

**INSTITUTO TECNOLÓGICO DE COSTA RICA
ESCUELA DE INGENIERÍA FORESTAL**

**EVALUACIÓN DE PARÁMETROS GENÉTICOS DE
TECTONA GRANDIS LINN. A LOS 11 AÑOS DE EDAD, EN
EL PACÍFICO DE COSTA RICA**

**TRABAJO FINAL DE GRADUACIÓN PARA OPTAR POR EL GRADO DE
LICENCIATURA EN INGENIERÍA FORESTAL**

STEVEN FIGUEROA LORÍA

**CARTAGO, COSTA RICA.
2018**

**INSTITUTO TECNOLÓGICO DE COSTA RICA
ESCUELA DE INGENIERÍA FORESTAL**

**EVALUACIÓN DE PARÁMETROS GENÉTICOS DE
TECTONA GRANDIS LINN. A LOS 11 AÑOS DE EDAD, EN
EL PACÍFICO DE COSTA RICA.**

**TRABAJO FINAL DE GRADUACIÓN PARA OPTAR POR EL GRADO DE
LICENCIATURA EN INGENIERÍA FORESTAL**

STEVEN FIGUEROA LORÍA

**CARTAGO, COSTA RICA.
2018**

CONSTANCIA DE DEFENSA PÚBLICA DE PROYECTO DE GRADUACIÓN

Trabajo final de graduación defendido públicamente ante el Tribunal Evaluador, integrado por Ph.D. Olman Murillo Gamboa, Ph.D. Dagoberto Arias Aguilar e Ing. Gustavo Torres Córdoba, como requisito parcial para optar por el grado de Licenciatura en Ingeniería Forestal, del Instituto Tecnológico de Costa Rica.



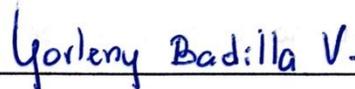
Ing. Olman Murillo Gamboa, Ph.D
Director de tesis



Ing. Dagoberto Arias Aguilar, Ph.D
Profesor lector



Ing. Gustavo Torres Córdoba
Profesor lector



Ing. Yorlenny Badilla Valverde, M.Sc
Profesor



Ing. Dorian Carvajal Vanegas, M.Sc.
Coordinador Trabajos de graduación



Steven Figueroa Loria
Estudiante

Dedicatoria

A DIOS, por brindarme la salud, y la fortaleza para enfrentar los momentos difíciles de la vida y por darme la capacidad y salud para concluir con mi título universitario.

A mi familia, que siempre me brindaron su apoyo, cariño y amor, que constantemente velaron por el cumplimiento de esta meta, que siempre creyeron en mí, son los forjadores de lo que hoy soy y gracias a mi familia por ser la motivación para cada día llegar más lejos en mi vida y carrera profesional.

Agradecimientos

Al gran Ingeniero Olman Murillo y a la profesora Yorleny Badilla por depositar su confianza y brindarme el apoyo para llevar a cabo dichos proyectos.

A todos los profesores y al personal de la Escuela de Ingeniería Forestal y del TEC en general que me ayudaron en mi formación como profesional.

A todos mis compañeros que de una u otra forma me ayudaron y acompañaron en esta etapa tan importante y con quienes compartí momentos tan agradables

Índice General

Índice General	iv
Índice de Figuras	v
Índice de Cuadros	vi
Capítulo 1.	8
Resumen.....	8
Abstract.....	10
Introducción.....	11
Materiales y métodos	13
Diseño y ubicación del ensayo.....	13
Análisis de datos	15
Resultados	17
Discusión.....	21
Conclusiones.....	25
Capítulo 2.	26
Resumen.....	26
Abstract.....	28
Introducción.....	29
Materiales y métodos	30
Diseño y ubicación del ensayo.....	30

Análisis de datos	32
Resultados	35
Discusión	38
Conclusiones	42
Abstract	46
Introducción	47
Materiales y métodos	48
Diseño y ubicación del ensayo	48
Análisis de datos	50
Resultados	53
Discusión	57
Conclusiones	60
Bibliografía	62

Índice de Figuras

Figura 1. Diseño del ensayo de progenie de <i>T. grandis</i> establecido en Hojanca	14
Figura 2. Valor genético y límites de confianza para el DAP en las 28 familias evaluadas a los 11 años de edad en Hojanca, Guanacaste.	19
Figura 3. Desvío del valor genético promedio del DAP de las 28 familias evaluadas a los 11 años de edad en Hojanca, Guanacaste.	20
Figura 4. Diseño del ensayo de progenie de <i>T. grandis</i>, Santa Cruz, Guanacaste	32

Figura 5. Valores genéticos y límites de confianza para el DAP es un ensayo de progenie de 28 familias de <i>T. grandis</i> a los 11 años de edad en Santa Cruz, Guanacaste.....	36
Figura 6. Desvío del valor genético del DAP a los 11 años de edad en 28 familias de <i>T. grandis</i> en Santa Cruz, Guanacaste	37
Figura 7. Diseño de progenie de <i>T. grandis</i> establecido en San Mateo, Alajuela.....	49
Figura 5. Valores genéticos y límites de confianza para el Dap es un ensayo de progenie de <i>T. grandis</i> a los 11 años de edad en San Mateo, Alajuela.	54
Figura 6. Desvío del valor genético del Dap a los 11 años de edad de un ensayo de progenie, en San Mateo, Costa Rica.	55

Índice de Cuadros

Cuadro 1. Peso económico relativo de cada troza.....	15
Cuadro 2. Descripción de los parámetros genéticos generados.....	17
Cuadro 3. Parámetros genéticos de 28 familias de <i>T. grandis</i> de 11 años de edad en Hojancha.....	18
Cuadro 4. Ranking genético de familias y ganancia genética esperada en DAP y volumen comercial a los 11 años de edad en ensayo de progenie en Hojancha, Guanacaste.....	20
Cuadro 5. Peso económico relativo de cada troza.....	32
Cuadro 6. Descripción de los parámetros generados por SELEGEN para un ensayo de progenie de 11 años evaluado en Santa Cruz, Guanacaste.	34

Cuadro 7. Parámetros genéticos de 28 familias de <i>T. grandis</i> a los 11 años de edad en Santa Cruz, Guanacaste.	35
Cuadro 8. Ranking genético de las familias evaluadas y ganancia genética esperada en DAP y volumen comercial a los 11 años de edad	37
Cuadro 9. Peso económico relativo de cada troza	50
Cuadro 10. Descripción de los parámetros generados por SELEGEN para un ensayo de progenie de teca de 11 años de edad en Santa Cruz, Guanacaste	52
Cuadro 11. Parámetros genéticos de 27 familias a los 11 años de edad en San Mateo, Alajuela	53
Cuadro 12. Ranking genético de familias y ganancia genética esperada en DAP y volumen comercial a los 11 años de edad en un ensayo de progenie de <i>T. grandis</i> a los 11 años de edad en San Mateo, Alajuela.	55

Capítulo 1. Evaluación de los parámetros genéticos en un ensayo de progenie de teca (*Tectona grandis* Linn.) de 11 años de edad en Hojancha, Guanacaste.

