillo (*Stryphnodendron excelsum*), para un total de más de 100 parcelas permanentes (Badilla, Murillo y Obando, 2002).

En 1994 se establece el Laboratorio de Semillas Forestales en la sede regional del Instituto Tecnológico de Costa Rica (TEC), en Santa Clara, San Carlos, en un esfuerzo conjunto con la Agencia Alemana de Cooperación Técnica (GTZ). Desde este laboratorio se inicia la ubicación y recolección de semilla en árboles semilleros de numerosos árboles de cada una de las especies maderables nativas de interés (Badilla, Murillo y Obando, 2002). Nuevos estudios continuaron impulsando la reforestación con especies nativas que mostraron condiciones favorables de crecimiento (Montagnini, Piotto, y Ugalde, 2002). Sin embargo, señalan la importancia de realizar estudios específicos para mejorar técnicas silvícolas que deban aplicarse. Pedraza (2008) explicó la importancia de saber elegir las especies adecuadas, cómo plantarlas y manejarlas para obtener buenos resultados. Por tanto, aún es necesario continuar con investigaciones bien focalizadas para lograr un adecuado modelo de reforestación con estas especies, que permitan lograr mejores condiciones de productividad y calidad para el inversionista.

El mejoramiento genético en especies nativas podría sin duda impulsar la reforestación, ya que mejora las principales características cuantitativas y cualitativas de productividad y calidad de los árboles, reduce el turno de aprovechamiento final, disminuye los costos y repercute en una mejora de los procesos industriales (Marco, 2005). Por ello se considera al mejoramiento genético forestal como una herramienta operacional de uso corriente y esencial como parte de las prácticas silviculturales.

Los ensayos de procedencia-progenie son parte importante de una estrategia de mejoramiento genético. Estos ensayos combinan la evaluación del origen del material (procedencia como parcela mayor) con el desempeño de familias y sus progenies (como parcela menor). Como todo ensayo genético, uno de sus objetivos es el de determinar la adaptabilidad de los materiales en un ambiente determinado. La modalidad de ensayo procedencia-progenie, permite avanzar rápidamente en mejoramiento genético, ya que no solo determina los mejores orígenes, sino que simultáneamente permite seleccionar los mejores individuos dentro de las mejores procedencias (Landa, Mendizabal, Ramírez, y Méndez, 2002). Con un adecuado diseño espacial de estos ensayos, a partir del primer raleo se pueden convertir en un huerto semillero, que una vez que logre producir flores y frutos, se convertirá en una nueva fuente semillera de muy alta calidad genética (Badilla y Murillo, 1998).

El presente trabajo tiene como objetivo evaluar el comportamiento del ensayo de procedencia-progenie de *Dipteryx panamensis*, a los 48 meses de edad, establecido en San Carlos, Zona Norte de Costa Rica, donde se determinó el grado de control genético y el potencial de mejoramiento de la especie.

MATERIALES Y MÉTODOS

Descripción del sitio.

El trabajo se realizó en la sede regional del Instituto Tecnológico de Costa Rica en San Carlos (10°21'N y 84°30'W), que se localiza en la zona de vida Bosque Muy Húmedo Premontano transición a Basal (Holdridge, 1967). Esta localidad se caracteriza por una topografía moderadamente ondulada, pendientes entre 15-30%. La temperatura fluctúa entre 18-24°C. El promedio anual de precipitación es de 4000 mm, donde los meses de febrero, marzo y parte de abril registran un déficit hídrico apreciable. Los suelos son del orden Ultisoles, generalmente profundos, bien drenados y de color rojo con un alto contenido de materia orgánica, (Ortiz y Cordero, 2008).

Diseño Experimental.

El diseño experimental del ensayo genético fue el desarrollado por GENFORES (Murillo, Obando, Badilla y Araya, 2001; Murillo y Badilla 2004) que consiste en un diseño de Bloques Completos al Azar, con seis bloques. Dentro de cada bloque cada accesión está representada por seis plantas que son distribuidas aleatoriamente en tres parejas independientes y distantes entre sí (Figura 1). En total, cada familia estuvo representada por 36 progenies. Este diseño permite realizar un primer raleo en ensayos genéticos que requieran más tiempo en campo sin afectar su estructura genética. Después del primer raleo, el diseño permite su conversión en huerto semillero de progenie. En este experimento, los árboles fueron plantados con un distanciamiento de 3 x 3 m. Las tres procedencias evaluadas no se establecieron en forma separada dentro de cada bloque, sino que simplemente, cada familia fue evaluada como una accesión independiente.

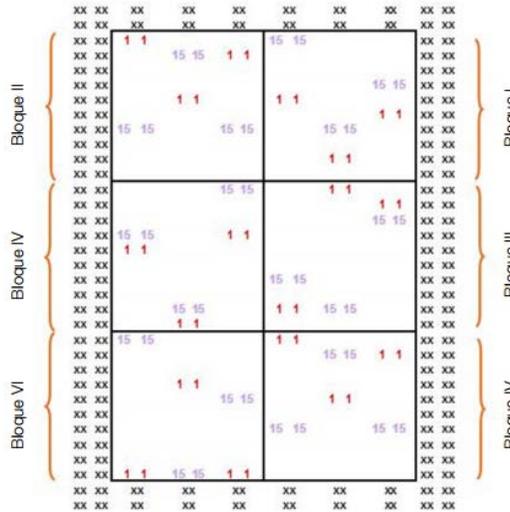


Figura 1. Distribución espacial de un ensayo genético utilizado en GENFORES (Murillo y Badilla 2004).

El sitio estuvo anteriormente bajo uso agrícola, que fue abandonado durante los últimos 15 años. El ensayo se estableció sin ninguna preparación ni enmienda al suelo. Se utilizaron progenies de 29 familias procedentes de tres poblaciones naturales de la zona norte del país: Puerto Viejo de Sarapiquí, Crucitas (Cutris, San Carlos) y Coopesanjuan (San Marcos, San Carlos), códigos PV = Sarapiquí, CSJ = Coopesanjuan y Numerales = Crucitas). Todas las familias fueron obtenidas de polinización abierta (medios hermanos), de árboles naturales localizados distantes entre sí por más de 300 – 500 m. El ensayo forma parte del programa de mejoramiento genético de especies nativas de la cooperativa internacional GENFORES.

Se evaluó los caracteres diámetro a 1,3 m (d en cm), altura comercial (medida con barra telescópica en m), presencia/ausencia de rama gruesa. Se definió como rama gruesa aquella cuyo diámetro supera en más de un 1/3 al fuste principal. Se calificó el estado fitosanitario en una escala de 1 a 3, donde “1” es un árbol sano y “3” para un árbol completamente enfermo y próximo a morir. La calidad de las primeras cuatro trozas se calificó en una escala de 1 a 4, que luego se convirtió a una escala de 0 a 100%, tal y como lo establece la metodología descrita por Murillo y Badilla (2004) y su modificación por Murillo et al (2012). La calidad del árbol se obtuvo posteriormente, con base en la calidad individual de

las primeras cuatro trozas (T1, T2, T3 y T4) de 2,5 m de longitud), donde Calidad del árbol se convirtió en una nueva variable compuesta y se obtiene como un promedio ponderado, $Calidad = T1*0,4 + T2*0,3 + T3*0,2 + T4*0,1$. Finalmente, se determinó el volumen comercial sin corteza por árbol, con base en una altura comercial hasta los 10 cm de diámetro o hasta una altura menor si se hubiera perdido la dominancia apical.

Se construyó un índice de selección, con el fin de integrar la calidad y el volumen comercial por árbol, tal y como se propone en el trabajo de Murillo et al (2012).

$$\text{Índice de selección} = \frac{0.6*VolCom - \bar{x}Vol}{\sigma vol} + \frac{0.4*Calidad - \bar{x}cal}{\sigma cal}.$$

Donde,

$\bar{x}vol$ = promedio del volumen comercial

$\bar{x}cal$ = promedio de la calidad

σvol = desviación estándar del volumen comercial

σcal = desviación estándar de la calidad

Análisis de Datos.

La base de datos obtenida se organizó en una hoja de EXCEL, para luego proceder con su análisis en el software SELEGEN versión 2010 (Resende, 2007). Este programa permite la obtención de parámetros genéticos y orientar en la selección genética. Los datos fueron analizados para cada carácter por separado y se generó un ranking genético para la variable volumen comercial. El análisis estadístico de los datos se basó en los procedimientos desarrollados y descritos por Resende (2007) incluidos en el software SELEGEN (versión 2007), que se fundamentan en los procedimientos de Máxima Verosimilitud Restringida (Restricted Maximum Likelihood, REML) y Mejor Predicción Linear No Sesgada (Best Linear Unbiased Prediction, BLUP).

El análisis de datos se desarrolló al nivel de comparación entre procedencias, así como al nivel de comparación entre familias dentro de procedencias. Para el análisis de procedencias se utilizó el modelo 24 de SELEGEN (análisis de

poblaciones sin estructura genética), mientras que las familias se evaluaron con el modelo 1 de SELEGEN, que es específico para una estructura de datos de familias de medios hermanos.

$$\text{Modelo 1: } y = Xr + Za + Wp + e \quad (1)$$

$$\text{Modelo 24: } y = Xr + Zg + Wp + e \quad (2)$$

Donde, “y” es el vector de datos (variable dependiente), “r” es el vector de los efectos de la repetición sumados a la media general, “a” es el vector de los efectos genéticos aditivos individuales, “g” es el vector de los efectos genéticos de poblaciones, “p” es el vector de los efectos de la parcela, “e” es el vector de errores residuales. Las letras mayúsculas representan las matrices de incidencia para los efectos referidos (Resende, 2006).

La ganancia genética fue estimada a partir de la función,

$$GG = S * h^2_{mf}$$

Donde,

S = diferencial de selección entre familias

$$h^2_{mf} = \text{heredabilidad familiar} = \sigma^2_f / \left(\frac{\sigma^2_w}{nb} + \frac{\sigma^2_{bf}}{b} + \sigma^2_f \right)$$

σ^2_f = componente de varianza fenotípica total

σ^2_w = componente de varianza del error

σ^2_{Bf} = componente de varianza de la interacción bloque x familia

b = número de bloques

n = número de plantas dentro de la parcela (familia dentro de bloque)

La ganancia genética estimada para utilizar la semilla de los mejores individuos dentro de las mejores familias, se basó en la misma función ahora expandida como sigue:

GG entre familias + GG dentro de mejores familias

$$GG = S * h^2_{mf} + GG = S_{df} * h^2_{df} \text{ (df = dentro de familia)}$$

Donde,

S_{df} = diferencial de selección dentro de familias

h^2_{df} = heredabilidad dentro de familias $\frac{0,75Va}{Va+Ve}$

Va = varianza genética aditiva

Ve = varianza del error.

RESULTADOS

En el cuadro 1 se muestran los valores estimados de los parámetros genéticos poblacionales obtenidos para cada una de los caracteres evaluados, que mostraron valores de heredabilidad individual (h^2_a), entre 31% y 36% en todos los caracteres cuantitativos; mientras que con la Calidad se determinó un valor de heredabilidad individual de un 0,3% o prácticamente ningún control genético para este caracter. En cuanto a la heredabilidad media de la familia o heredabilidad familiar (h^2_{mp}), se registraron valores altos, que oscilaron entre un 75% y un 79%; sin embargo, la calidad mostró de nuevo el menor valor con menos de un 19%.

En relación con el parámetro exactitud (Acprog) la calidad fue el caracter que registró el menor valor con tan solo un 43%, mientras que el volumen comercial y el diámetro obtuvieron valores de exactitud de un 89%, que garantiza la robustez de sus valores.

El coeficiente de variación genética individual (CVgi%) y el coeficiente de variación genético familiar (CVgp%) mostraron los valores más altos para el volumen comercial. Puede observarse que en todos los caracteres se manifiesta una mayor variación genética entre individuos dentro de familias (CVgi%), que entre familias (CVgp%).

Finalmente, los valores de calidad media de la población de árboles del ensayo es muy buena, con un registro promedio de un 95,73%.

Cuadro 1. Parámetros genéticos de veintinueve familias (progenies) de *Dipteryx panamensis* a los 48 meses de edad en San Carlos, Zona Norte, Costa Rica, 2014.

	DAP (cm)	hcom (m)	Calidad Base 100	Vol Com (m ³)	Índice de Selección
Va	1,46	1,03	2,32	0,0001	0,22
Vparc	0,04	0,08	3,86	0,0001	0,02
Ve	2,59	2,21	77,08	0,0001	0,39
Vf	4,09	3,32	83,28	0,0002	0,63
h ² a	0,35+-0,14	0,31+-0,13	0,03+-0,04	0,36+-0,15	0,36+-0,14
h ² mp	0,79	0,75	0,19	0,78	0,78
Exactitud	0,89	0,87	0,43	0,89	0,88
h ² ad	0,30	0,26	0,02	0,30	0,30
CVgi%	12,72	18,51	1,60	31,60	9,50
CVgp%	6,35	9,26	0,80	15,80	4,75
Cve%	7,93	12,96	4,06	19,36	6,10
CVr	0,80	0,71	0,20	0,82	0,78
PEV	0,07	0,06	0,47	0,0001	0,01
SEP	0,27	0,25	0,69	0,002	0,11
Media General	9,52	5,48	95,73	0,027	5,00

Dap= Diámetro a 1,3 m. **hcom=** Altura comercial del árbol. **Cal 100=**Calidad del árbol de 1 a 100. **VolCom=**Volumen Comercial. **Va=** varianza genética aditiva. **Vparc=** varianza ambiental entre parcelas (familias dentro de bloques). **Ve=** varianza residual o no explicada por el modelo. **Vf=** Va (Vg) + Vparc + Ve: varianza fenotípica total. **h²a=** heredabilidad individual en sentido estricto, es decir, de los efectos aditivos. **h²mp=** heredabilidad media de la población asumiendo sobrevivencia completa. Heredabilidad aditiva $h^{2ad} = \frac{0,75Va}{0,75Va+Ve} = 0$

también, heredabilidad dentro de familias (“withinfamily”). **Exactitud:** $\sqrt{h^2mf}$ = exactitud de selección de progenes, asumiendo sobrevivencia completa. **CVgi%=** $\left(\frac{\sqrt{Va}}{MediaGeneral}\right) * 100$ = coeficiente de variación genética aditiva individual.