Steven Figueroa Loría *

Resumen

Se evaluó un ensayo de progenie de *Tectona grandis* ubicado en el cantón de Hojancha, Guanacaste, conformado por 28 familias de árboles plus más un testigo. Como objetivo se propuso determinar los parámetros genéticos de la población, seleccionar los materiales de mayor crecimiento y calidad de fuste, estimar la ganancia genética esperada, para su utilización en el programa de mejoramiento genético de la especie. El ensayo fue establecido en 1999 como parte del programa de mejoramiento genético de la cooperativa de mejoramiento genético GENFORES, en asocio con el Centro Agrícola Cantonal de Hojancha. Como variables se evaluó el diámetro a 1,3 m de altura, la calidad de las primeras cuatro trozas, la presencia de bifurcación, la altura comercial, la presencia y severidad de gambas, el volumen comercial y se estimó la altura total. Los datos fueron analizados con el software SELEGEN de EMBRAPA, Brasil. Los valores de heredabilidad individual (h^2_i) fueron de 0,28, 0,16, 0,26 y 0,12, para los caracteres DAP, altura comercial, volumen comercial y calidad del fuste respectivamente. Mientras que la heredabilidad media familiar (h^2_{fam}) fue de 0,64 para el DAP, 0,47 para la altura comercial, 0,62 para el volumen comercial y 0,42 para la calidad del fuste. Los coeficientes de variación genética aditiva individual (CV_{gi}) y entre familias (CV_{gp}) registró valores de 4% a 20%, cuyos valores en los caracteres cuantitativos duplicaron los de los caracteres cualitativos. La ganancia genética esperada en volumen comercial, con la selección de los mejores dos individuos dentro de las mejores 10 familias, se estimó en 33,69% por árbol, con respecto al valor promedio del volumen de la población.

Palabras clave: mejoramiento genético, crecimiento, calidad del árbol, selección.

*Figuroa Loría S. 2018. Parámetros genéticos de *Tectona grandis* Linn. a los 11 años de edad en el Pacífico norte de Costa Rica. Tesis de Licenciatura. Escuela de Ingeniería Forestal, Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago, Costa Rica 60p.



This work by Roger Steven Figuroa Loría is licensed under a [Creative Commons Attribution-NonCommercial-NoDerivatives 4.0 International License](https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/).

Chapter 1. Evaluation of genetic parameters in an 11-year-old teak progeny trial (*Tectona grandis* Linn.) In Hojancha, Guanacaste.

Steven Figueroa Loría *

Abstract

A progeny trial of *Tectona grandis* located in Hojancha, Guanacaste, was evaluated, consisting of 28 families of trees plus one witness. The objective was to determine the genetic parameters of the population, select the materials with the highest growth and stem quality, estimate the genetic gain, for use in breeding programs of the species. The trial was established in 1999 as part of the genetic improvement program of the genetic improvement cooperative GENFORES, in association with the Centro Agrícola Cantonal de Hojancha. As variables, the diameter was evaluated at 1.3 m height, the quality of the first four logs, the presence of bifurcation, the commercial height, the presence and severity of prawns, the commercial volume and the total height was estimated. The data was analyzed with the SELEGEN software from EMBRAPA, Brazil. The values of individual heritability (h^2_i) were 0.28, 0.16, 0.26 and 0.12, for the DAP characters, commercial height, commercial volume and stem quality respectively. While the average family heritability (h^2_{fam}) was 0.64 for the DAP, 0.47 for the commercial height, 0.62 for the commercial volume and 0.42 for the stem quality. The coefficients of individual genetic variation (Cv_{gi}) and between families (Cv_{gp}) registered values of 4% to 20%, whose values in the quantitative characteristics doubled those of the qualitative characteristics. The expected genetic gain in commercial volume, with the selection of the best two individuals within the best 10 families, was estimated at 33.69% per tree, with respect to the average value of the population volume.

Keywords: genetic improvement, growth, tree quality, selection.

Keywords: mejoramiento genético, crecimiento, calidad del árbol, selección.

*Figueroa Loría S. 2018. Parámetros genéticos de *Tectona grandis* Linn. a los 11 años de edad en el Pacífico norte de Costa Rica. Tesis de Licenciatura. Escuela de Ingeniería Forestal, Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago, Costa Rica 60p.

Introducción

La teca (*Tectona grandis* Linn F) es un árbol caducifolio de gran tamaño perteneciente a la familia *Lamiaceae* originaria del sudeste asiático, donde puede alcanzar alturas de hasta 45 m y un diámetro a la altura del pecho de hasta 2 m. A pesar de que las características físicas de los árboles, en poblaciones naturales de teca los individuos pueden variar significativamente según la región (diferencias en la forma del tronco y en la tasa de crecimiento), sin embargo se le considera una misma especie (Weaver 1993; Fonseca 2004).

A partir de las zonas de distribución natural en Asia se introdujo desde los 1800 en algunas islas de Indonesia y en Filipinas. Se tienen reportes de que las primeras plantaciones de *T. grandis* se establecieron alrededor de 1840 y veinte años después ya se estaba iniciando la introducción de la especie en América, principalmente en la región caribeña (Weaver 1993). Sin embargo, Keogh (1979) señala su introducción en América tropical entre 1913 y 1916 a través de Trinidad y Tobago, a partir de semillas procedentes de Myanmar. En Costa Rica se introdujo esta especie en 1926, donde se especula que Sri Lanka fue el origen de la semilla, y a partir de esta procedencia se enviaron semillas al resto de Centroamérica y el Caribe (Francis 2003; Fonseca 2004).

La teca ha sido una de las especies maderables ampliamente difundida por todo el mundo. Codiciada por las múltiples propiedades de su madera entre las que se destacan belleza, durabilidad, estabilidad, resistencia al ataque de hongos y termitas, tiene distintos usos tales como ebanistería, muebles, para construcción de las cubiertas de barcos (Fonseca 2004, Francis 2003; Araya *et al.* 2005). En Costa Rica, ha sido una de las especies más utilizadas para la reforestación (Moya, 2002), cuya expansión ha motivado un avance importante en mejoramiento genético (Murillo, Badilla y Rojas 2016; Badilla y Murillo 2017).

En Costa Rica se ha fomentado el establecimiento de plantaciones forestales desde finales de los años 70, sin embargo, la calidad y productividad de la primera

generación de plantaciones fue sumamente baja (Murillo *et al.* 2013) . De allí que se hayan empezado a realizar programas de mejoramiento genético así como estudios de caracterización de las poblaciones utilizando marcadores genéticos.

El mejoramiento genético se ha convertido en la mejor opción para aumentar el rendimiento comercial de las plantaciones y permite, no solo aumentar productividad y calidad, sino también la reducción del tiempo de los turnos de rotación (Solórzano 2010). Varios estudios de evaluación genética se han reportado con teca en Costa Rica y Nicaragua (Vallejos 2007; Chacón 2012; Loría 2016; Pérez 2016). En una compilación de los avances alcanzados en los últimos 15 años, Murillo, Badilla y Rojas (2016) y Badilla y Murillo (2017) reportan valores de aproximadamente un 20-25% de ganancia genética en volumen comercial y una reducción de entre 1 y 2 años en el turno de rotación.

Uno de los pilares más importantes en programas de mejoramiento consiste en la rigurosidad y veracidad de selección de árboles genéticamente superiores (Zobel y Talbert 1984; Duarte 2012; Solares 2014).

El uso del software especializado, como SELEGEN (Resende 2007), permite determinar estadísticamente e identificar con precisión, el material genético superior, mediante la determinación de su valor genético y ubicación en el ranking.

La estimación de la heredabilidad es quizá uno de los parámetros de mayor relevancia (Zobel y Talbert 1988; Eleotério, Vilela, da Silva, y Ribeiro 2011), dada su utilidad para estimar la ganancia genética esperada, entre otros parámetros. (Balcorta y Vargas, 2004; Murillo, Espitia y Castillo 2012).

Con el fin de cuantificar los parámetros genéticos y estimar la ganancia genética esperada, en esta investigación se evaluaron 28 familias superiores de teca. El ensayo de progenie fue establecido en el cantón de Hojanca, Guanacaste, como parte del programa de mejoramiento genético de GENFORES (Cooperativa de mejoramiento genético forestal), creada por la Escuela de Ingeniería Forestal del Instituto Tecnológico de Costa Rica.

Materiales y métodos

Diseño y ubicación del ensayo

El ensayo se ubica en el caserío de Santa Marta, a 22 km del poblado de Hojancha, provincia de Guanacaste, camino hacia playa Carrillo. Ahí se encuentran dos zonas de vida bosque: húmedo tropical y bosque muy húmedo premontano. Posee una temperatura promedio de 21 °C, con una precipitación promedio anual media (mm) de 2219 y de cinco meses secos al año, según reportes del CACH (Centro Agrícola Cantonal de Hojancha).

En 1999 se estableció en Santa Marta de Hojancha el ensayo de progenie de 28 familias de árboles plus de *T. grandis*, que habían sido seleccionados en toda la península de Nicoya por parte del Centro Agrícola Cantonal de Hojancha (CACH). Esta colección formó parte del programa de mejoramiento genético del CACH, como miembro activo de la cooperativa GENFORES (Rojas 1999).

Los árboles plus se seleccionaron con base en 9 características: altura total, diámetro (DAP), rectitud de fuste (en tres categorías, donde 1 es excelente y 3 es deficiente), ausencia de bifurcación, ausencia de ramas gruesas en el fuste, ausencia de grano en espiral, de gambas en la base, forma de fuste (cilíndrico) y buen estado fitosanitario (ausencia visible de plagas o enfermedades).

El diseño experimental del ensayo genético fue el empleado y propuesto por GENFORES (Murillo *et al.* 2001; Murillo y Badilla 2004). Consiste en un diseño de bloques completos al azar con seis repeticiones o bloques. De cada familia se plantaron tres parejas de progenies ($n = 6$), distribuidas separadas y aleatoriamente dentro de cada bloque (parcela o unidad experimental), con el objetivo posterior de su conversión en huerto semillero (Rojas 1999). En todos los bloques se plantó material testigo procedente de semilla de rodales semilleros locales. Por tanto, este ensayo fue establecido con 29 tratamientos que incluyen al testigo. Los árboles fueron plantados con un distanciamiento de 3 m x 3 m (Figura 1).

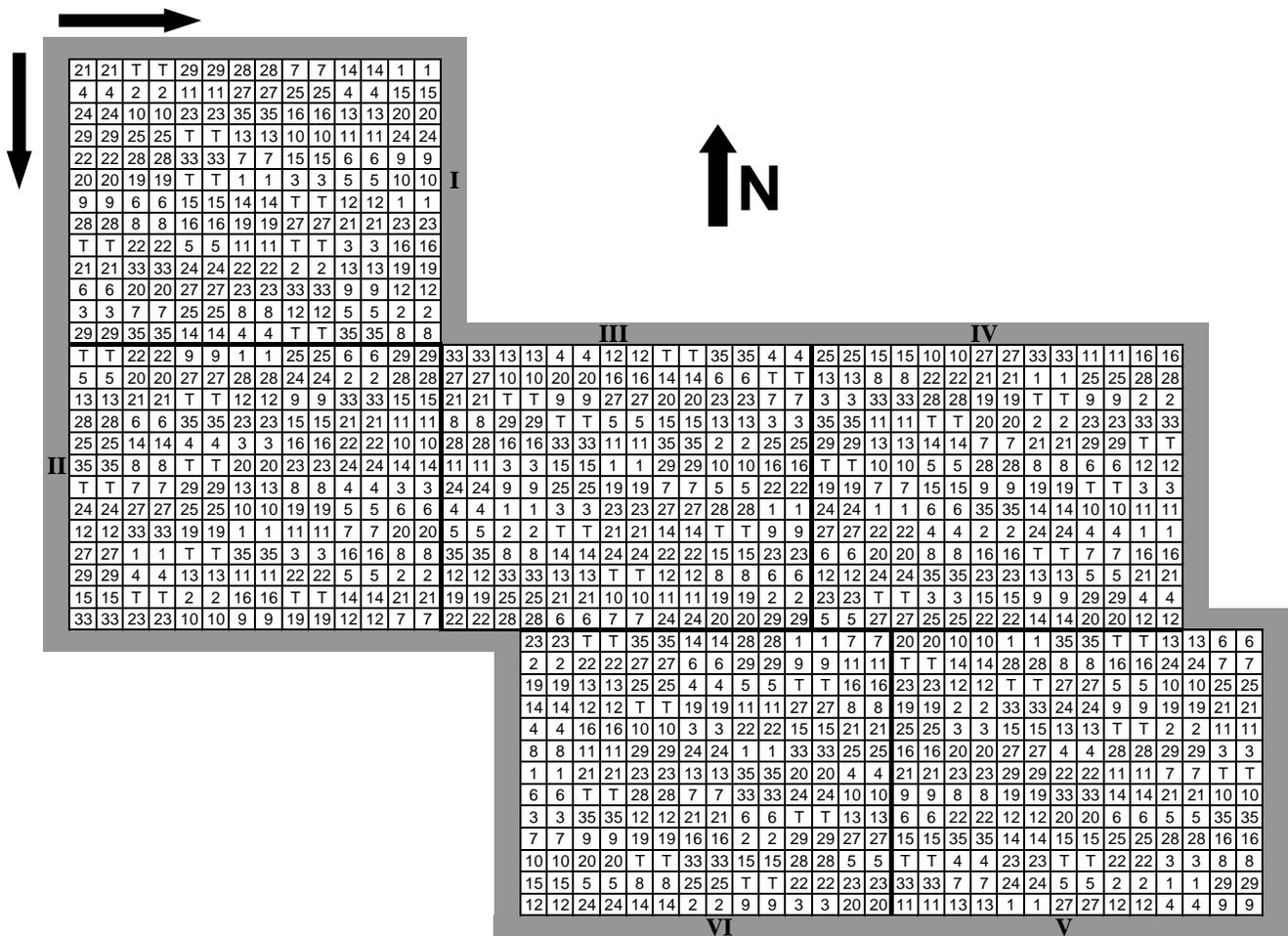


Figura 1. Diseño del ensayo de progenie de *T. grandis* L. establecido por el Centro Agrícola Cantonal de Hojanca (CACH), en Santa Marta de Hojanca, Guanacaste, Costa Rica (Rojas 1999).

Los caracteres evaluados a los 11 años de edad fueron: diámetro a 1,3 m, calidad de las primeras cuatro trozas de 2,5 m de longitud según la metodología propuesta por Murillo y Badilla (2004), presencia o ausencia de bifurcación (pérdida del eje principal); número de trozas con valor comercial basado en la rectitud y altura de la primera bifurcación estimada visualmente, volumen comercial (hasta los 12,5 cm de diámetro o donde aparece el primer defecto severo) y altura total, ambas estimadas con ayuda del programa Avalúos Forestales (Murillo y Badilla 2011); finalmente, presencia y severidad de gambas,. La calidad del árbol se obtuvo por medio de un

promedio ponderado de la calidad de sus primeras cuatro trozas, con base en su peso económico asignado para cada troza, según su posición dentro del árbol (cuadro 1).

Cuadro 1. Peso económico relativo de cada troza según su posición dentro del árbol (Murillo *et al.* 2010).

Nº de trozas en el árbol	1er troza	2da troza	3ra troza	4ta troza	5ta troza
1	100	-	-	-	-
2	60	40	-	-	-
3	45	33	22	-	-
4	40	30	20	10	-
5	35	25	20	15	5

Análisis de datos

La información recolectada en campo se ordenó en una base datos, mediante el programa Excel 2013, donde se calculó el volumen total para cada árbol mediante la fórmula convencional $(VolCom = (DAP/100)^2 * \pi / 4 * No \text{ trozas comerciales de } 2,5m * 0,65)$. Donde 0,65 fue el factor de forma o conicidad empleado.

El valor de calidad obtenido resultó en una escala de 1 a 4, donde 1 equivale a la mejor calidad y 4 a la peor. Para una mejor comprensión de estos valores, la calidad se transformó en una escala positiva de valor porcentual, donde 100 es la mejor calidad posible y 0 la peor. La transformación se obtuvo de la siguiente forma:

$$Cal1 = (1 - ((Cal - 1)/3)) * 100 \quad (1)$$

Donde Cal es el valor de la calidad del árbol en escala de 1 a 4

El análisis genético de los datos se realizó con el software SELEGEN (Resende, 2007), donde se utilizó el modelo 1 (bloques al azar, progenies de medio hermanos, varias plantas por parcela):

$$\text{Modelo 1: } y = Xr + Za + Wp + e \quad (2)$$

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, “i” es el vector de los efectos de la interacción genotipo x ambiente (aleatorios), “p” es el vector de los efectos de la parcela (asumidos como aleatorios), “e” es el vector de errores residuales. Las letras mayúsculas representan las matrices de incidencia para los efectos referidos (Resende, 2007).