CVgf%= $\left(\frac{\sqrt{\frac{Va}{6}}}{MediaGeneral}\right) * 100$ = coeficiente de variación genotípica entre familias.

CVe%= $\left(\frac{\left(\sqrt{\frac{0,75Va+Ve}{6}} + Vparc\right)}{MediaGeneral}\right) * 100$ = coeficiente de variación experimental.

CVr= $\frac{CVgi\%}{CVe\%}$ = coeficiente de variación relativa. **PEV=** varianza del error de predicción de valores genotípicos, asumiendo que no hay mortalidad. **SEP=** desviación estándar del valor genotípico predicho de progenie, asumiendo sobrevivencia completa.

En el cuadro 2 se muestran los parámetros genéticos de las tres procedencias investigadas. Los valores de heredabilidad individual de la procedencia fueron sumamente bajos para todos los caracteres evaluados. Sin embargo, la heredabilidad media de la procedencia (h^2mp) para los tres caracteres cuantitativos fue alto y superior a la del caracter calidad. Para la altura comercial fue de un 57% y para el volumen comercial un 51% mientras que para calidad fue de un 19%. Con relación a la exactitud los caracteres altura comercial, volumen comercial e índice están por encima del 60%. Vale la pena resaltar que la variable calidad para la exactitud registró un valor de 44%. De manera general, los valores de heredabilidad en todos los caracteres investigados fue inferior al nivel de procedencia, con relación al nivel de familias dentro de procedencias.

Cuadro 2. Parámetros genéticos de tres procedencias de *Dipteryx panamensis* a los 48 meses de edad en San Carlos, Zona Norte, Costa Rica, 2014.

	DAP (cm)	hcom (m)	Calidad Base 100	Vol Com (m ³)	Índice de Selección
Vg	0,002	0,02	0,05	0,0001	0,001
Vparc	0,007	0,05	0,12	0,0001	0,0026
Ve	3,82	3,18	87,81	0,0002	0,63
Vf	3,83	3,25	87,98	0,0002	0,63
h ² g	0,0007+- 0,003	0,006 +- 0,009	0,001 +- 0,003	0,003+- 0,008	0,001 +- 0,005
h ² mp	0,24	0,57	0,19	0,51	0,37
Exactitud	0,49	0,76	0,44	0,71	0,61
Media general	9,60	5,48	95,69	0,03	5,01

Vg=Varianza genética entre las poblaciones. **Vparc**= Varianza ambiental entre parcelas (familias dentro de bloques). **Ve**= Varianza residual o no explicada por el modelo. **Vf**= Varianza fenotípica total [Va (Vg) + Vparc + Ve]. **h²g**= Efectos genotípicos totales de población. **h²mp**= Heredabilidad media de la población asumiendo sobrevivencia completa. **Acprog**= Exactitud.

En la figura 2 se muestra el ranking genético del volumen comercial para las 29 familias del ensayo. Se observa que la familia PV3 fue la que se ubicó en la primera posición, mientras que 12 familias del total, se posicionaron por encima del promedio del conjunto del ensayo. Hubo 17 familias que se ubicaron por debajo del promedio poblacional, donde se concentran mayoritariamente las familias pertenecientes a la procedencia Crucitas de San Marcos, San Carlos.

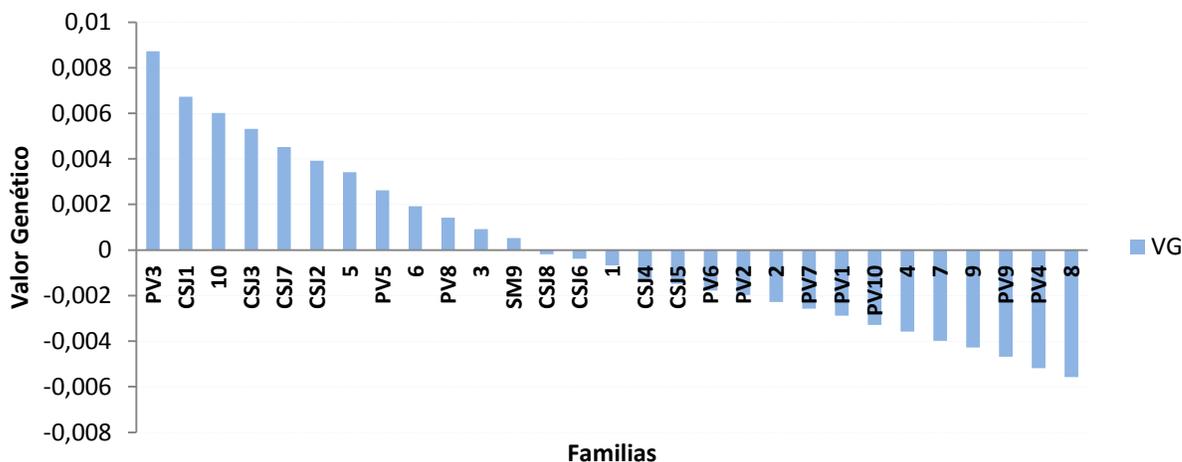


Figura 2. Distribución del Valor Genético del volumen comercial de veintinueve familias de *Dipteryx panamensis* a los 48 meses de edad en San Carlos, Zona Norte, Costa Rica, 2014.

En el cuadro 3 se presenta un análisis por procedencia, sin distinción de la estructura familiar, donde se observa que las tres procedencias son muy similares entre sí con relación al carácter volumen comercial. Las procedencias Coopesanjuan y Sarapiquí no registran diferencias significativas, mientras que Crucitas se ubica en el tercer puesto pero con muy poca diferencia.

Cuadro 3. Ranking genético del volumen comercial de las tres procedencias de *Dipteryx panamensis* a los 48 meses de edad en San Carlos, Zona Norte, 2014.

Orden	Procedencia	Valor Genético (u+g)
1	Coopesanjuan (San Marcos, San Carlos)	0,0272
2	Puerto Viejo, Sarapiquí	0,0272
3	Crucitas (Cutris, San Carlos)	0,0268

DISCUSIÓN

Análisis de familias o progenies

Los parámetros genéticos de las veintinueve familias se muestran en el cuadro 1, donde las heredabilidades obtenidas registraron valores altos. Estos resultados

indican que hay una alta variación genética en la población de mejoramiento. El diámetro y el volumen comercial fueron los caracteres que presentaron valores más altos de heredabilidad individual (h^2_a , 35% y 36% respectivamente), a pesar de que el ensayo tiene solamente 48 meses de edad. Estos valores indican una alta diferenciación genética entre las mejores y peores familias de la población en relación con estos caracteres. Valores de heredabilidad tan altos auguran buenos resultados en mejoramiento genético para esta especie en cuanto al volumen comercial. El carácter calidad por el contrario, registró valores sumamente bajos en heredabilidad y en su coeficiente de variación genética (CVgi%). De manera general, los árboles de almendro exhiben torceduras leves y pobre rectitud en casi todos los individuos de la población. Esto podría explicar que no se hayan registrado diferencias importantes entre familias o procedencias en cuanto a la calidad del fuste.

La heredabilidad media familiar (h^2_{mp}), es otro parámetro de suma importancia para el análisis de progenies. El volumen comercial y el índice de selección registraron valores sumamente altos (superiores a un 78%), así también el diámetro y la altura comercial (79% y 75% respectivamente, Cuadro 1). En el trabajo de Pavlotzky y Murillo (2012) con *Acacia mangium* de menos de 4 años de edad en la zona norte de Costa Rica, se reportó también valores altos de heredabilidad individual para el DAP y el volumen comercial. En relación con la exactitud los resultados registrados al nivel de familias fueron sumamente altos, con valores superiores al 87% en todos los caracteres, con excepción de la calidad (Cuadro 1). El volumen comercial que es la variable de mayor importancia económica, presentó el mayor valor de exactitud con un 89%. La exactitud es un parámetro poblacional que indica la calidad y veracidad de los datos y del ensayo genético. Valores de exactitud tan altos, que superan un 60-70%, deben ser considerados como muy buenos y por tanto, aseguran la consistencia del ensayo y del potencial de mejoramiento genético.

Con relación a la variabilidad genética entre individuos y entre familias (CVgi% y CVgp%), se observa que hay una amplia riqueza genética en la población, con valores que superan el 5%. El cociente entre el total de la variación genética y la

variación ambiental ($CV_r = CV_{gi}\%/CV_e\%$) refleja claramente la predominancia de la riqueza genética en la población para todos los caracteres investigados, con excepción de la variable calidad ($CV_r = 20\%$). Estos resultados son concordantes con los obtenidos en los valores de las heredabilidades individual (h^2_a) y heredabilidad media de la progenie o familia (h^2_{mp}). El carácter volumen comercial presentó un $CV_{gi}\%$ de un 31,6% y un $CV_{gp}\%$ de 15,8% que fueron los valores más altos y apoyan la decisión de utilizarlo como carácter a mejorar y establecer el ranking genético. Además, el volumen comercial es sin duda, la variable de mayor importancia económica. Es importante señalar la gran riqueza genética dentro de las familias, que supera la riqueza genética entre familias ($CV_{gi}\%$ vs $CV_{gp}\%$). Estos resultados pueden considerarse esperados, dado que cada familia consiste en el conjunto de semillas de polinización abierta colectada en estado natural en los individuos de las tres poblaciones investigadas. Puede deducirse entonces, que la población de familias que componen el ensayo es sumamente rica genéticamente y ofrece una buena oportunidad de mejoramiento y conservación genética para esta especie.

Análisis de procedencias

Los valores de heredabilidad a nivel individual (h^2_a o al nivel de la procedencia (h^2_g) muestran que no hay diferencias significativas entre las tres poblaciones investigadas, para ninguno de los caracteres analizados (Cuadro 2). El valor de heredabilidad media de la procedencia (h^2_{mp}) registra en forma consistente, registros relativamente bajos (oscilan entre 19% a 57%). Estos resultados demuestran que la mayor riqueza genética se encuentra al nivel de familias dentro de procedencias y por tanto, los esfuerzos de mejoramiento genético deben concentrarse en aumentar el número de familias al programa.

Es importante mencionar que el carácter calidad obtuvo también el valor menor de heredabilidad media de procedencia ($h^2_{mp} = 19\%$), que son concordantes con los registros al nivel de familias.

La altura es el carácter que registró el mayor valor de exactitud, con un 76%, seguido del volumen comercial con un 71%. Ambos resultados deben ser

considerados como sumamente altos y que indican una alta confiabilidad en los valores registrados. Mientras que las variables calidad y DAP registraron valores por debajo del 50% para este parámetro. Estos resultados confirman la importancia de concentrar los análisis en el carácter volumen comercial, para efectos de selección y ranking de familias/procedencias.

El ranking a nivel de procedencias obtenido para *Dipterix panamensis* (cuadro 3), muestra en forma consistente con lo analizado, que no hay diferencias significativas entre procedencias para ninguno de los cinco caracteres analizados. Los resultados confirman que la mayor variabilidad genética se localiza entre individuos dentro de cada procedencia y, muy poca variabilidad genética existe entre las tres poblaciones investigadas. En el ranking genético del volumen comercial al nivel de familias (Figura 2), como es esperado, se puede observar que no hay predominancia de familias pertenecientes a una sola procedencia en las mejores posiciones.

Potencial de ganancia genética

Dado que del análisis entre procedencias no se han registrado mayores diferencias a esta edad en los caracteres de importancia económica, se podría asumir la utilización de la totalidad de las familias como una sola población. Si se utiliza la semilla de las mejores 12 familias del ranking genético (todas por encima del valor promedio), se obtendría en promedio un volumen comercial de 0,0344 m³/árbol a los 4 años de edad, mientras que el promedio poblacional sería de 0,0268 m³/árbol. Lo cual significa que si se utilizara su semilla para plantar, se esperaría una ganancia genética de:

$$GG = S * h^2mf$$

Donde,

S = diferencial de selección

h^2mf = heredabilidad familiar

Que en este caso sería:

$$GG = (0,0344-0,0268)*0,806 = 0,0061 \text{ m}^3/\text{árbol} = 22,75\%$$

De esta manera, si se asume la posible utilización comercial (semilla) de las mejores 12 familias del ranking, el volumen comercial resultante podría registrar una ganancia genética de un 22,75% por árbol.

Otra opción de selección sería la de coleccionar la semilla de los mejores 20 individuos del ranking genético, sin importar a cuál familia pertenecen. En este caso se obtendría un volumen comercial adicional de $0,0137 \text{ m}^3/\text{árbol}$, que corresponde a una ganancia genética de $GG = 100 * (0,0137 \text{ m}^3/0,0268\text{m}^3) = 51,1\%$. Sin embargo, sería importante revisar si se podría aumentar la ganancia genética al utilizar la estructura genética de familias de la población. En este caso sería que se coleccionara semilla exclusivamente de los mejores 4 árboles de las mejores 5 familias del ranking genético de todo el ensayo. Esto significa una base genética más estrecha, una diversidad genética menor, pero una intensidad de selección "*I*" mayor, con la esperanza de que se obtendría una mayor ganancia genética en volumen comercial por árbol y un mayor impacto en las plantaciones comerciales. En este caso se tendría una GG producto de la selección de las mejores 5 familias y, una ganancia genética adicional producto de la selección de los mejores 4 individuos dentro de esas mejores 5 familias. La expresión de ganancia genética sería entonces:

$$GG \text{ TOP 5 familias} = (0,0344-0,0268)*0,806 = 0,0061 \text{ m}^3/\text{árbol} = 22,8\%$$

GG al seleccionar los mejores 4 individuos dentro de las mejores 5 familias

$$GG_{DF} = S_{df} * h^2_{df} \text{ (df = dentro de familia)}$$

$$GG_{DF} = 0,0231*0,314 = 0,007 \text{ m}^3/\text{árbol} = 27\%$$

Por tanto tendríamos entonces una ganancia genética estimada de $22,8\% + 27\% = 49,85\%$ en volumen comercial por árbol si utilizamos la semilla de los mejores 4 árboles de las mejores 5 familias de la población. Este valor de GG es prácticamente el mismo que si se utilizaran la semilla de los mejores 20 árboles, sin importar a la familia que pertenecen.