La correlación genética entre caracteres se estimó después que fueron eliminados los efectos ambientales (ecuación 3), con base en el software SELEGEN (Resende, 2007). La significancia de los valores de correlación fue evaluada con la prueba estadística de “t” (ecuación 4), según el procedimiento sugerido por Steel y Torrie (1980), pág. 279, Tabla pág. 597:

$$r_{a(x,y)} = \frac{COV_{\hat{a}(x,y)}}{\hat{\sigma}_{\hat{a}x} \hat{\sigma}_{\hat{a}y}} \quad (3)$$

Donde, $Cov_{\hat{a}(x,y)}$ es la covarianza genética entre los caracteres “X” and “Y”, mientras que $\sigma_{\hat{a}x}$ y $\sigma_{\hat{a}y}$ es cada una la desviación estándar genética de los caracteres “X” y “Y” respectivamente.

$$t = \frac{r_{a(x,y)}}{\sqrt{\frac{1 - r_{a(x,y)}^2}{n - 2}}} \quad (4)$$

El tamaño efectivo de población se determinó a partir de la función sugerida por Vencovsky (en Resende, 2002, pág 70):

$$Ne = \frac{4 * N_f * k_f}{K_f + 3} \quad (5)$$

Donde, N_f = Número de familias seleccionadas; mientras que k_f es el número promedio de individuos seleccionados dentro de familias. Ambos parámetros de la

función aumentan con cada nuevo individuo incluido en la selección, en particular si el árbol pertenece a una nueva familia.

Cuadro 2. Descripción de los parámetros genéticos generados por SELEGEN, mediante el procedimiento REML/BLUP, para una colección de familias de teca evaluada a los 11 años en Hojancha, Guanacaste.

Parámetro	Descripción
Va	Varianza genética aditiva.
V_{parc}	Varianza ambiental entre parcelas (familias dentro de bloques).
Ve	Varianza residual o no explicada por el modelo
V_f	Varianza fenotípica total = Va+V _{parc} +Ve
h²a	Heredabilidad individual en sentido estricto, es decir, de los efectos aditivos.
h²Fam	$\frac{0,25Va}{0,25Va + \frac{V_{parc}}{6} + \frac{0,75Va+Ve}{6*3}}$ heredabilidad media de familia, asumiendo sobrevivencia completa, donde 6 es el número de repeticiones (o bloques) y 3 el número de individuos/familia/bloque antes del raleo.
h²ad	$\frac{0,75Va}{0,75Va+Ve}$: heredabilidad aditiva o heredabilidad dentro de familias (“within family”).
CV_{gi}%:	$[(\sqrt{Va}) / \text{Media General}] * 100$: coeficiente de variación genética aditiva individual.
CV_{gfam}%:	$[\sqrt{\frac{Va}{4}} / \text{Media General}] * 100$: coeficiente de variación genotípica entre familias
CV_e%:	$\{\sqrt{\frac{0,75*Va+Ve}{3}} + V_{parc} / \text{Media General}\} * 100$: coeficiente de variación experimental.
CV_r	CV _{gf} /CV _e = coeficiente de variación relativa.
SEP	desviación estándar del valor genotípico predicho de progenie, asumiendo sobrevivencia completa.

Resultados

En el cuadro 3 se muestra los valores obtenidos con SELEGEN para cada uno de los parámetros genéticos de la población de mejoramiento de teca.

Como se observa en el cuadro 3, el DAP (carácter cuantitativo) registró los valores más altos en los parámetros genéticos. Los valores de heredabilidad individual registrados son sumamente altos ($h^2a > 0,20$) en todos los caracteres cuantitativos

investigados. Así también los valores de heredabilidad media familiar (h^2_{Fam}). Mientras que la calidad no registró un control genético importante en la población. Esto se debe a que entre las familias evaluadas se registraron mayores diferencias genéticas en el crecimiento en diámetro que en los caracteres cualitativos (ver Figuras 2 y 3). Los coeficientes de variación genéticos aditivos (CV_{gi}) y entre familias (CV_{gfam}), permiten mostrar con mayor claridad donde se localiza la mayor variación genética en la población. Estos dos coeficientes de variación genética registran valores de más del doble en los caracteres cuantitativos con relación a la calidad del árbol.

Cuadro 3. Parámetros genéticos de 28 familias de medios hermanos de *T. grandis* de once años de edad en Hojanca, Guanacaste, 2012

Parámetros	DAP (cm)	Altura comercial (m)	Volumen comercial (m ³)	Calidad
Va	4,25	1,119	0,0023	5,831
Vparc	1,070	0,271	0,0007	1,554
Ve	2,81	2,616	0,0029	65,362
Vf	8,167	4,0059	0,006	72,747
h^2_a	0,49 +- 0,22	0,28 +- 0,17	0,39 +- 0,20	0,08 +- 0,09
h^2_{Fam}	0,698	0,597	0,648	0,315
h^2_{ad}	0,498	0,243	0,375	0,063
$Cv_{gi}\%$	8,651	10,999	20,491	2,783
$CV_{gFam}\%$	4,325	5,499	10,245	1,392
$Cv_e\%$	6,971	11,078	18,497	5,023
CVr	0,620	0,496	0,554	0,277
SEP	0,551	0,336	0,014	0,999
Media general	23,19	9,62	0,24	86,76

En las figuras 1 y 2 se muestra la distribución de las familias en el ranking genético para el carácter DAP. Puede observarse que el testigo (T) se ubica entre las últimas posiciones (23), por encima de solamente 6 familias. Se puede observar que hay diferencias estadísticamente significativas entre las familias (sin traslape entre sus límites de confianza para un α de 0,95).

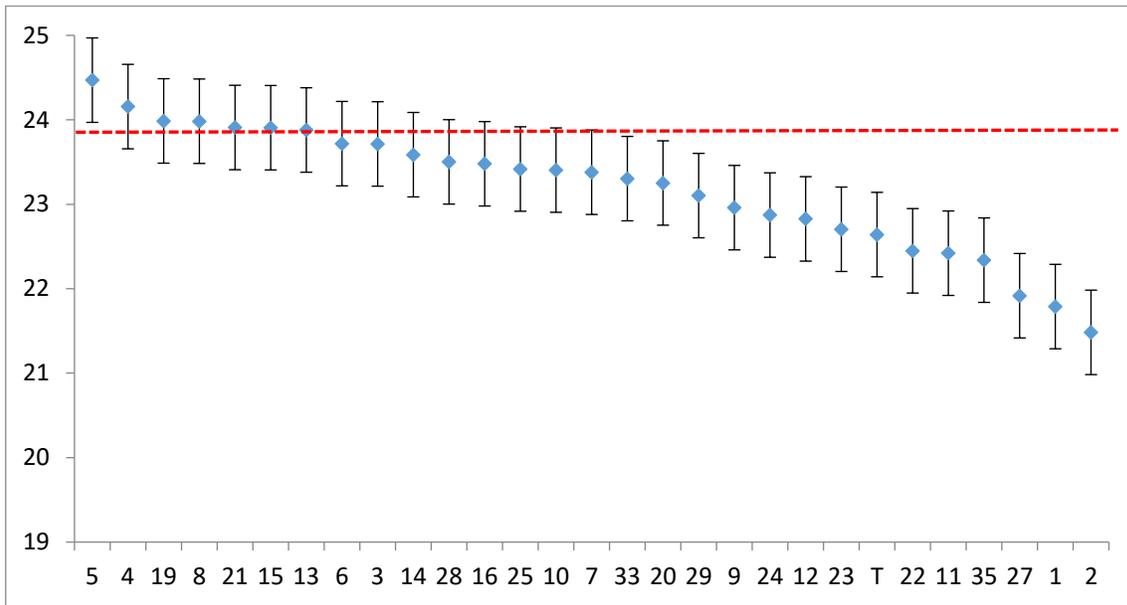


Figura 2. Valor genético y límites de confianza para el DAP en 28 familias de teca y un testigo, evaluados a los 11 años en Hojancha, Guanacaste. La línea roja segmentada muestra el promedio de las mejores 10 familias.

Puede observarse que entre las primeras diez familias y las últimas seis existe una diferencia de aproximadamente 2 cm en el DAP promedio (diferencial de selección). Esto representa un 10% de superioridad en crecimiento a esta edad. Puede observarse también, que más de 12 familias superan estadísticamente al material testigo.

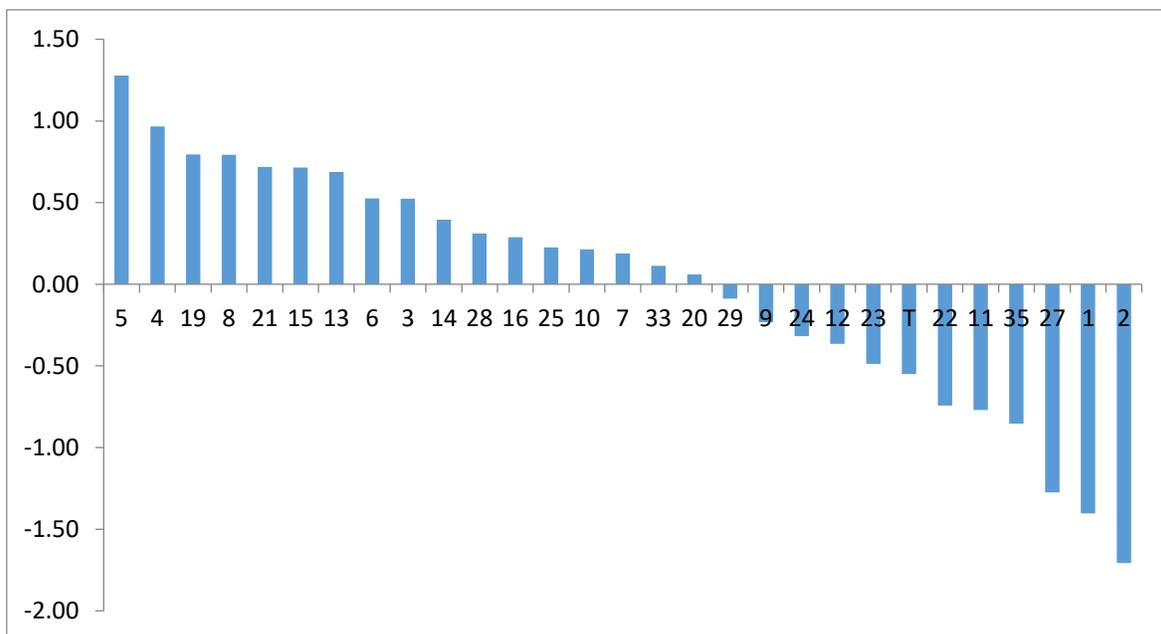


Figura 3. Desvío del valor genético promedio del DAP de cada familia, con respecto al promedio de la población, a los once años de edad en el ensayo de progenie de teca en Hojanca, Guanacaste.

En la figura 3 se logra mostrar una clara expresión de la superioridad genética en crecimiento del DAP de algunas familias de teca a esta edad, con respecto al valor promedio de toda la población.

Cuadro 4. Ranking genético de familias y ganancia genética esperada en DAP y volumen comercial a los once años de edad, en un ensayo de progenie de 28 familias de *T. grandis*, en Hojanca, Guanacaste.

Orden	Familia	Ganancia genética esperada (DAP en cm)	Ganancia genética esperada (Volumen Comercial m ³)	Familia
1	5	2,55	0,0549	5
2	4	2,24	0,0491	4
3	19	2,03	0,0451	8
4	8	1,91	0,0428	13
5	21	1,82	0,0407	19
6	15	1,75	0,038	14
7	13	1,7	0,036	21
8	6	1,62	0,0344	20

9	3	1,56	0,0332	6
10	14	1,48	0,0321	3
11	28	1,4	0,0311	15
12	16	1,33	0,0301	10
13	25	1,26	0,0288	16
14	10	1,2	0,0278	33
15	7	1,15	0,0266	28
16	33	1,09	0,0255	25
17	20	1,03	0,0245	7
18	29	0,97	0,0226	29
19	9	0,89	0,0205	9
20	24	0,82	0,0186	24
21	12	0,74	0,0167	12
22	23	0,66	0,0149	23
23	T	0,59	0,013	T
24	22	0,50	0,0111	11
25	11	0,42	0,0093	22
26	35	0,34	0,0075	35
27	27	0,23	0,0055	27
28	1	0,12	0,0027	1
29	2	0	0	2

Puede observarse del cuadro 4, que el ranking genético de familias para el DAP es muy similar al del volumen comercial, tal y como se espera. Las pequeñas diferencias en el cambio de posición de familias en el ranking del volumen se deben a las diferencias en su altura comercial, valor que forma parte del cálculo del volumen comercial.

Discusión

En la investigación se encontró grandes diferencias genéticas entre las 28 familias de teca evaluadas para todos los caracteres cuantitativos (crecimiento), pero no para la calidad de los árboles. Los valores de heredabilidad individual (h^2_a) y heredabilidad familiar (h^2_{fam}) son sumamente altos en comparación con los reportados para teca en ensayos de progenie (Murillo y Badilla 2004, Murillo *et al.* 2013) y, mucho mayor a los reportados en ensayos clonales (Badilla y Murillo 2016,

Badilla y Murillo 2017). Los valores de los coeficientes de variación genética individual (CV_{gi}%) y familiar (CV_{gFam}%) oscilaron desde un 4 a un 20%, con un valor máximo para el volumen comercial. Estos resultados son esperados dado que provienen de ensayos de progenie, donde la variación genética suele ser mayor a la variación entre clones. Los árboles plus que se evalúan en estos ensayos provinieron de selecciones rigurosas y muy amplias en toda la península de Nicoya (Rojas 1999). La variable volumen comercial suele registrar mayor variación, dada su condición de involucrar tanto al DAP como a la altura comercial.

En cuanto al carácter calidad del árbol, sus parámetros genéticos indican baja variabilidad genética y poco potencial de mejoramiento. Dos posibles explicaciones pueden sustentar este resultado, 1) en efecto hay una baja variación genética entre individuos y familias, dado que la mayoría de los árboles tienen muy buena a excelente calidad del fuste para producción de madera; 2) la calidad del árbol se basa en la calificación de la calidad que se le asigna a cada una de sus trozas. Es decir, es una variable categórica y por su naturaleza, está sujeta a un mayor sesgo de valoración humana, en alta dependencia de quién sea el que califique los árboles. Sin embargo, en esta investigación la calidad de las trozas fue valorada por la misma persona en todos los casos, por lo que se descarta la segunda posibilidad. Este ensayo tuvo un raleo silvicultural del 50% a los 4 años de edad y otro raleo de un 33% basado en el valor genético de los individuos, al año 9. Como resultado, se eliminó la mayoría de los árboles defectuosos y quedaron en pie, los mejores representantes para cada familia. Este efecto del raleo produjo que la variable calidad del árbol perdiera su valor potencial desde el punto de vista de mejoramiento genético. Por tanto, el resultado evidente es que los árboles remanentes son en su mayoría de muy buena a excelente calidad de fuste, con poca variabilidad entre familias.