Finalmente, la diversidad genética esperada si utilizamos la estructura familiar se puede estimar a partir del número efectivo de familias (N_{ef}) presentes en futuras

plantaciones. Dado que se toman los mejores 4 individuos dentro de cada una de las mejores 5 familias, el $N_e =$

$$N_e = \frac{4N_f \bar{k}_f}{\bar{k}_f + 3 + (\sigma_{k_f}^2 / \bar{k}_f)}$$

Donde,

$$\bar{k}_f = \text{número de individuos seleccionados por familia.} = \bar{k}_f = N/N_f = 20/4 = 5,0$$

$\sigma_{k_f}^2 =$ varianza del número de individuos seleccionados por familia.

$$\sigma_{k_f}^2 = \left[\sum k_f^2 - \frac{(\sum k_f)^2}{N_f} \right] / (N_f - 1) = [80 - 20^2/5] / 4 = 0,0$$

De esta forma:

$$N_e = \frac{4N_f \bar{k}_f}{\bar{k}_f + 3 + (\sigma_{k_f}^2 / \bar{k}_f)} \quad N_e = \frac{4 * 5 * 5}{5 + 3 + 0} = 12,5$$

Podemos observar entonces que, a pesar de haber seleccionado 20 individuos, su parentesco reduce la diversidad genética de esta población hasta el equivalente de poco menos de 13 individuos.

CONCLUSIONES

En términos generales las mejores cinco familias en volumen comercial fueron la PV3, CSJ1, 10, CSJ3 y CSJ2.

Los valores de heredabilidad fueron altos para todos los caracteres cuantitativos a los 48 meses de edad, lo cual es un reflejo de una buena población de mejoramiento genético con un amplio potencial de ganancia genética a futuro.

El programa de mejoramiento genético debe basarse en el carácter volumen comercial, dado que fue el que registró el mayor control genético (heredabilidad), mayor variabilidad genética (CV_{gi}%) y mayor importancia económica.

Los resultados confirman que la mayor variabilidad genética se localiza entre individuos dentro de cada procedencia y, muy poca variabilidad genética existe entre las tres poblaciones investigadas.

La ganancia genética esperada en volumen comercial, si se utilizara la semilla proveniente de las mejores 12 familias, sería de un 22,75%. Sin embargo, una mejor opción sería coleccionar la semilla de los mejores 20 individuos (progenies) sin importar la familia a la que pertenecen. Esto resultaría en una ganancia genética en volumen comercial de un 51,1%. Este valor es sumamente alto y promisorio para futuras plantaciones de almendro basado en la semilla de este ensayo.

RECOMENDACIONES

Se recomienda continuar con las mediciones de este ensayo, con el fin de verificar si ocurren cambios en el ranking genético del volumen en años venideros. En especial dado que el ensayo recibió su primer raleo silvicultural de un 50%, que podría causar algún efecto en el crecimiento volumétrico de los individuos remanentes.

Es recomendable continuar con las podas del ensayo para disminuir posibles efectos de las ramas gruesas en aquellos individuos que las manifiesten.

Sería de sumo valor intentar clonar los mejores dos individuos de cada familia, con el fin de fomentar un programa de plantaciones clonales con la especie.

Sería de gran valor a futuro para el desarrollo de la especie, continuar con la colecta de semilla de nuevas procedencias y establecer nuevos ensayos, con los cuales se pueda aumentar la base genética de selección.

Capítulo II. Evaluación de un ensayo de procedencia-progenie de almendro (*Dipteryx panamensis*), a los 46 meses de edad, en península de Osa, Zona Sur de Costa Rica.

RESUMEN

El *Dipteryx panamensis* se empezó a utilizar para la reforestación a finales de los años 80 en la Zona Norte del país, mientras que la especie fue introducida en la Zona Sur de Costa Rica hasta años recientes. El presente estudio tiene como objetivo evaluar el comportamiento del ensayo de procedencia-progenie de *Dipteryx panamensis*, a los 46 meses de edad, establecido en Puerto Jiménez, Zona Sur de Costa Rica. Se utilizó el diseño experimental GENFORES, basado en un diseño de Bloques Completos al Azar con seis bloques y la parcela integrada por seis plantas distribuidas aleatoriamente en tres parejas dentro del bloque. Se evaluó 20 familias procedentes de tres poblaciones naturales de la zona norte de Costa Rica, Puerto Viejo de Sarapiquí, Crucitas (Cutris, San Carlos) y Coopesanjuan (San Marcos, San Carlos). Dentro de cada bloque se distribuyó aleatoriamente y en forma separada, tres parejas de medios hermanos de cada familia. La heredabilidad individual presentó valores muy bajos que oscilaron entre 5% y 17%, mientras que la heredabilidad media de familia (h_{2mp}), registró valores entre un 25% a un 50% para los caracteres cuantitativos. La exactitud de los parámetros genéticos para los caracteres altura comercial, volumen comercial e índice fue superior al 50% en todos los casos. La riqueza genética entre individuos dentro de familias ($CV = 26,5\%$) fue superior a la variación entre familias ($CV = 13,2\%$). Mientras que entre procedencias no hubo variación genética significativa para ninguno de los parámetros analizados. La mayor ganancia genética esperada en volumen comercial por árbol (39,5%), se obtendría con el uso de la semilla procedente de los mejores cuatro árboles dentro de las mejores cinco familias del ranking genético. El uso de semilla mejorada resultaría en un gran impulso al cultivo del almendro el país.

INTRODUCCIÓN

El *Dipteryx panamensis*, es una especie que se empezó a usar a partir de la búsqueda de especies nativas con un adecuado potencial para la reforestación, esto dio inicio a finales de los años 80, donde, la OET fue pionera con las primeras experiencias en especies nativas (Badilla, Murillo y Obando, 2002). Fue hasta inicios de los años 90 cuando la idea es retomada por el proyecto COSEFORMA y 20 años después se expande para la Zona Sur de Costa Rica en conjunto con la empresa Genética Forestal (GENFORES) y la Universidad Nacional de Costa Rica (UNA).

La etapa inicial de un programa de mejoramiento genético es la definición de germoplasma a ser utilizado y posteriormente trabajar en la escogencia y métodos alternativos de selección que promueva de forma eficiente y rápida algún grado de mejoramiento genético (Pires et al, 2011). Al mejoramiento le interesa particularmente establecer ensayos, no viveros en campo; con el fin de evaluar y seleccionar las progenies/procedencias potenciales teniendo en cuenta la variación genética entre y dentro de procedencias (Resende et al, 2010).

Los ensayos de procedencia/progenie consisten en probar la adaptabilidad que presenta una especie exótica o nativa, o una procedencia en un lugar determinado e incluso su progenie para detectar aquella que sea la más productiva en la región y recomendarla para reforestación (Zobel y Talbert 1984). Para esto se utilizan técnicas como: selección, cruzamiento y pruebas de descendencia en los árboles.

Para el 2002 da inicio el uso de técnicas de mejoramiento genético forestal, la elaboración ensayos de procedencias y de progenies, con el fin de establecer una colección genética y su posterior creación en huerto semillero, esto con el objetivo de buscar, identificar y obtener un material genético de alta calidad, y el establecimiento de plantaciones con semilla mejorada. Además se trabajó en la selección y reproducción de árboles plus, este es un árbol de alto rendimiento, es el inicio y la base fundamental de un programa de mejoramiento genético forestal.

El presente trabajo tiene como objetivo evaluar el comportamiento del ensayo de procedencia-progenie de *Dipteryx panamensis*, a los 46 meses de edad, establecido en Puerto Jiménez, Zona Sur de Costa Rica, donde se determinará el grado de control genético y el potencial de mejoramiento de la especie.

MATERIALES Y MÉTODOS

Descripción del sitio.

El ensayo se estableció en la propiedad del señor Eladio Barrozo, ubicada en Puerto Escondido de la Palma de Puerto Jiménez (8°38'N y 83°27'W), Pacífico sur de Costa Rica. El ensayo fue establecido por la Instituto Nacional de Investigaciones y Servicios Forestales de la Universidad Nacional de Costa Rica. La zona de vida se clasifica como Pluvial, (Holdridge, 1967; Bolaños, Watson y Tosi, 2005). El promedio anual de precipitación es de 4500 mm. La temperatura fluctúa entre los 18-24 °C. Los suelos en el área de estudio presentan una alta saturación de bases y predomina una pendiente de 0-2%. De acuerdo con la taxonomía de suelos de la United States Department of Agriculture (USDA), los suelos corresponden con el orden Inceptisoles (Soil Survey Staff, 2007).

Diseño Experimental.

El diseño experimental del ensayo genético fue el desarrollado por GENFORES (Murillo, Obando, Badilla y Araya, 2001; Murillo y Badilla 2004) que consiste en un diseño de Bloques Completos al Azar, con seis bloques. Dentro de cada bloque cada accesión está representada por seis plantas que son distribuidas aleatoriamente en tres parejas independientes y distantes entre sí (Figura 3). En total, cada familia estuvo representada por 36 progenies. Este diseño permite realizar un primer raleo en ensayos genéticos que requieran más tiempo en campo sin afectar su estructura genética. Después del primer raleo, el diseño permite su conversión en huerto semillero de progenie. En este experimento, los árboles fueron plantados con un distanciamiento de 3 x 3 m. Las tres procedencias evaluadas no se establecieron en forma separada dentro de cada bloque, sino que simplemente, cada familia fue evaluada como una accesión independiente.

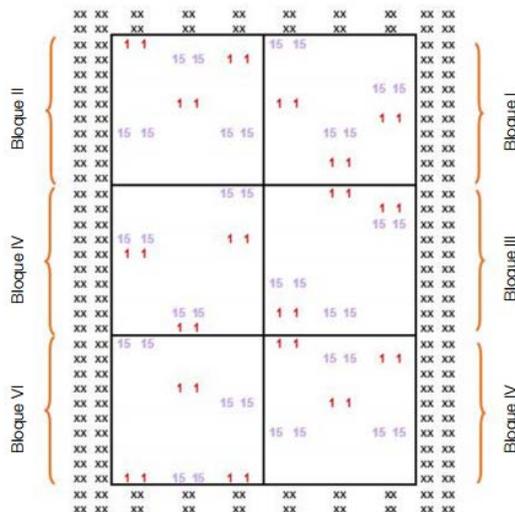


Figura 3. Distribución espacial de un ensayo genético utilizado en GENFORES (Murillo y Badilla 2004).

El sitio estuvo anteriormente bajo uso agrícola, que fue abandonado durante los últimos años. El ensayo se estableció sin ninguna preparación ni enmienda al suelo. Se utilizaron progenies de 20 familias procedentes de tres poblaciones naturales de la zona norte del país: Puerto Viejo de Sarapiquí, Crucitas (Cutris, San Carlos) y Coopesanjuan (San Marcos, San Carlos), códigos PV = Sarapiquí, CSJ = Coopesanjuan y Numerales = Crucitas). Todas las familias fueron obtenidas de polinización abierta (medios hermanos), de árboles naturales localizados distantes entre sí por más de 300 – 500 m. El ensayo forma parte del programa de mejoramiento genético de especies nativas de la cooperativa internacional GENFORES.

Se evaluó los caracteres diámetro a 1,3 m (d en cm), altura comercial (medida con barra telescópica en m), presencia/ausencia de rama gruesa. Se definió como rama gruesa aquella cuyo diámetro supera en más de un 1/3 al fuste principal. Se calificó el estado fitosanitario en una escala de 1 a 3, donde “1” es un árbol sano y “3” para un árbol completamente enfermo y próximo a morir. La calidad de las primeras cuatro trozas se calificó en una escala de 1 a 4, que luego se convirtió a una escala de 0 a 100%, tal y como lo establece la metodología descrita por Murillo y Badilla (2004) y su modificación por Murillo et al (2012). La calidad del árbol se obtuvo posteriormente, con base en la calidad individual de

las primeras cuatro trozas (T1, T2, T3 y T4) de 2,5 m de longitud), donde Calidad del árbol se convirtió en una nueva variable compuesta y se obtiene como un promedio ponderado, $Calidad = T1*0,4 + T2*0,3 + T3*0,2 + T4*0,1$. Finalmente, se determinó el volumen comercial sin corteza por árbol, con base en una altura comercial hasta los 10 cm de diámetro o hasta una altura menor si se hubiera perdido la dominancia apical.

Se construyó un índice de selección, con el fin de integrar la calidad y el volumen comercial por árbol, tal y como se propone en el trabajo de Murillo et al (2012).

$$\text{Índice de selección} = \frac{0.6*VolCom - \bar{x}Vol}{\sigma vol} + \frac{0.4*Calidad - \bar{x}cal}{\sigma cal}.$$

Donde,

$\bar{x}vol$ = promedio del volumen comercial

$\bar{x}cal$ = promedio de la calidad

σvol = desviación estándar del volumen comercial

σcal = desviación estándar de la calidad

Análisis de Datos.

La base de datos obtenida se organizó en una hoja de EXCEL, para luego proceder con su análisis en el software SELEGEN versión 2010 (Resende, 2007). Este programa permite la obtención de parámetros genéticos y orientar en la selección genética. Los datos fueron analizados para cada carácter por separado y se generó un ranking genético para la variable volumen comercial. El análisis estadístico de los datos se basó en los procedimientos desarrollados y descritos por Resende (2007) incluidos en el software SELEGEN (versión, 2007), que se fundamentan en los procedimientos de Máxima Verosimilitud Restringida (Restricted Maximum Likelihood, REML) y Mejor Predicción Linear No Sesgada (Best Linear Unbiased Prediction, BLUP).

El análisis de datos se desarrolló al nivel de comparación entre procedencias, así como al nivel de comparación entre familias dentro de procedencias. Para el análisis de procedencias se utilizó el modelo 24 de SELEGEN (análisis de poblaciones sin estructura genética), mientras que las familias se evaluaron con

el modelo 1 de SELEGEN, que es específico para una estructura de datos de familias de medios hermanos.

$$\text{Modelo 1: } y = Xr + Za + Wp + e \quad (3)$$

$$\text{Modelo 24: } y = Xr + Zg + Wp + e \quad (4)$$

Donde, “y” es el vector de datos (variable dependiente), “r” es el vector de los efectos de la repetición sumados a la media general, “a” es el vector de los efectos genéticos aditivos individuales, “g” es el vector de los efectos genéticos de poblaciones, “p” es el vector de los efectos de la parcela, “e” es el vector de errores residuales. Las letras mayúsculas representan las matrices de incidencia para los efectos referidos (Resende, 2006).

La ganancia genética fue estimada a partir de la función,

$$GG = S * h^2mf$$

Donde,

S = diferencial de selección entre familias

$$h^2mf = \text{heredabilidad familiar} = \sigma_f^2 / \left(\frac{\sigma_w^2}{nb} + \frac{\sigma_{bf}^2}{b} + \sigma_f^2 \right)$$

σ_f^2 = componente de varianza fenotípica total

σ_w^2 = componente de varianza del error

σ_{Bf}^2 = componente de varianza de la interacción bloque x familia

b = número de bloques

n = número de plantas dentro de la parcela (familia dentro de bloque)

La ganancia genética estimada para utilizar la semilla de los mejores individuos dentro de las mejores familias, se basó en la misma función ahora expandida como sigue:

GG entre familias + GG dentro de mejores familias

$$GG = S * h^2mf + GG = S_{df} * h^2_{df} \text{ (df = dentro de familia)}$$

Donde,

S_{df} = diferencial de selección dentro de familias

$$h_{df}^2 = \text{heredabilidad dentro de familias} \frac{0,75Va}{Va+Ve}$$

Va = varianza genética aditiva

Ve = varianza del error.

RESULTADOS

En el cuadro 4 se muestran los valores estimados de los parámetros genéticos poblacionales obtenidos para cada una de los caracteres evaluados.

Las variables evaluadas presentaron valores de heredabilidad individual (h^2a), que oscilaron entre un 2% y un 17%, donde la calidad fue el valor más bajo. La heredabilidad media de la familia (h^2mp) presentó valores más altos, que oscilaron entre un 1% y 50%, donde de nuevo el carácter calidad registró el valor más bajo con apenas un 1%.

En relación con el parámetro de la exactitud (Acprog) la calidad es el caracter con el menor registro con tan solo un 11%. Todos los caracteres cuantitativos registraron valores altamente confiables que superaron el 58% respectivamente. El Coeficiente de Variación genética individual (CVgi%) y el Coeficiente de Variación genético de familia (CVgp%) mostraron ambos parámetros valores altos, donde el mayor valor lo presentó el volumen comercial. Finalmente debe destacarse, que el valor promedio general de calidad presentó valores altos con un 96,30% en una escala de 100%.

Cuadro 4. Parámetros genéticos de veinte familias (progenies) de *Dipteryx panamensis* a los 46 meses de edad en Osa, Zona Sur, Costa Rica.

	DAP (cm)	hcom (m)	Calidad Base 100	Vol Com (m3)	Índice de Selección
Va	0,24	0,37	0,09	0,0001	0,03
Vparc	0,36	0,50	2,57	0,0001	0,07
Ve	4,20	3,33	46,30	0,0002	0,36
Vf	4,81	4,19	48,95	0,0002	0,46
h ² a	0,05+-0,05	0,09+-0,07	0,002+-0,001	0,17+-0,09	0,06+-0,06
h ² mp	0,25	0,33	0,01	0,50	0,24
Acprog	0,50	0,58	0,11	0,71	0,49
h ² ad	0,04	0,08	0,00	0,15	0,06
CVgi%	5,82	11,26	0,31	26,48	3,44
CVgp%	2,91	5,63	0,15	13,24	1,72
Cve%	12,45	19,52	3,33	32,14	7,44
CVr	0,23	0,29	0,05	0,41	0,23
PEV	0,05	0,06	0,02	0,0001	0,01
SEP	0,21	0,25	0,15	0,002	0,07
Media General	8,40	5,37	96,30	0,02	4,95

Dap= Diámetro a 1,3 m. **hcom**= Altura comercial del árbol. **Cal 100**=Calidad del árbol de 1 a 100. **VolCom**=Volumen Comercial. **Índice de selección** = $\frac{0.6*VolCom-\bar{x}}{\sigma} + \frac{0.4*Calidad-\bar{x}}{\sigma}$. **Va**= varianza genética aditiva. **Vparc**= varianza ambiental entre parcelas (familias dentro de bloques). **Ve**= varianza residual o no explicada por el modelo. **Vf**= Va (Vg) + Vparc + Ve: varianza fenotípica total. **h²a**= heredabilidad individual en sentido estricto, es decir, de los efectos aditivos. **h²mp**= heredabilidad media de la población asumiendo sobrevivencia completa. Heredabilidad aditiva **h²ad**= $\frac{0,75Va}{0,75Va+Ve}$ = o también, heredabilidad dentro de familias (“within family”). **Exactitud**: $\sqrt{h^2mf}$ = exactitud de selección de progenies,

asumiendo sobrevivencia completa. $CVgi\% = \left(\frac{\sqrt{Va}}{MediaGeneral} \right) * 100 =$ coeficiente de

variación genética aditiva individual. $CVgf\% = \left(\frac{\sqrt{\frac{Va}{6}}}{MediaGeneral} \right) * 100 =$ coeficiente de

variación genotípica entre familias. $CVe\% = \left(\frac{\left(\sqrt{\frac{0,75Va+Ve}{6} + Vparc} \right)}{MediaGeneral} \right) * 100 =$ coeficiente

de variación experimental. $CVr = \frac{CVgi\%}{CVe\%} =$ coeficiente de variación relativa. **PEV=**

varianza del error de predicción de valores genotípicos, no asumiendo mortalidad.

SEP= desviación estándar del valor genotípico predicho de progenie, asumiendo sobrevivencia completa.

En el cuadro 5 se muestran los parámetros genéticos de las tres procedencias. Se observa que la heredabilidad media de la población (h^2_{mp}), para la variable altura comercial posee un 7% y para el volumen comercial un 5%, la variable calidad es la que presenta menor heredabilidad con tan solo un 4%. Con relación a la exactitud (Acprog) los caracteres cuantitativos altura comercial, volumen comercial e índice son las que están por encima del 20%, sin embargo, la calidad registró un valor de 19%.

Cuadro 5. Parámetros genéticos de tres procedencias de *Dipteryx panamensis* a los 46 meses de edad en Osa, Zona Sur de Costa Rica.

	DAP (cm)	hcom (m)	Calidad Base 100	Vol Com (m3)	Índice de Selección
Vg	0,0007	0,002	0,01	0,0001	0,0002
Vparc	0,04	0,07	0,65	0,0001	0,01
Ve	4,76	4,12	48,37	0,0002	0,45
Vf	4,80	4,19	49,03	0,0002	0,46
h ² g	0,0001+-	0,0005+-	0,000246+-	0,0003+-	0,0004+-
	0,0014	0,0027	0,0018	0,0022	0,0024
h ² mp	0,02	0,07	0,04	0,05	0,04
Acproc	0,16	0,27	0,19	0,22	0,21
Media					
General	8,41	5,37	96,30	0,02	4,95

Índice de selección = $\frac{0.6*VolCom-\bar{x}}{\sigma} + \frac{0.4*Calidad-\bar{x}}{\sigma}$. **Vg**= Varianza genética entre las poblaciones. **Vparc**= Varianza ambiental entre parcelas (familias dentro de bloques). **Ve**= Varianza residual o no explicada por el modelo. **Vf**= Varianza fenotípica total [Va (Vg) + Vparc + Ve]. **h²g**= Efectos genotípicos totales de población. **h²mp**= Heredabilidad media de la población asumiendo sobrevivencia completa. **Acprog**= Exactitud

En la figura 4 se puede observar el ranking genético del volumen comercial de las familias del ensayo, donde se ubica la familia PV3 en la primera posición junto con 7 familias más por encima del promedio de la población. Del grupo inferior al promedio del ensayo la familia 9 fue la que presentó el menor valor genético en el ensayo.

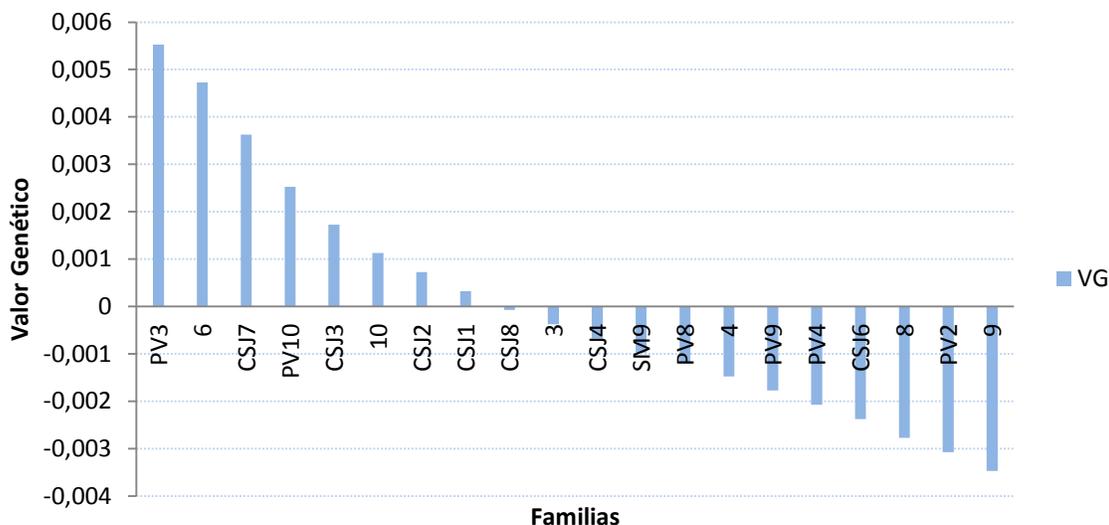


Figura 4. Distribución del Valor Genético del volumen comercial de veinte familias de *Dipteryx panamensis* a los 46 meses de edad en Osa, Zona Sur, Costa Rica, 2014.

En el cuadro 6 se muestra que no hubo diferencias entre las tres procedencias evaluadas con respecto al volumen comercial/árbol.

Cuadro 6. Ranking genético del volumen comercial de tres procedencias de *Dipteryx panamensis* a los 46 meses de edad en Osa, Zona Sur, Costa Rica.

Orden	Procedencia	Valor Genético (u + g)
1	Coopesanjuan San Marcos (San Carlos)	0,0229
2	Puerto Viejo, Sarapiquí	0,0229
3	Crucitas (Cutris de San Carlos)	0,0229

DISCUSIÓN

Análisis de familias o progenies

Los parámetros genéticos de las veinte familias se muestran en el cuadro 4, donde las heredabilidades obtenidas registraron valores muy bajos, en particular para la heredabilidad individual. Estos resultados podrían explicarse como una baja variación genética en la población de mejoramiento en este sitio. Sin embargo, en el mismo ensayo de almendro establecido en San Carlos (León et

al, en prensa), pero que incluye 9 familias adicionales, los mismos parámetros genéticos fueron mucho más elevados. Otra posible explicación es que en este sitio el manejo de malezas, podas y raleos no fue oportuna, lo que pudo originar condiciones de estrés a todo el ensayo e impidiendo la expresión genética esperada de los materiales. Un valor tan bajo de heredabilidad puede interpretarse como una pobre diferenciación genética entre genotipos para todos los caracteres evaluados.

El volumen comercial fue el carácter que presentó la mayor heredabilidad con un registro del 17%, valor que debe considerarse sumamente bajo y de poca utilidad en mejoramiento genético. Los caracteres cuantitativos, en general, obtuvieron mejores indicadores en los parámetros genéticos que en el carácter calidad. De manera general, la gran mayoría de árboles de almendro exhiben torceduras leves y pobre rectitud en casi todos los individuos de la población. Esto puede explicar que no haya diferencias importantes entre familias o procedencias en cuanto a este carácter.

La heredabilidad media de la población (h^2_{mp}), es otro parámetro de suma importancia para el análisis de progenies. El volumen comercial y la altura comercial obtuvieron los valores más altas con 50% y 33% respectivamente. Sin embargo, estos valores no son tan altos como se esperaba si se compara con lo obtenido en el ensayo paralelo establecido en San Carlos a la misma edad.