En el cuadro 3 puede observarse que los coeficientes de variación genética individual y familiar son sumamente bajos para el carácter calidad, con valores de 1 y 2%, producto posiblemente del efecto de la selección y eliminación durante el raleo.

Los valores altos registrados para la heredabilidad y el coeficiente de variación genética en el volumen comercial, pueden también resultar del efecto de los once años de edad del ensayo. El volumen conjunta la variación del diámetro con la altura comercial, cuya expresión del genotipo se manifiesta y se acentúa con el paso de la edad. Es decir, a mayor edad, resultan más evidente la variación y diferencias en volumen entre genotipos. Los efectos ambientales iniciales van perdiendo su efecto en la medida en que los árboles envejecen. Debe añadirse a esta explicación el efecto de los raleos en este ensayo. Como parte de su diseño, se previó desde la siembra inicial, la posibilidad de realizar un primer raleo al año 4 ó 5, del 50% de los árboles de cada pareja con el peor desempeño o adaptación. Este raleo se realiza con criterios silviculturales clásicos (individuos con menor crecimiento, baja calidad del fuste, presencia de defectos de ramas, gambas, etc.), por lo que logra eliminar de la población la mayor parte de los árboles de peor desempeño. Estos raleos permiten eliminar individuos mal plantados, con daños producto de efectos ambientales aleatorios ajenos a la expresión genética, etc., que logran por tanto que permanezcan en pie los mejores representantes de cada pareja y familia. El raleo oportuno logra reducir la competencia por espacio entre los individuos remanentes. Esta competencia es precisamente el mayor efecto ambiental que puede tener un ensayo genético en afectación del crecimiento de los árboles. Por tanto, cada vez que se realice un raleo en un ensayo genético, que garantice que los árboles remanentes mantienen condiciones similares de espacio de crecimiento, logrará reducir significativamente los efectos ambientales y redundará en valores más altos de heredabilidad. Este ensayo tuvo un primer raleo al año 5 y un segundo raleo al año 9, que ya tuvo como criterio principal el valor genético de cada individuo. Se eliminó un 33% de los individuos con la peor ubicación en el ranking genético dentro de cada familia. Esto resultó en que la población remanente se redujera significativamente en número, y permitió que el análisis genético se realice ahora al año once, con los mejores individuos de cada familia. La resultante es un ensayo que aumenta su valor genético, las familias están representadas por sus mejores progenies y el análisis genético mejora en el sentido de que las diferencias entre familias son el resultado de la expresión genética con un reducido efecto ambiental.

Este efecto del raleo explica entonces el aumento en los valores de heredabilidad (menor efecto ambiental). Mientras que en términos de los coeficientes de variación genética entre individuos y familias, el ensayo registró un valor discreto para el DAP y la altura comercial. Debe recordarse que con la ejecución de los raleos, la población remanente en el ensayo se redujo en número significativamente, lo que pudo explicar su menor valor en estos coeficientes de variación.

Se puede observar que la mayor parte de las familias superaron ampliamente al material testigo en los caracteres de crecimiento. Lo que augura un potencial muy alto de mejoramiento, si se utiliza la semilla de los mejores individuos dentro de las mejores familias de la población.

Si se seleccionan las mejores 10 familias del ranking genético del volumen comercial (cuadro 4), se obtendría una ganancia genética esperada de 0,0796 m³ por árbol, que equivale a un 33,69%, con respecto al promedio poblacional.

Una mejor decisión sería entonces, realizar una selección de los mejores dos árboles (progenies) de las mejores 10 familias, con lo cual se logra una maximización de la ganancia genética, tal y como lo proponen Pavlotzky y Murillo (2013). En este caso se obtendría un componente de ganancia genética producto de la selección de las mejores 10 familias, y un nuevo componente de ganancia genética producto de la selección de los dos mejores árboles dentro de las mejores familias:

GG = GG selección de Familias + GG selección mejores individuos dentro de Fam

$$GG = h^2_{Fam} * S_{Fam} + h^2_{WFam} * S_{WFam} \quad (6)$$

GG = 0,0321 m³ + 0,0475 m³, para un total de 0,0796 m³, que equivale a un 33,69% por árbol, con respecto al valor promedio del volumen de la población.

Los valores permiten estimar que si se colecta semilla de las mejores 10 familias, se obtendría una ganancia en crecimiento del DAP de aproximadamente 1,5 cm a esta misma edad. Si se relaciona esta ganancia en crecimiento con el promedio del

DAP de la población (DAP = 23,19 cm, cuadro 3), este valor corresponde a un 6,46%. En una plantación de teca que se proyecta su cosecha a 20 años, con el uso de esta semilla se podría reducir el turno en 1,3 años. Sin embargo, si se seleccionan los mejores dos individuos (progenies) de las mejores 10 familias, se obtendría una mayor ganancia genética: GG = 1,5 cm + 2,18 cm, para un total de 3,68 cm, que equivale a un 15,87% con respecto al valor promedio de la población. Esto implica una reducción de poco más de tres años en el turno de rotación de esta especie, es decir, una cosecha a los 17 años producto del mejoramiento genético en el turno de rotación.

Conclusiones

Se observa valores muy altos de heredabilidad, en particular para el DAP ($h^2_{ind} = 0,49$) y el volumen comercial ($h^2_{ind} = 0,39$), debido al efecto de edad del ensayo y al efecto de reducción de los efectos ambientales producto de los dos raleos.

El coeficiente de variación genética registra valores bajos y moderados debido al efecto de disminución poblacional (N) producto de los dos raleos en el ensayo.

La calidad del fuste no registra variación genética importante y una heredabilidad limitada, explicado por el efecto de los dos raleos que eliminaron buena parte de los árboles con defectos en la calidad del fuste.

La mejor opción de selección es la de coleccionar semilla de los dos mejores individuos dentro de las mejores 10 familias del ensayo. Esta decisión produciría una ganancia genética esperada en volumen comercial por árbol de un 33,69% ($0,08m^3$) y de 3,68 cm (15,8%).

El material testigo se ubicó en la posición 23 de 29 puestos en el ranking genético para el volumen comercial y para el DAP.

Las familias 2 ,1 y 27 fueron las peor ubicadas en el ranking genético para el DAP.

Capítulo 2. Evaluación de los parámetros genéticos en un ensayo de progenie de teca (*Tectona grandis* Linn.) de 11 años de edad en Santa Cruz, Guanacaste, Guanacaste.

Steven Figueroa Loría *

Resumen

Se evaluó un ensayo de progenie de *Tectona grandis* ubicado en Santa Cruz, Guanacaste, conformado por 28 familias más un testigo. El objetivo fue determinar los parámetros genéticos, seleccionar los materiales de mayor crecimiento y calidad de fuste, y determinar la ganancia genética esperada para su utilización en el programa de mejoramiento genético de la especie. El ensayo fue establecido en 1999 como parte del programa de mejoramiento genético de la cooperativa de mejoramiento genético GENFORES, en asocio con el Centro Agrícola Cantonal de Hojancha. Se evaluó el diámetro a 1,3 m de altura, se calificó la calidad de las primeras cuatro trozas, la presencia de bifurcación, la altura comercial, la presencia y severidad de gambas, el volumen comercial y la altura total. Los datos fueron analizados con el software SELEGEN. Los valores de heredabilidad individual (h^2_i) fueron de 0,232, 0,044, 0,175 y 0,006, para los caracteres DAP, altura comercial, volumen comercial y calidad del fuste respectivamente. Mientras que la heredabilidad media familiar (h^2_{fam}) fue de 0,592 para el DAP, 0,245 para la altura comercial, 0,555 para el volumen comercial y 0,041 para la calidad del fuste. El coeficientes de variación genética aditiva individual (Cv_{gi}) y entre familias (CV_{gp}) registró valores desde 1% a 13,8%, que representaron más del doble en los caracteres cuantitativos que en los cualitativos. La ganancia genética esperada en volumen comercial, con la selección de los mejores dos individuos dentro de las

mejores 10 familias, se estimó en 18,17% por árbol, con respecto al valor promedio del volumen de la población.

Palabras clave: mejoramiento genético, calidad, volumen, heredabilidad.

*Figuroa Loría S. 2018. Parámetros genéticos de *Tectona grandis* Linn. a los 11 años de edad en el Pacífico norte de Costa Rica. Tesis de Licenciatura. Escuela de Ingeniería Forestal, Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago, Costa Rica 60p.



This work by Roger Steven Figuroa Loría is licensed under a [Creative Commons Attribution-NonCommercial-NoDerivatives 4.0 International License](https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/).

Chapter 2. Evaluation of genetic parameters in an 11-year-old teak progeny trial (*Tectona grandis* Linn) In Santa Cruz, Guanacaste.

Steven Figueroa Loría *

Abstract

A progeny trial of *Tectona grandis* located in Santa Cruz, Guanacaste, comprising 28 families plus a control, was evaluated. The objective was to determine and evaluate the genetic parameters, select the materials with the highest growth and stem quality, and determine the expected genetic gain for its use in the breeding program of the species. The trial was established in 1999 as part of the genetic improvement program of the genetic improvement cooperative GENFORES, in association with the Centro Agrícola Cantonal de Hojanca. The diameter was evaluated at 1.3 m height, the quality of the first four logs, the presence of bifurcation, the commercial height, the presence and severity of prawns, the commercial volume and the total height were classified. The data was analyzed with the SELEGEN software. The individual heritability values (h^2_i) were 0.232, 0.044, 0.175 and 0.006, for the DAP characters, commercial height, commercial volume and stem quality respectively. While the average family heritability (h^2_{fam}) was 0.592 for the DAP, 0.245 for the commercial height, 0.555 for the commercial volume and 0.041 for the stem quality. The coefficients of individual genetic variation (Cv_{gi}) and between families (Cv_{gp}) registered values from 1% to 13.8%, which represented more than double in the quantitative characteristics than in the qualitative ones. The expected genetic gain in commercial volume, with the selection of the best two individuals within the best 10 families, was estimated at 18.17% per tree, with respect to the average value of the volume of the population.

Keywords: genetic improvement, growth, selection, quality, heredability, volume.

*Figueroa Loría S. 2018. Parámetros genéticos de *Tectona grandis* Linn. a los 11 años de edad en el Pacífico norte de Costa Rica. Tesis de Licenciatura. Escuela de Ingeniería Forestal, Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago, Costa Rica 60p.

Introducción

Uno de los propósitos principales de la reforestación es la producción económica y a corto plazo de materia prima para abastecer la demanda del sector forestal industrial, además de los posibles beneficios ecológicos que se generan con el establecimiento de plantaciones en sitios muy degradados. La demanda es determinada por las necesidades de madera aserrada, papel, energía (leña) y otros tipos de productos que los consumidores requieren (Moya, 2007).

La teca (*Tectona grandis*) es una especie considerada valiosa por la calidad y durabilidad de su madera. En Costa Rica, la teca es una de las principales especies en los programas de reforestación y de la superficie dedicada a plantaciones forestales (165 962 ha), alrededor de 25 600 ha son dedicadas a teca (Abdelnour & Muñoz 2005).

Sin embargo, la calidad deficiente de muchas de estas plantaciones justificó el inicio de programas de mejoramiento de la especie. Por lo que, la introducción de nuevos conceptos como biotecnología, conservación de germoplasma mejoramiento genético y reforestación clonal permitieron avanzar hacia una tecnología de reforestación más intensiva de mayor productividad y rentabilidad, donde llegaron a combinarse el conocimiento científico con el empírico (Murillo *et al.* 2001).

Con el fin de cuantificar los parámetros genéticos y la ganancia genética de las plantaciones de *T. grandis* y obtener híbridos mejorados o clones en esta investigación se evalúan 28 familias de *Teca* establecidas en un ensayo en el cantón de Santa Cruz, Guanacaste, como parte del programa de mejoramiento genético de GENFORES (Cooperativa de mejoramiento genético forestal) creado por la Escuela de Ingeniería Forestal del Instituto Tecnológico de Costa Rica.

Materiales y métodos

Diseño y ubicación del ensayo

El ensayo fue establecido en 1999 en Barrio Limón, Santa Cruz, Guanacaste. Es un sitio con un relieve muy plano que se inunda fácilmente con la caída de las lluvias, sin embargo, el terreno posee muy buen drenaje. El sitio presenta un primer horizonte del suelo que tiene características vérticas o de vertisol. En el periodo lluvioso registra encharcamiento cuando hay episodios de alta precipitación. Mientras que en el período seco, se puede observar la presencia de agrietamientos en el suelo, aunque relativamente leves y poco profundos.

Para el establecimiento del ensayo se utilizaron progenies provenientes de árboles plus seleccionados en toda la península de Nicoya, como parte del inicio de un programa de mejoramiento genético del CACH (Rojas 1999). Estos ensayos forman parte del programa de mejoramiento genético de la cooperativa GENFORES con *T. grandis*.

Los árboles plus se seleccionaron con base en 9 características: altura total, DAP, rectitud de fuste (en tres categorías, donde 1 es excelente y 3 es deficiente), ausencia de bifurcación, ausencia de ramas gruesas en el fuste, ausencia de grano en espiral, de gambas en la base, forma de fuste (cilíndrico) y buen estado fitosanitario (ausencia visible de plagas o enfermedades).

El diseño experimental del ensayo genético fue el empleado y propuesto por GENFORES (Murillo *et al.* 2001; Murillo y Badilla 2004). Consiste en un diseño de bloques completos al azar con seis repeticiones o bloques. De cada familia se plantaron tres parejas de progenies ($n=6$), distribuidas separadas y aleatoriamente dentro de cada bloque (parcela o unidad experimental), con el objetivo posterior de su conversión en huerto semillero (Rojas 1999) En todos los bloques se plantó material testigo procedente de semilla de los mejores rodales semilleros locales.

Este ensayo de progenie posee entonces 29 tratamientos, incluido el testigo. Los árboles fueron plantados con un distanciamiento de 3 m x 3 m (Figura 4).