En relación con la exactitud de los parámetros (A_{cprog}), los resultados registrados al nivel de familias fueron relativamente altos, con valores superiores al 49% en todos los caracteres, con excepción de la calidad (Cuadro 4). El volumen comercial debe considerarse como el carácter de mayor importancia económica y obtuvo un valor de heredabilidad media de la familia de un 71%. La Exactitud es un parámetro poblacional que indica la calidad y veracidad de los datos del ensayo genético. Valores de exactitud altos, que superen un 60-70%, deben ser considerados como muy buenos y por tanto, que aseguran la veracidad del ensayo y del potencial de mejoramiento genético (Murillo, Espitia y Castillo, 2012).

Con relación a la variabilidad genética entre individuos y entre familias (CVgi% y CVgp%), se observa que hay una amplia riqueza genética en la población, con valores que superan el 5%. El cociente entre el total de la variación genética y la variación ambiental ($CVr = CVgi\%/CVe\%$) refleja claramente la predominancia de la riqueza genética en la población para todos los caracteres investigados, con excepción de la variable calidad ($CVr = 5\%$). Estos resultados son concordantes con los obtenidos en los valores de las heredabilidades individual (h^2a) y heredabilidad media de la progenie o familia (h^2mp). El carácter volumen comercial presentó un CVgi% de un 26,48% y un CVgp% de 13,24%, que fueron los valores más altos y apoyan la decisión de utilizarlo como carácter a mejorar y para establecer el ranking genético. Es importante señalar la gran riqueza genética intrafamiliar, que supera claramente la riqueza genética interfamiliar para el carácter volumen comercial. Estos resultados pueden considerarse esperados, dado que cada familia consiste en la semilla de polinización abierta colectada en estado natural en los individuos de las tres poblaciones investigadas. La población de familias que componen el ensayo es sumamente rica genéticamente y ofrece una buena oportunidad de mejoramiento y conservación genética para esta especie.

En la figura 4 se muestra gráficamente el ranking genético de las familias de la población, donde la familia PV3 procedente de Sarapiquí, fue la que se ubicó en la primera posición en volumen comercial individual ($0,0055 \text{ m}^3$). En posiciones siguientes y similares aparecen las familias 6, CSJ7, PV10 y CSJ3 entre las 5 mejores. En el otro extremo, las cinco peores posiciones del ranking genético la componen la familia 9, originaria de Crucitas (San Carlos), seguida por las familias PV2, 8, CSJ6 y PV4, provenientes de Puerto Viejo (PV), Coopesanjuan (CSJ) y una de la zona de Crucitas.

Análisis de procedencias

El valor de heredabilidad a nivel de procedencia (h^2g) muestra que no hay diferencias significativas entre las tres poblaciones investigadas, para ninguno de los caracteres analizados (Cuadro 5). El valor de heredabilidad media de la

procedencia (h^2_{mp}) registra en forma consistente, valores relativamente bajos (oscilan entre 2% a 7%). Estos resultados demuestran que la mayor riqueza genética se encuentra al nivel de familias dentro de procedencias y por tanto, los esfuerzos de mejoramiento genético deben concentrarse en aumentar el número de familias al programa. La exactitud (Acprog) es el parámetro que nos da la precisión y veracidad de los valores de los parámetros genéticos. Por tanto, valores mayores al 60% deben ser considerados como buenos a nivel de procedencias (Cuadro 5). Sin embargo, ninguno de los caracteres investigados mostró valores por encima del 60%. La altura comercial fue la que registró el mayor valor con apenas un 27%, seguida del volumen comercial con un 22%. Ambos resultados deben ser interpretados como indicadores de baja confiabilidad en los valores registrados. Mientras que la variable calidad y el diámetro fueron los caracteres que presentaron los menores porcentajes con tan solo 19% y 16%. Estos resultados confirman la importancia de concentrar los análisis en el carácter volumen comercial, para efectos de selección y ranking de familias y procedencias.

El ranking genético a nivel de procedencias obtenido para *Dipteryx panamensis* (cuadro 6), muestra en forma consistente la inexistencia de variación entre las poblaciones investigadas, en ninguno de los cinco caracteres analizados. Los resultados confirman que la mayor variabilidad genética se localiza entre individuos dentro de cada procedencia y muy poca variabilidad genética existe entre las tres poblaciones investigadas. Por tanto, el conjunto de las 20 familias puede considerarse como una misma población y basar el proceso de selección al nivel de familia. En el ranking al nivel individual de familias (Figura 4), como es esperado, se puede observar que no hay predominancia de familias pertenecientes a una sola procedencia en las mejores posiciones.

Potencial de ganancia genética

Dado que del análisis entre las tres procedencias no ha registrado diferencias importantes en ninguno de los caracteres de importancia económica, se podría asumir la utilización de la totalidad de las familias como una sola población. Si se

utilizara la semilla de las mejores 8 familias (conjunto de familias por encima del promedio poblacional), se obtendría un volumen comercial promedio de 0,027 m³/árbol a los 46 meses (16,22% superior), mientras que si no seleccionamos ningún material, el promedio poblacional sería de 0,023 m³/árbol. El estimado de ganancia genética se obtuvo mediante la siguiente expresión:

$$GG = S * h^2mf$$

Donde,

S = diferencial de selección

h²mf = heredabilidad familiar

Que en este caso sería:

$$GG = (0,0266-0,0228)*0,504 = 0,0037 \text{ m}^3/\text{árbol adicional}$$

$$GG = 100*(0,0037\text{m}^3/\text{árbol}/0,0228 \text{ m}^3/\text{árbol}) = 16,22\%$$

Otra opción de selección sería la de coleccionar la semilla de los mejores 20 individuos del ranking genético, sin importar a cuál familia pertenecen. En este caso se obtendría un volumen comercial adicional de 0,0071 m³/árbol, que corresponde a una ganancia genética de $GG = 100* (0,0071 \text{ m}^3/0,0228^3) = 31,14\%$. Sin embargo, se podría aumentar la ganancia genética si se utiliza la estructura genética de familias de la población. En este caso sería que se coleccionara semilla exclusivamente de los mejores 4 árboles de las mejores 5 familias del ranking genético de todo el ensayo. Esto significa una base genética más estrecha, una diversidad genética menor, pero una intensidad de selección “i” mayor, con lo que se obtendría una mayor ganancia genética en volumen comercial por árbol y un mayor impacto en las plantaciones comerciales. En este caso se tendría una GG producto de la selección de las mejores 5 familias y, una ganancia genética adicional producto de la selección de los mejores 4 individuos dentro de esas mejores 5 familias. La expresión de ganancia genética sería entonces:

$$GG \text{ entre familias} = 0,0052 \text{ m}^3/\text{árbol adicional},$$

que corresponde a $= 100*(0,0052 \text{ m}^3/0,0228 \text{ m}^3) = 22,8\%$ de ganancia en volumen comercial por árbol.

GG al seleccionar los mejores 4 individuos dentro de las mejores 5 familias

$$GG_{DF} = S_{df} * h_{df}^2 \text{ (df = dentro de familia)}$$

$$GG_{DF} = (0,026) * 0,146 = 0,0038 \text{ m}^3/\text{árbol} = 16,67\%$$

Por tanto tendríamos entonces una ganancia genética estimada de 22,81% + 16,67% = 39,47% en volumen comercial por árbol si utilizamos la semilla de los mejores 4 árboles de las mejores 5 familias de la población. Este valor de GG supera claramente en más de un 8% a la opción de no utilizar la estructura de familias.

Finalmente, es importante revisar la diversidad genética esperada o tamaño de población efectivo resultante con la selección que se realice. Si utilizamos la selección de los mejores 20 individuos sin estructura de familia, el $N_e = 7$. Si la selección se basa en la estructura de familias (mejores familias y luego, mejores individuos dentro de familias), el tamaño de población efectivo (N_e) se puede estimar a partir del número efectivo de familias (N_{ef}) presentes en futuras plantaciones. Dado que se toman los mejores 4 individuos dentro de cada una de las mejores 5 familias, el $N_e =$

$$N_e = \frac{4N_f \bar{k}_f}{\bar{k}_f + 3 + (\sigma_{k_f}^2 / \bar{k}_f)}$$

Donde,

$$\bar{k}_f = \text{número de individuos seleccionados por familia.} = \bar{k}_f = N/N_f = 20/4 = 5,0$$

$\sigma_{k_f}^2 =$ varianza del número de individuos seleccionados por familia.

$$\sigma_{k_f}^2 = \left[\sum k_f^2 - \frac{(\sum k_f)^2}{N_f} \right] / (N_f - 1) = [80 - 20^2/5] / 4 = 0,0$$

De esta forma:

$$N_e = \frac{4N_f \bar{k}_f}{\bar{k}_f + 3 + (\sigma_{k_f}^2 / \bar{k}_f)} \quad N_e = \frac{4 * 5 * 5}{5 + 3 + 0} = 12,5$$

Podemos observar entonces que, a pesar de haber seleccionado 20 individuos, su parentesco reduce la diversidad genética de esta población hasta el equivalente de poco menos de 13 individuos.

CONCLUSIONES

En términos generales las mejores cinco familias en volumen comercial fueron las provenientes de Coopesanjuan y Sarapiquí, familias PV3, 6, CSJ7, PV10, CSJ3.

Los valores de heredabilidades fueron bajos para los 46 meses de edad con que cuenta el ensayo, lo cual es un reflejo de una baja variación genética en la población de mejoramiento en este sitio, esto debido a un mal manejo de malezas y al no hacer podas y raleos oportunos.

El programa de mejoramiento genético debe basarse en el carácter volumen comercial, dado que este carácter fue el que registró el mayor control genético (heredabilidad), mayor variabilidad genética (CVgi%) y mayor importancia económica.

Los resultados confirman que la mayor variabilidad genética se localiza entre individuos dentro de cada procedencia y, muy poca variabilidad genética existe entre las tres poblaciones investigadas.

La ganancia genética esperada en volumen comercial, si se utilizara la semilla proveniente de las mejores 8 familias, sería de un 16,22%. Sin embargo, una mejor opción sería coleccionar la semilla de los mejores 4 árboles de las mejores 5 familias, que permitiría una ganancia genética en volumen comercial de un $22,81\% + 16,67\% = 39,47\%$. Este valor es sumamente alto y promisorio para futuras plantaciones de almendro basado en la semilla de este ensayo.

RECOMENDACIONES

Se recomienda continuar con las mediciones de este ensayo, con el fin de verificar si ocurren cambios en el ranking genético del volumen en años venideros.

Es recomendable realizar cuanto antes un manejo silvicultural del ensayo y efectuar el raleo de un 50%. Con esto el ensayo mejoraría sustancialmente debido al mayor espacio de crecimiento para los mejores individuos de cada familia.

Es recomendable efectuar las podas en los árboles remanentes después del raleo, hasta una altura máxima de aproximadamente 5m.

Sería de sumo valor intentar clonar los mejores dos individuos de cada familia, con el fin de fomentar un programa de plantaciones clonales con la especie.

Capítulo III. Interacción genotipo-ambiente en dos ensayos de procedencia-progenie de almendro (*Dipteryx panamensis*) en la Zona Norte y Sur de Costa Rica.

RESUMEN

La reforestación en Costa Rica se ha desarrollado con base en una baja gama de especies que han seguido una inadecuada estrategia de introducción. El enfoque actual exige visualizar a las plantaciones forestales como una opción más de uso de la tierra, donde la madera es un cultivo. Por tanto, el uso de semilla mejorada genéticamente debe ser parte esencial en toda estrategia que pretenda motivar la incorporación de alguna especie forestal nativa. Una de las preguntas centrales es si debemos utilizar la misma semilla para todo el país o, será necesario especializar el material genético para cada región cuyas condiciones ambientales sean diferentes. Esta investigación tiene como objetivo evaluar el comportamiento y estabilidad genética de una colección de procedencias y familias de *Dipteryx panamensis*, plantados hace 48 y 46 meses en San Carlos, Zona Norte y península de Osa (Pacífico sur) de Costa Rica. Se utilizó el diseño experimental GENFORES (Cooperativa de conservación y mejoramiento genético forestal), basado en un diseño de Bloques Completos al Azar con seis bloques y la parcela integrada por seis plantas distribuidas aleatoriamente en tres parejas dentro del bloque. Se evaluó 29 árboles madre originarios de tres procedencias nativas de Costa Rica: Puerto Viejo de Sarapiquí, Crucitas (Cutris, San Carlos) y Coopesanjuan (San Marcos, San Carlos). La heredabilidad individual presentó valores bajos que oscilaron entre 9% y 22%, mientras que la heredabilidad media de familia (h_{2mp}), registró valores entre 47% y 74% para los caracteres cuantitativos. La exactitud de los parámetros genéticos para todos los caracteres fue superior al 68% en todos los casos. No se registró variación genética entre procedencias para ninguno de los parámetros analizados. La correlación genética entre ambos sitios registró valores sumamente altos ($r_g = 0,65$ a $0,96$), que ratifican la alta estabilidad genética de los materiales para los dos ambientes evaluados. Dado que el ranking genético no varió para el volumen comercial

entre ambos sitios, la mejor opción de selección será la que se sustente en los parámetros del sitio en la Zona norte del país, donde se estimó una ganancia genética superior al 50% al año 4, basada en el uso de la semilla de los mejores cuatro individuos dentro de las mejores cinco familias del ranking genético. El uso de semilla mejorada de almendro podría impactar en gran medida el cultivo de esta especie en el país. El almendro es una especie nativa valiosa con un gran potencial para su cultivo en el trópico húmedo americano.

Palabras clave: almendro, *Dipteryx panamensis*, mejoramiento genético, procedencias, interacción genotipoambiente.

INTRODUCCIÓN

La reforestación con especies nativas en Costa Rica se ha desarrollado en torno a unas pocas especies, que representan condiciones favorables de crecimiento y una alta demanda a nivel de mercado (Herrera, 2000). Algunas experiencias con plantaciones de especies nativas demuestran que poseen un buen potencial para acelerar los procesos de recuperación de áreas degradadas (Guariguata, Rheingans y Montagnini, 1995).

Muchas plantaciones, se han perdido debido a la mala selección de sitios, baja calidad del material vegetativo y desconocimiento sobre el comportamiento de las especies. Por tanto, debe generarse conocimiento certero que permita la toma informada de decisiones, dentro del proceso de planificación en la producción forestal (Alice, Montagnini y Montero, 2004).

El desarrollo de programas de mejoramiento genético debe ser una de las actividades fundamentales, como parte de cualquier estrategia de inserción de opciones de plantación forestal en un país (Resende, 1999). Según (Pires et al, 2011) un programa de mejoramiento genético forestal debe determinar las especies o fuentes geográficas dentro de una especie que podrá ser usada en un área determinada. Además, producir árboles que reúnan las características deseadas, desarrollar y mantener una población base suficientemente para garantizar un progreso en las futuras generaciones. Por tanto, el uso de semilla mejorada genéticamente debe ser parte esencial en toda estrategia que pretenda motivar la incorporación de alguna especie forestal nativa.

Es necesaria la instalación de una red experimental que sustente el desarrollo del programa de plantaciones en toda la diversidad de ambientes en que la especie será cultivada (Pires et al, 2011). Una de las preguntas centrales es si debemos utilizar la misma semilla para todo el país o, será necesario especializar el material genético para cada región cuyas condiciones ambientales sean diferentes. Esta decisión es particularmente importante si nos encontramos con condiciones ambientales con algún grado de marginalidad.

Esta respuesta diferente de genotipos queda sometida a diferentes condiciones ambientales que se denomina interacción genotipo x ambiente. (Vencovsky e

Barriga, 1992). La evaluación de esta interacción es de gran importancia para el mejoramiento, ya que la progenie con mejor comportamiento en un sitio puede presentar un desempeño pobre en otro. Según Resende (1999), el estudio de la interacción genotipo por ambiente permite la utilización de los mejores genotipos en los mejores ambientes, posibilitando la obtención de ganancias genéticas adicionales.

El presente trabajo tienen como objetivo evaluar el comportamiento y la interacción genotipo-ambiente de dos ensayos de procedencia-progenie de *Dipteryx panamensis*, establecidos hace 48 y 46 meses en la Zona Norte (San Carlos) y en el Pacífico Sur (península de Osa) de Costa Rica.

MATERIALES Y MÉTODOS

Descripción de los sitios.

Zona Norte: El trabajo se realizó en el Instituto Tecnológico de Costa Rica, sede San Carlos (10°21'N y 84°30'W). La zona de vida se clasifica como Bosque Muy Húmedo Premontano transición a Basal (Holdridge, 1967). Esta zona se caracteriza por tener una topografía moderadamente ondulada pendiente entre 15-30%. La temperatura fluctúa entre 18-24°C. El promedio anual de precipitación es de 4000 mm, donde los meses de febrero, marzo y parte de abril registran un déficit hídrico apreciable. Los suelos son del orden Ultisoles, generalmente profundos, bien drenados y de color rojo, y tienen un alto contenido de materia orgánica, (Ortiz y Cordero, 2008).

Zona Sur: El trabajo se realizó en la propiedad del señor Eladio Barrozo, ubicada en Puerto Escondido de la Palma de Puerto Jiménez (8°38'N y 83°27'W), Pacífico sur de Costa Rica. El ensayo fue establecido por la Instituto Nacional de Investigaciones y Servicios Forestales de la Universidad Nacional de Costa Rica. Se encuentra en la zona de vida Bosque Muy Húmedo Premontano transición a Basal, según la clasificación de zonas de vida de Holdridge (Holdridge, 1967; Bolaños, Watson y Tosi, 2005). La precipitación media anual es de 4500 mm. La

temperatura oscila entre los 18-24 °C. Los suelos en el área de estudio presentan una alta saturación de bases y una pendiente de 0-2%. De acuerdo a la taxonomía de suelos del Servicio de Agricultura de USA (USDA), el sitio se clasifica como Inceptisol (Soil Survey Staff, 2007).

Diseño Experimental.

El diseño experimental del ensayo genético fue el desarrollado por GENFORES (Murillo, Obando, Badilla y Araya, 2001; Murillo y Badilla 2004) que consiste en un diseño de Bloques Completos al Azar, con seis bloques. Dentro de cada bloque cada accesión está representada por seis plantas que son distribuidas aleatoriamente en tres parejas independientes y distantes entre sí (Figura 1). En total, cada familia estuvo representada por 36 progenies. Este diseño permite realizar un primer raleo en ensayos genéticos que requieran más tiempo en campo sin afectar su estructura genética. Después del primer raleo, el diseño permite su conversión en huerto semillero de progenie. En este experimento, los árboles fueron plantados con un distanciamiento de 3 x 3 m. Las tres procedencias evaluadas no se establecieron en forma separada dentro de cada bloque, sino que simplemente, cada familia fue evaluada como una accesión independiente.

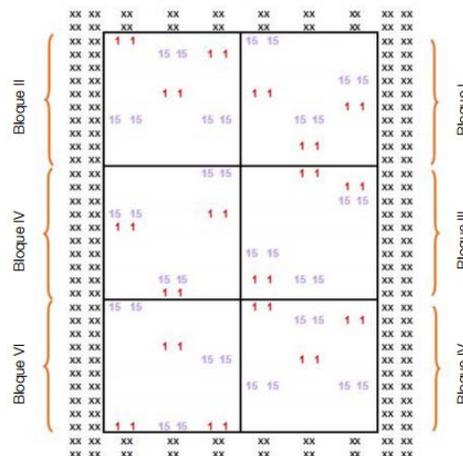


Figura 5. Distribución espacial de un ensayo genético utilizado en GENFORES (Murillo y Badilla 2004).

En la Zona Norte el sitio estuvo bajo uso agrícola que fue abandonado durante los últimos 15 años. No tuvo ninguna preparación ni enmienda del suelo. Se utilizó plántulas de 10 árboles originarios de tres procedencias nativas de Costa Rica: Puerto Viejo de Sarapiquí, Crucitas (Cutris, San Carlos) y Coopesanjuan (San Marcos, San Carlos) (códigos PV = Sarapiquí, CSJ = Coopesanjuan y Numerales = Crucitas), todos de la Zona Norte del país. Todas las familias fueron obtenidas de polinización abierta (medios hermanos) de árboles naturales localizados distantes entre sí por más de 300 – 500 m. El ensayo forma parte del programa de mejoramiento genético de especies nativas de la cooperativa GENFORES.

Los caracteres evaluados fueron: el diámetro a 1,3 m (d en cm), altura comercial (medida con barra telescópica en m), presencia/ausencia de rama gruesa. Se definió como rama gruesa aquella cuyo diámetro supera en más de un 1/3 al fuste principal. Se evaluó también el estado fitosanitario en una escala de 1 a 3, donde “1” es un árbol sano y “3” para un árbol completamente enfermo y próximo a morir; la calidad del árbol para producción de madera sólida en una escala de 0% a 100%. La calidad del árbol se obtuvo con base en la calidad individual de las primeras cuatro trozas (T1, T2, T3 y T4) de 2,5 m de longitud. Se utilizó la metodología de evaluación de la calidad propuesta por Murillo y Badilla (2004), donde Calidad del árbol = $T1*0,4 + T2*0,3 + T3*0,2 + T4*0,1$, para obtener un promedio ponderado por árbol. Finalmente, se determinó el volumen comercial sin corteza por árbol, con base en una altura comercial hasta los 10 cm de diámetro o hasta una altura menor si se ha perdido la dominancia apical.

Se construyó un índice de selección, con el fin de integrar la calidad y el volumen comercial por árbol, tal y como se propone en el trabajo de Murillo et al (2012).

$$\text{Índice de selección} = \frac{0.6*VolCom - \bar{x}Vol}{\sigma vol} + \frac{0.4*Calidad - \bar{x}cal}{\sigma cal}.$$

Donde,

$\bar{x}vol$ = promedio del volumen comercial

$\bar{x}cal$ = promedio de la calidad

σvol = desviación estándar del volumen comercial

σ_{cal} = desviación estándar de la calidad

Análisis de Datos.

La base de datos obtenida se organizó en una hoja de EXCEL, para luego proceder con su análisis con el software SELEGEN versión 2010 (Resende, 2007) el cual permite la obtención de parámetros genéticos y orientar en la selección genética. Los datos fueron analizados para cada carácter por separado y se generó un ranking genético para la variable volumen comercial. El análisis genético de los datos se realizó con los procedimientos de Máxima Verosimilitud Restringida (Restricted Maximum Likelihood, REML) y Mejor Predicción Linear No Sesgada (Best Linear Unbiased Prediction, BLUP), con el software SELEGEN (Resende 20010). Se utilizó el modelo 4 (bloques al azar, progenies de medios hermanos, varias plantas por parcela, varias localidades) y el modelo 14 (bloques al azar, varias poblaciones o procedencias, progenies de medios hermanos, varias localidades):

$$\text{Modelo 4: } y = Xr + Za + Wp + Ti + e \quad (5)$$

$$\text{Modelo 14: } y = Xr + Za + Wp + Qs + Ti + e \quad (6)$$

Donde “y” es el vector de datos, “r” es el vector de los efectos de la repetición sumados a la media general, “a” es el vector de los efectos genéticos aditivos individuales, “p” es el vector de los efectos de la parcela (todos los individuos de una familia en un bloque), “s” es el vector de los efectos poblacionales, “i” es el vector de los efectos de la interacción genotipo x ambiente, “e” es el vector de errores residuales. Las letras mayúsculas representan las matrices de incidencia para los efectos referidos (Resende 2006).

RESULTADOS

En el cuadro 7 se muestran los valores estimados de los parámetros genéticos poblacionales obtenidos para cada una de las variables evaluadas en los dos sitios de estudio. Las variables evaluadas presentaron valores de heredabilidad individual (h^2_a), que oscilan entre 9% y 22%, caso contrario ocurrió en la variable calidad que tan solo presentó un 0,3% de heredabilidad individual. Mientras que la heredabilidad media de la familia (h^2_{mp}) registró valores mucho más altos, que oscilaron entre 74% y 47%. Solamente la variable Calidad mostró valores inferiores de heredabilidad media de familia ($h^2_{MF} = 0,04$).

En relación con el parámetro de la exactitud (Acprog) la variable calidad es la menor con tan solo un 21%, las variables de volumen comercial y diámetro fueron las que registraron los valores más altos 86%. Mientras que el Índice de selección y la Altura Comercial presentaron también valores altos 84% y 68% respectivamente.

El r_{gloc} es la correlación genética entre sitios, la cual muestra un 96% para el volumen comercial y para el Índice de Selección. Mientras que para el diámetro registró también un valor muy alto ($r_g = 0,97$) y el valor más bajo con la calidad, con tan solo un $r_g = 0,4$.

Cuadro 7. Parámetros genéticos de veintinueve familias (progenies) de *Dipteryx panamensis* a los 48 meses de edad evaluados en dos ambientes (Zona Norte y Zona Sur de Costa Rica).

	DAP (cm)	hcom (m)	Calidad Base 100	Vol Com (m3)	Índice De Selección
Va	0,84	0,34	0,23	0,0001	0,12
Vparc	0,22	0,28	4,16	0,0001	0,06
Vint	0,01	0,04	0,09	0,0001	0,001
Ve	3,32	3,07	62,40	0,0001	0,40
Vf	4,38	3,73	66,87	0,0002	0,58
h2a	0,19+-0,08	0,09+-0,05	0,003+-0,010	0,22 +- 0,08	0,20 +- 0,08
h2mp	0,73	0,47	0,04	0,74	0,71
Acprog	0,86	0,68	0,21	0,86	0,84
h2ad	0,16	0,08	0,003	0,19	0,18
rgloc	0,97	0,65	0,40	0,96	0,96
PEV	0,06	0,04	0,05	0,0001	0,009
SEP	0,24	0,21	0,23	0,002	0,09
Media general	8,99	5,40	95,97	0,02	5,00

Dap= Diámetro a 1,3 m. **hcom**= Altura comercial del árbol. **Cal 100**=Calidad del árbol de 1 a 100. **VolCom**=Volumen Comercial. **Índice de selección** = $\frac{0.6*VolCom-\bar{x}}{\sigma} + \frac{0.4*Calidad-\bar{x}}{\sigma}$. **Va**= varianza genética aditiva. **Vparc**= varianza ambiental entre parcelas (familias dentro de bloques). **Ve**= varianza residual o no explicada por el modelo. **Vf**= Va (Vg) + Vparc + Ve: varianza fenotípica total. **h^a**= heredabilidad individual en sentido estricto, es decir, de los efectos aditivos. **h²mp**= heredabilidad media de la población asumiendo sobrevivencia completa. Heredabilidad aditiva **h²ad**= $\frac{0,75Va}{0,75Va+Ve}$ = o también, heredabilidad dentro de familias (“within family”). **Exactitud**: $\sqrt{h^2mf}$ = exactitud de selección de progenies, asumiendo sobrevivencia completa. **rgloc** = correlación (r) genética (g) entre

localidades (loc). **PEV**= varianza del error de predicción de valores genotípicos, asumiendo que no hay mortalidad. **SEP**= desviación estándar del valor genotípico predicho de progenie, asumiendo sobrevivencia completa.

En el cuadro 8 se muestran los parámetros genéticos de las 3 procedencias en ambos sitios. Se observa que la heredabilidad media poblacional (h^2_{mc}), para el volumen comercial es de un 65%, seguido se encuentra la variable índice con un 49%, el porcentaje de la variable calidad es tan solo de un 2%.

Con relación a la exactitud las variables volumen comercial y el Índice de Selección, son las que se encuentran por encima del 60%.

Cuadro 8. Parámetros genéticos de tres procedencias de *Dipteryx panamensis* a los 47 meses de edad evaluados en dos ambientes (Zona Norte y Zona Sur de Costa Rica).

	DAP (cm)	hcom (m)	Calidad Base 100	Vol Com (m3)	Índice de Selección
Vg	0,003	0,002	0,003	0,0001	0,002
Vparc	0,04	0,049	0,12	0,0001	0,006
Vint	0,002	0,004	0,01	0,0001	0,002
Ve	4,33	3,69	66,53	0,0002	0,57
Vf	4,37	3,75	66,66	0,0002	0,58
h2g	0,0008+- 0,0024	0,0006+- 0,0022	0,00005+- 0,0006	0,0066+- 0,0070	0,0043+- 0,0057
h2mproc	0,20	0,15	0,02	0,65	0,49
Acclon	0,45	0,39	0,15	0,81	0,70
Rgloc	0,61	0,38	0,26	0,90	0,59
PEV	0,003	0,002	0,003	0,0001	0,001
SEP	0,05	0,05	0,06	0,001	0,04
CVgi%	0,65	0,91	0,06	4,66	0,99
Cve%	4,28	6,95	1,39	11,10	2,84
Media					
General	9,00	5,41	95,97	0,02	5,01

Dap= Diámetro a 1,3 m. **Hcom**= Altura comercial del árbol. **Cal 100**=Calidad del árbol de 1 a 100. **VolCom**=Volumen Comercial. **Índice de selección** = $\frac{0.6*VolCom-\bar{x}}{\sigma} + \frac{0.4*Calidad-\bar{x}}{\sigma}$. **VG**= Varianza genética entre las poblaciones. **Vparc**= Varianza ambiental entre parcelas (familias dentro de bloques). **Vint**= Varianza de la interacción genotipo X ambiente. **Ve**= Varianza residual o no explicada por el modelo. **Vf**= $Vg + Vparc + Vint + Ve$ = Varianza fenotípica total. **h²g**= Efectos genotípicos totales de población. **h²mproc**= Heredabilidad media de la procedencia asumiendo sobrevivencia completa. **Acclon**= Exactitud **Rgloc**= correlación (r) genética (g) entre localidades (loc). **PEV**= varianza del error de predicción de valores genotípicos, asumiendo que no hay mortalidad. **SEP**= desviación estándar del valor genotípico predicho de progenie, asumiendo sobrevivencia completa.

CVgi%= $\left(\frac{\sqrt{Va}}{MediaGeneral} \right) * 100$ = coeficiente de variación genética aditiva individual.

CVe%= $\left(\frac{\left(\sqrt{\frac{0,75Va+Ve}{6}} + Vparc \right)}{MediaGeneral} \right) * 100$ = coeficiente de variación experimental.

El tercer resultado obtenido fue un gráfico de barras en el cual se presentan las 29 familias del ensayo con relación al Valor Genético (VG) de cada una de las familias analizadas, se observa que la familia PV3 es la que posee un mayor valor genético a su vez se ubican en total 12 familias por encima del promedio y 17 familias por debajo, la familia 8 fue la que presentó el menor valor genético en el ensayo.

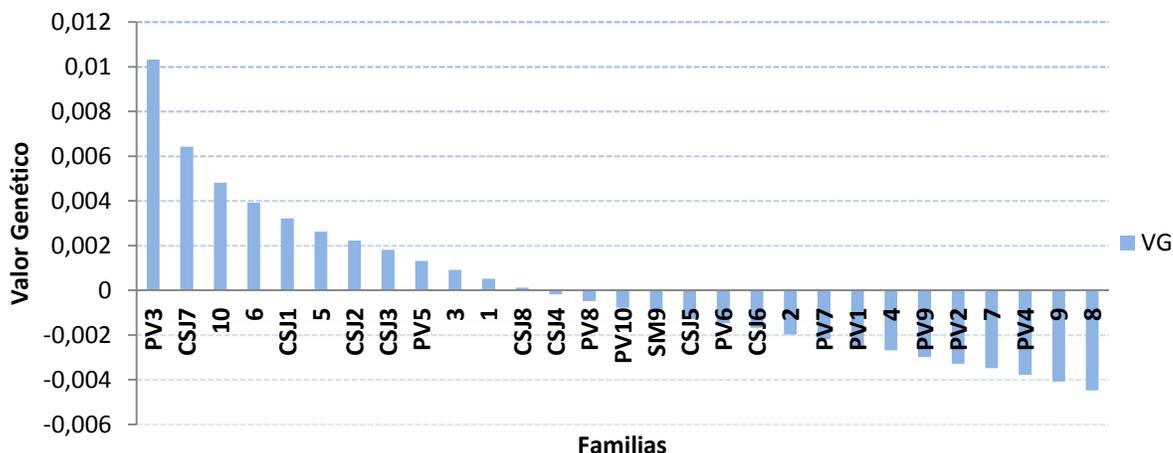


Figura 6. Distribución del Valor Genético del volumen comercial de 29 familias de *Dipteryx panamensis* a los 47 meses de edad evaluados en dos ambientes (Zona Norte y Pacífico Sur de Costa Rica).

El cuadro 9 se presenta un análisis por procedencia, sin distinción de la estructura familiar, donde se observa que las tres procedencias son muy similares, Coopesanjuan, Sarapiquí y Crucitas.

Cuadro 9. Ranking de las tres procedencias de *Dipteryx panamensis* a los 47 meses de edad evaluadas en dos ambientes (Zona Norte y Zona Sur de Costa Rica).

Orden	Procedencia	Valor Genético (u + g)
1	Coopesanjuan (San Marcos, San Carlos)	0,0260
2	Puerto Viejo, Sarapiquí	0,0245
3	Crucitas (Cutris, San Carlos)	0,0243

En el cuadro 10 se muestra el ranking genético del volumen comercial en los dos sitios analizados y la posible interacción de ambos sitios. Puede observarse que de las 29 familias analizadas, solamente 3 de ellas registraron una interacción genotipo x ambiente leve, que implicó pequeños cambios en el ranking genético.

Cuadro 10. Ranking genético del volumen comercial de 29 familias de *Dipteryx panamensis* a los 47 meses de edad, evaluadas en dos ambientes (Zona Norte y Pacífico Sur de Costa Rica).

Ranking	Santa Clara Zona Norte	Puerto Jiménez Zona Sur	Ambos Sitios
1	PV3	PV3	PV3
2	CSJ1	6	CSJ7
3	10	CSJ7	10
4	CSJ3	PV10	6
5	CSJ2	CSJ3	CSJ1
6	CSJ7	10	5
7	5	CSJ2	CSJ2
8	PV5	CSJ1	CSJ3
9	6	CSJ8	PV5
10	PV8	3	3
11	3	CSJ4	1
12	SM9	SM9	CSJ8
13	CSJ8	PV8	CSJ4
14	CSJ6	4	PV8
15	1	PV9	PV10
16	CSJ4	PV4	SM9
17	CSJ5	CSJ6	CSJ5
18	PV6	8	PV6
19	PV2	PV2	CSJ6
20	2	9	2
21	PV7		PV7
22	PV1		PV1
23	PV10		4
24	4		PV9
25	7		PV2
26	9		7
27	PV9		PV4
28	PV4		9
29	8		8

DISCUSIÓN

Análisis de familias o progenies

Los parámetros genéticos de las 29 familias se muestran en el cuadro 7, donde las heredabilidades individuales obtenidas registraron valores bajos. Estos resultados indican que hay una baja variación genética en la población de mejoramiento. El volumen comercial y el índice fueron las variables que presentaron valores más altos de heredabilidad individual (h^2_a , 22% y 20% respectivamente), a pesar de que el ensayo tiene solamente 47 meses de edad. Estos valores indican una alta diferenciación genética entre las mejores y peores familias de la población en relación con estos caracteres. El carácter calidad por el contrario, registró valores sumamente bajos en heredabilidad y en su coeficiente de variación genética ($CV_{gi}\%$). De manera general, los árboles de almendro exhiben torceduras leves y pobre rectitud en casi todos los individuos de la población. Esto puede explicar que no haya diferencias importantes entre familias o procedencias en cuanto a este carácter.

La heredabilidad media de la procedencia (h^2_{mproc}), es otro parámetro de suma importancia para el análisis de progenies. El volumen comercial y el diámetro registraron valores sumamente altos (superiores a un 72%), así también el Índice de Selección y la altura comercial (71% y 47% respectivamente, Cuadro 7).

En relación con la exactitud los resultados registrados al nivel de familias fueron sumamente altos, con valores superiores al 84% en todos los caracteres, con excepción de la calidad y altura comercial (Cuadro 1). El volumen comercial que es la variable de mayor importancia, presentó el mayor valor con un 86%. La Exactitud es un parámetro poblacional que indica la calidad y veracidad de los datos y del ensayo genético. Valores de exactitud tan altos, que superan un 60-70%, deben ser considerados como muy buenos y por tanto, aseguran la consistencia del ensayo y del potencial de mejoramiento genético.

La correlación genética entre localidades (rg_{loc}) nos indica la relación que existe entre un sitio y el otro, lo cual es de suma importancia para ver la consistencia de

las progenies en ambos sitios, el volumen comercial y el índice presentaron una correlación muy alta con un 96%, el diámetro presentó un 97%.

En la figura 6 se muestra gráficamente el ranking genético de las familias de la población, la familia PV3 procedencia Sarapiquí, fue la que se ubicó en la primera posición en volumen comercial ($\mu + a = 0,010$). Seguidamente aparecen las familias CSJ7, 10, 6 y CSJ1, entre las 5 mejores. En el otro extremo, las cinco peores posiciones del ranking genético la componen la familia 8, originaria de Crucitas (San Carlos), seguida por las familias 9, PV4, 7 y PV2.

Análisis de procedencias

El valor de heredabilidad a nivel individual o procedencia (h^2g) muestra que no hay diferencias significativas entre las tres poblaciones investigadas, para ninguno de los caracteres analizados (Cuadro 8). El valor de heredabilidad media de la procedencia (h^2mproc) registra en forma consistente, valores relativamente bajos (oscilan entre 15% a 65%). Estos resultados demuestran que la mayor riqueza genética se encuentra al nivel de familias dentro de procedencias y por tanto, los esfuerzos de mejoramiento genético deben concentrarse en aumentar el número de familias al programa.

Es importante mencionar que el carácter calidad obtuvo también el valor menor de heredabilidad media poblacional ($h^2mproc = 2\%$), en concordancia con los registros al nivel de familias.

El volumen comercial es el carácter que registró el mayor valor de exactitud, con un 81%, seguido del índice de selección 70%. Ambos resultados deben ser considerados como sumamente altos y que indican una alta confiabilidad en los valores registrados. Mientras que las variables calidad y DAP registraron valores por debajo del 50% para este parámetro. Estos resultados confirman la importancia de concentrar los análisis en el carácter volumen comercial, para efectos de selección y ranking de familias/procedencias.

El valor obtenido por parte de la correlación genética de localidades para el volumen comercial fue muy alto (90%) esto nos da una alta veracidad en los datos para ambos sitios en estudio.

El ranking a nivel de procedencias obtenido para *D. panamensis* (cuadro 9), muestra en forma consistente con lo analizado, que no hay diferencias significativas entre procedencias para ninguno de los cinco caracteres analizados. Los resultados confirman que la mayor variabilidad genética se localiza entre individuos dentro de cada procedencia y, muy poca variabilidad genética existe entre las tres poblaciones investigadas. En el ranking al nivel individual de familias (Figura 6), como es esperado, se puede observar que no hay predominancia de familias pertenecientes a una sola procedencia en las mejores posiciones.

En el cuadro 10 se presenta la correlación genética para el volumen comercial se observa donde no hubo cambios para la mejor familia la cual fue PV3 tanto para cada sitio individual como para los sitios juntos. Solo hubo un pequeño cambio en tres familias lo cual es importante ya que nos dice la consistencia que tienen los datos en ambos sitios.

Potencial de ganancia genética

Dado que del análisis entre procedencias no se ha observado mayores diferencias a esta edad en los caracteres de importancia económica, se podría asumir la utilización de la totalidad de las familias como una sola población.

Dado que la correlación genética entre ambos sitios fue sumamente alta, con cambios muy leves en el ranking genético para el volumen comercial por árbol, la decisión que corresponde sería si se basan los resultados en ambos sitios o si se utiliza la información del mejor de los dos sitios. La correlación genética entre las dos localidades fue de un valor de $r_g = 0,9$ para las procedencias y $r_g = 0,96$ para las familias. Por tanto, es evidente que no hay diferencias significativas entre ambos sitios, las mejores selecciones de la zona norte son las mismas familias que se posicionaron en los primeros lugares del ranking genético en el Pacífico sur. Debe tomarse en cuenta también que en el ensayo establecido en la península de Osa no se logró plantar la totalidad de las familias (solamente 20 de 29). Además, el control de malezas inadecuado y los efectos del viento en el sitio del Pacífico sur, pudieron influir en que en este ensayo se registraran valores más

bajos en todos los parámetros genéticos. Basado en estos criterios, se debe decidir por tanto en utilizar los parámetros y materiales del ensayo localizado en San Carlos para sustentar la selección y uso de la mejor semilla posible de una forma más segura. Debe también tomarse en cuenta la exactitud de los parámetros estimados, que SELEGEN los registra bajo el parámetro Acprog (Exactitud de la Progenie o Familia) ó Acclon (Exactitud del clon o procedencia en este caso). Los valores de Exactitud para el caracter volumen comercial por árbol fueron respectivamente, 0,89 en San Carlos y 0,71 en península de Osa y 0,86 al combinar ambos sitios. Este parámetro estima la calidad o robustez de los estimados genéticos. Por tanto, al combinar ambos sitios, se perderá calidad de los estimados, menores valores de heredabilidad, que redundará finalmente en una disminución de la ganancia genética. Por tanto, la mejor decisión desde todo punto de vista, será la de basar el futuro del programa de mejoramiento en la colección existente en Santa Clara, San Carlos, zona norte del país.

Basado entonces en los valores del ensayo en Santa Clara de San Carlos, la mejor decisión fue la de colectar la semilla de los mejores 20 individuos del ranking genético del volumen comercial, sin importar la familia o procedencia a la que pertenecen. En este caso se obtendría un volumen comercial adicional de $0,0137 \text{ m}^3/\text{árbol}$, que corresponde a una ganancia genética de $GG = 100 * (0,0137 \text{ m}^3/0,0268\text{m}^3) = 51,1\%$. Sin embargo, sería importante revisar si se podría aumentar la ganancia genética al utilizar la estructura genética de familias de la población. En este caso sería que se colectara semilla exclusivamente de los mejores 4 árboles de las mejores 5 familias del ranking genético de todo el ensayo. Esto significa una base genética más estrecha, una diversidad genética menor, pero una intensidad de selección “*I*” mayor, con la esperanza de que se obtendría una mayor ganancia genética en volumen comercial por árbol y un mayor impacto en las plantaciones comerciales. En este caso se tendría una GG producto de la selección de las mejores 5 familias y, una ganancia genética adicional producto de la selección de los mejores 4 individuos dentro de esas mejores 5 familias. La expresión de ganancia genética sería entonces:

$$GG \text{ TOP 5 familias} = (0,0344-0,0268)*0,806 = 0,0061 \text{ m}^3/\text{árbol} = 22,8\%$$

GG al seleccionar los mejores 4 individuos dentro de las mejores 5 familias

$$GG_{DF} = S_{df} * h_{df}^2 \text{ (df = dentro de familia)}$$

$$GG_{DF} = 0.0231 * 0,314 = 0,007 \text{ m}^3/\text{árbol} = 27\%$$

Por tanto tendríamos entonces una ganancia genética estimada de 22,8% + 27% = 49,85% en volumen comercial por árbol si utilizamos la semilla de los mejores 4 árboles de las mejores 5 familias de la población. Este valor de GG es prácticamente el mismo que si se utilizaran la semilla de los mejores 20 árboles, sin importar a la familia que pertenecen.

Finalmente, la diversidad genética esperada si utilizamos la estructura familiar se puede estimar a partir del número efectivo de familias (N_{ef}) presentes en futuras plantaciones. Dado que se toman los mejores 4 individuos dentro de cada una de las mejores 5 familias, el N_e =

$$N_e = \frac{4N_f \bar{k}_f}{\bar{k}_f + 3 + (\sigma_{k_f}^2 / \bar{k}_f)}$$

Donde,

$$\bar{k}_f = \text{número de individuos seleccionados por familia.} = \bar{k}_f = N/N_f = 20/4 = 5,0$$

$\sigma_{k_f}^2$ = varianza del número de individuos seleccionados por familia.

$$\sigma_{k_f}^2 = \left[\sum k_f^2 - \frac{(\sum k_f)^2}{N_f} \right] / (N_f - 1) = [80 - 20^2/5] / 4 = 0,0$$

De esta forma:

$$N_e = \frac{4N_f \bar{k}_f}{\bar{k}_f + 3 + (\sigma_{k_f}^2 / \bar{k}_f)} \quad N_e = \frac{4 * 5 * 5}{5 + 3 + 0} = 12,5$$

Podemos observar entonces que, a pesar de haber seleccionado 20 individuos, su parentesco reduce la diversidad genética de esta población hasta el equivalente de poco menos de 13 individuos.

CONCLUSIONES

En términos generales, si se combinan los dos sitios, las mejores cinco familias en volumen comercial fueron las provenientes de Coopesanjuan y Crucitas: familias PV3, CSJ7, 10, 6 y CSJ1.

La correlación genética entre ambas localidades fue muy alta ($r_g > 0,9$) lo que evidencia la alta estabilidad genética de los materiales evaluados. Por tanto, la mejor decisión desde todo punto de vista, será la de basar el futuro del programa de mejoramiento en la colección existente en Santa Clara, San Carlos, zona norte del país.

Los resultados confirman que la mayor variabilidad genética se localiza entre individuos y entre familias dentro de cada procedencia y, muy poca variabilidad genética existe entre las tres procedencias investigadas.

La mejor decisión de selección es la de colectar en el sitio en Santa Clara, San Carlos, la semilla de los mejores 20 individuos del ranking genético del volumen comercial, sin importar la familia o procedencia a la que pertenecen. En este caso se obtendría un volumen comercial adicional de $0,0137 \text{ m}^3/\text{árbol}$, que corresponde a una ganancia genética de $GG = 100 * (0,0137 \text{ m}^3/0,0268\text{m}^3) = 51,1\%$.

RECOMENDACIONES

Se recomienda continuar con las mediciones de ambos ensayos, con el fin de verificar si ocurren cambios en el ranking genético del volumen en años venideros.

Para la Zona Sur se recomienda realizar cuanto antes un raleo del 50%, con el fin de promover una recuperación de los árboles y una mejora en el desbalance de los datos. Adicional al raleo, es vital realizar un buen control de malezas.

Sería de sumo valor intentar clonar los mejores dos individuos de cada familia, con el fin de fomentar un programa de plantaciones clonales con la especie.

BIBLIOGRAFIA

- Alice, F., Montagnini, F., y Montero, M. (2004). Productividad en plantaciones puras y mixtas de especies forestales nativas en La Estación Biológica La Selva, Sarapiquí, Costa Rica (en línea). *Revista digital Agronomía Costarricense*, 28 (2), 61-71. Consultado en: http://www.mag.go.cr/rev_agr/v28n02_061.pdf
- Badilla, Y., y Murillo, O. (1998). Propuesta de un diseño de parcela para la investigación con especies nativas. *Kurú*, 25, 4.
- Badilla, Y., Murillo, O., y Obando, G. (2002). Reforestación con especies nativas en la zona norte del país. En: Seminario Nacional sobre Especies Nativas. 3-5 de abril, 2002. Universidad Nacional, INISEFOR. Heredia, Costa Rica.
- Baltazar, H., Moreira, I., Arnáez, E., y Sánchez, E. (2000). Estudio morfológico de diferentes estadios ontogénicos de flor, fruto y semilla de *Dipteryx panamensis* (Pittier) Record & Mell (Fabaceae) (Almendro). *Tecnología en marcha*, 14(1), 124 – 132.
- Bolaños, A., Watson, V., y Tosi, J. (2005). Mapa ecológico de Costa Rica (Zonas de Vida). San José, Costa Rica, Centro Científico Tropical 206. Esc. 1:200.000. Color.
- Butterfield, R. Espinoza, M. 1995. Screening trial of 14 tropical hardwoods with an emphasis on species native to Costa Rica: fourth year results. *New Forests*, 9: 135-145.

- Estrada, A., Rodríguez, A., y Sánchez, J. (2005). *Evaluación y categorización del estado de la conservación de plantas en Costa Rica*. Museo Nacional de Costa Rica. INBio. SINAC.
- Flores, E.M. (1992). *Dipteryx panamensis*. Árboles y semillas del Neotrópico. Museo Nacional de Costa Rica/Herbario Nacional de Costa Rica 1(1), 1-22.
- Flores, E., y Obando, G. (2003). *Dipteryx panamensis*. *Árboles del trópico húmedo. Importancia socioeconómica*. Cartago, Costa Rica: Tecnológico de Costa Rica.
- Fournier, L. (2003). *Dipteryx panamensis* (Pittier). Recor&Mell. En The RNGR Team, Part II, Species Descriptions 446-448, Consultado en: <http://www.rngr.net/publications/itsm/folder.2003-07-1.4726>
- Gamboa, N. (2008). *Regeneración de Dipteryx panamensis en bosques bajo manejo forestal en el paisaje fragmentado del Noreste de Costa Rica*. (Tesis M.S.c.) Universidad Estatal a Distancia (UNED). San José, Costa Rica.
- Guariguata, M., Rheingans, R., y Montagnini, F. (1995). Early woody invasion under tree plantations in Costa Rica: implications for forest restoration. *Restoration Ecology*, 3(4), 252-260.
- Herrera, M. (2000). *Evaluación del modelo de desarrollo de plantaciones forestales en la región Huetar Norte*. (Tesis de grado). Universidad Nacional. Heredia, Costa Rica.
- Holdridge, L.R. (1967). *Life zone ecology*. San José, Costa Rica, Tropical Science Center. p. 40-43.
- Holdridge, L. R., Poveda, L., y Jiménez, Q. (1997). *Árboles de Costa Rica*. San José, Costa Rica.

- Jiménez, Q., F. Rojas., V. Rojas., y L. Rodríguez (2002). *Árboles maderables de Costa Rica -Ecología y silvicultura*. Instituto Nacional de Biodiversidad. Heredia. Costa Rica.
- Landa, J., Mendizabal, L. del C., Ramírez, E., y Méndez, M. (2002). Establecimiento de tres ensayos de procedencia/progenie de *Pinus teocote* Schl. et Cham. En el estado de Veracruz. *Foresta Veracruzana*, 4(2), 17–22.
- Marcó, M.A. (2005). *Conceptos Generales del Mejoramiento Genético Forestal y su Aplicación a los Bosques Cultivados de la Argentina*. Buenos Aires, Argentina.
- Montagnini, F., Piotto, D., y Ugalde, A. (2002). Plantaciones forestales con especies nativas: una alternativa para la producción de madera y la provisión de servicios ambientales. *Recursos Naturales y Ambiente*. 43, 28-35.
- Müller, E. 1993. Estado actual del conocimiento sobre especies forestales para la reforestación en Costa Rica. Documento del proyecto COSEFORMA/ITCR. Costa Rica. 29 p.
- Murillo O., Rodriguez L., Badilla Y., y Obando G. (2000). Aportes a la conservación de recursos genéticos forestales. *Kurú*, (28), 4-5.
- Murillo, O., Obando, G., Badilla, Y., y Araya, E. (2001). Estrategia de mejoramiento genético para el Programa de Conservación y Mejoramiento Genético de Especies Forestales del ITCR/FUNDECOR, Costa Rica. *Revista Forestal Latinoamericana*, 16(30), 273-285.
- Murillo, O., Obando, G., Badilla, Y., y Azofeifa, M. (2002). Creación de GENFORES, una cooperativa de mejoramiento genético forestal en Costa Rica. Instituto Nacional de Investigaciones y Servicios Forestales (INISEFOR). Heredia, Costa Rica.

- Murillo O., Badilla Y., y Obando G. (2002). Reforestación con especies nativas en la zona norte del país. *In: Simposio-Taller de especies nativas*. Universidad Nacional. Heredia, Costa Rica.
- Murillo, O., y Badilla, Y. (2004). *Calidad y valoración de plantaciones forestales*. (Manual). Cartago, Costa Rica: Instituto Tecnológico de Costa Rica.
- Murillo, O., Espitia, M., y Castillo, C. (2012). *Fuentes Semilleras para la Producción Forestal*. (1ª ed.). Bogotá, Colombia: Domar S.A.S.
- Murillo O., y Badilla Y. (2014). *Avalúos Forestales (Software)*. Cartago, Costa Rica: Instituto Tecnológico de Costa Rica.
- Ortiz, E., y Cordero, S. (2008). *Atlas Digital de Costa Rica*. [CD-ROM]. Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago, Costa Rica.
- Pavlotzky, B., Murillo, O. 2012. Ganancia genética esperada en *Acacia mangium* en los Chiles, Zona Norte de Costa Rica. *Revista Agronomía Mesoamericana* 23 (1), 1 – 13.
- Pedraza, R. A. (2008). *Evaluación de plantaciones forestales en la selva baja caducifolia del centro de Veracruz México bajo diferentes manejos silvícolas*. Veracruz, México.
- Piotto, D., Montagnini, F., y Ugalde, M. (2003). Growth and effects of thinning of mixed and pure plantations with native trees in humid tropical Costa Rica. *Forest Ecology and Management*, 177, 427-439.
- Pires, I.E., Resende, M.D.V., Da Silva, R.L., y Resende Jr, M.F. (2011). *Genética Florestal*. Vicosia. Ed. Arka.
- Quiros, M. (1999). *Evaluación de la calidad de las plantaciones forestales del proyecto de especies nativas de la región Huetar Norte, Costa Rica*. Informe de práctica de

- especialidad. Instituto Tecnológico de Costa Rica. Escuela de Ingeniería Forestal. Cartago, Costa Rica. 90 p.
- Resende, M.D.V. (1999). Melhoramiento de essencias florestais. In: BORÉM, A. (Ed). Melhoramiento de Especies Cultivadas. Editora UFV. Vicoso.
- Resende, M.D.V. (2006). O software Selegen-Reml/Blup. Campo Grande, Brasil: EMBRAPA
- Resende, M.D.V. (2007). SELEGEN-REML/BLUP Sistema Estadístico e Seleção Genética Computadorizada (Software). Brasília, Brasil: EMBRAPA
- Resende Jr., M.F.R. (2010). Seleção genômica ampla no melhoramento vegetal. UFV. 67p.
- Schmidt, F. (2009). *The effect of the site selection on the growth of Dipteryx panamensis in timber plantations in Costa Rica and Panama.* (Tesis M.S.c.) Institute of forest growth and forest computer sciences. Faculty of forest, geo and hydro sciences. Dresden, Alemanha. University of Technology, Dresden, Germany.
- Soil Survey Staff. (2007). *Keys to soil taxonomy.* Washington, DC, US, USDA-NRCS. p. 435-512.
- Vencovsky, R., Barriga, P. (1992). Genética biométrica no fitomelhoramento. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética.
- Zobel, B., Talbert, J. (1984). Applied forest tree improvement. New York: John Wiley e Sons. 505p.