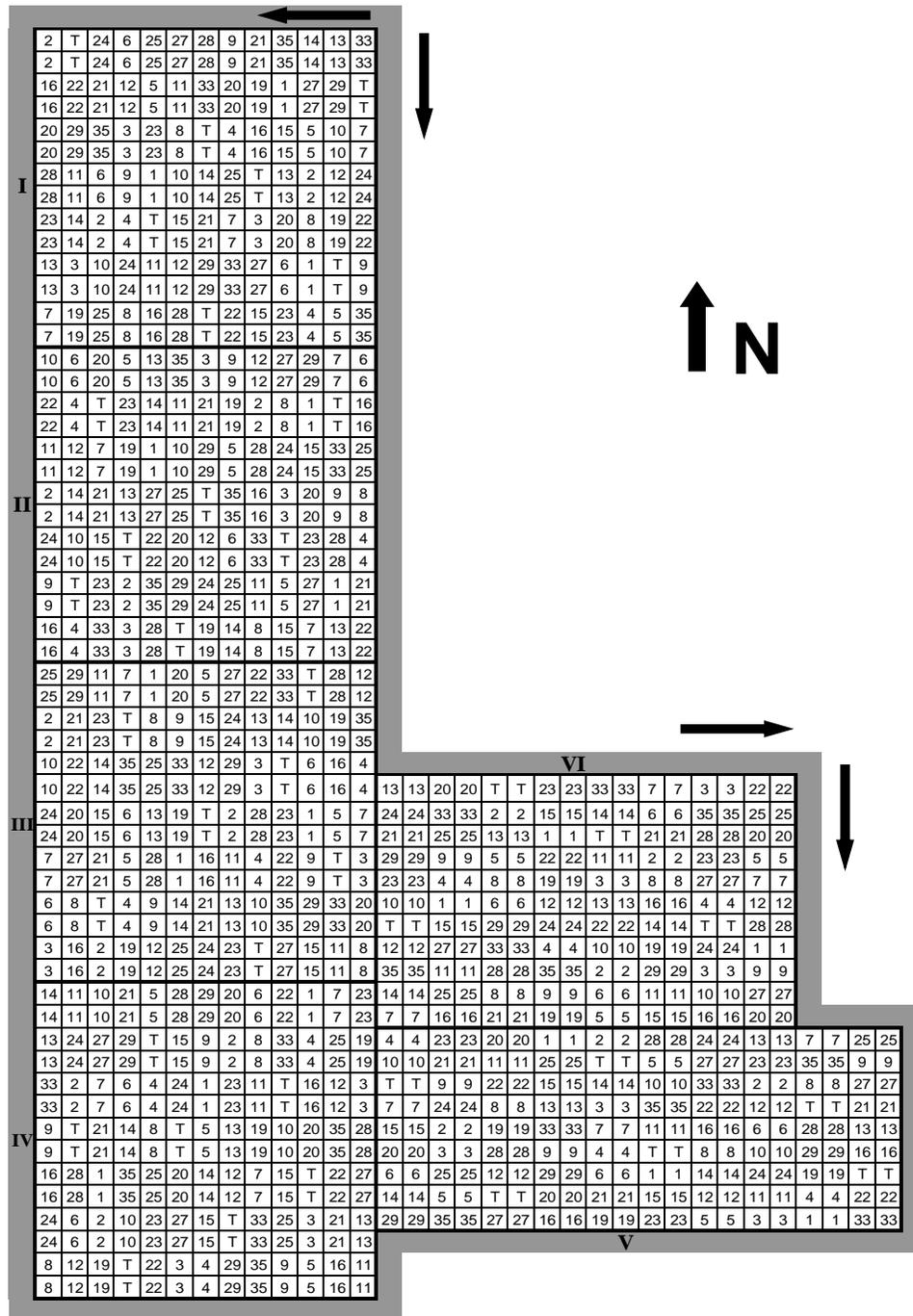


Figura 4. Diseño del ensayo de progenie de *T. grandis* L. del Centro Agrícola Cantonal de Hojanca, establecido en Barrio Limón, Santa Cruz, Guanacaste (Rojas1999).

Los caracteres evaluados a los 11 años de edad fueron: diámetro a 1,3 m; calidad de las primeras cuatro trozas de 2,5 m de longitud según la metodología propuesta por Murillo y Badilla (2004); presencia o ausencia de bifurcación (pérdida del eje principal); número de trozas con valor comercial basado en la rectitud y altura de la primera bifurcación estimada visualmente, volumen comercial (hasta los 12,5 cm de diámetro o donde aparece el primer defecto severo) estimada y altura total, ambas estimadas con ayuda del programa Avalúos Forestales (Murillo y Badilla 2011); finalmente, presencia y severidad de gambas. La calidad del árbol se obtuvo por medio de un promedio ponderado de la calidad de sus primeras cuatro trozas, con base en un peso económico asignado para cada troza según su posición dentro del árbol (cuadro 5).

Cuadro 5. Peso económico relativo de cada troza a lo largo del árbol (Espitia, *et al.* 2010)

Nº de trozas en el árbol	1er troza	2da troza	3ra troza	4ta troza	5ta troza
1	100	-	-	-	-
2	60	40	-	-	-
3	45	33	22	-	-
4	40	30	20	10	-
5	35	25	20	15	5

Análisis de datos

La información recolectada en campo se ordenó en una base datos, mediante el programa Excel 2013, donde se calculó el volumen total para cada árbol mediante la fórmula convencional ($VolCom = (DAP/100)^2 * \pi / 4 * No \text{ trozas comerciales de } 2,5m * 0,65$). Donde 0,65 fue el factor de forma o conicidad utilizado.

El valor de calidad obtenido resultó en una escala de 1 a 4, donde 1 equivale a la mejor calidad y 4 a la peor. Para una mejor comprensión de estos valores, la calidad

se transformó en una escala positiva de valor porcentual y donde 100 es la mejor calidad posible y 0 la peor. La transformación se obtuvo de la siguiente forma:

$$Cal\% = (1 - ((Cal - 1)/3)) * 100 \quad (1)$$

Donde Cal es el valor de la calidad del árbol en escala de 1 a 4

El análisis genético de los datos se realizó con el software SELEGEN (Resende, 2007), donde se utilizó el modelo 1 (bloques al azar, progenies de medio hermanos, varias plantas por parcela):

$$\text{Modelo 1: } y = Xr + Za + Wp + e \quad (2)$$

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, “i” es el vector de los efectos de la interacción genotipo x ambiente (aleatorios), “p” es el vector de los efectos de la parcela (asumidos como aleatorios), “e” es el vector de errores residuales. Las letras mayúsculas representan las matrices de incidencia para los efectos referidos (Resende, 2007).

La correlación genética entre caracteres se estimó después, una vez que fueron eliminados los efectos ambientales (ecuación 3), con base en el software SELEGEN (Resende, 2007). La significancia de los valores de correlación fue evaluada con la prueba estadística de “t” (ecuación 4), según el procedimiento sugerido por Steel y Torrie (1980), pág 279, Tabla pág 597:

$$r_{a(x,y)} = \frac{COV_{\hat{a}(x,y)}}{\hat{\sigma}_{\hat{a}x} \hat{\sigma}_{\hat{a}y}} \quad (3)$$

Donde, $Cov_{\hat{a}(x,y)}$ es la covarianza genética entre los caracteres “X” and “Y”, mientras que $\sigma_{\hat{a}x}$ y $\sigma_{\hat{a}y}$ es cada una la desviación estándar genética de los caracteres “X” y “Y” respectivamente.

$$t = \frac{r_{a(x,y)}}{\sqrt{\frac{1-r_{a(x,y)}^2}{n-2}}} \quad (4)$$

El tamaño efectivo de población se determinó a partir de la función sugerida por Vencovsky (en Resende, 2002, pág 70):

$$N_e = \frac{4 \cdot N_f \cdot k_f}{K_f + 3} \quad (5)$$

Donde, N_f = Número de familias seleccionadas; mientras que k_f es el número promedio de individuos seleccionados dentro de familias. Ambos parámetros de la función aumentan con cada nuevo individuo incluido en la selección, en particular si el árbol pertenece a una nueva familia.

Cuadro 6. Descripción de los parámetros generados por SELEGEN, mediante el procedimiento REML/BLUP, para un ensayo de progenie de teca de 11 años evaluada en Santa Cruz, Guanacaste.

Parámetro	Descripción
Va	Varianza genética aditiva.
V_{parc}	Varianza ambiental entre parcelas (familias dentro de bloques).
Ve	Varianza residual o no explicada por el modelo
Vf	Varianza fenotípica total = Va+V _{parc} +Ve
h²a	Heredabilidad individual en sentido estricto, es decir, de los efectos aditivos.
h²Fam	$\frac{0,25Va}{0,25Va + \frac{V_{parc}}{6} + \frac{0,75Va+Ve}{6 \cdot 3}}$ heredabilidad media de familia, asumiendo sobrevivencia completa, donde 6 es el número de repeticiones (o bloques) y 3 el número de individuos/familia/bloque antes del raleo.
h²ad	$\frac{0,75Va}{0,75Va+Ve}$: heredabilidad aditiva o heredabilidad dentro de familias (“within family”).
CV_{gi}%:	$[(\sqrt{Va}) / \text{Media General}] \cdot 100$: coeficiente de variación genética aditiva individual.
CV_{gfam}%:	$[\sqrt{\frac{Va}{4}} / \text{Media General}] \cdot 100$: coeficiente de variación genotípica entre familias
CV_e%:	$\{\sqrt{\frac{0,75Va+Ve}{3} + V_{parc}} / \text{Media General}\} \cdot 100$: coeficiente de variación experimental.

- CVr** CVgf/CVe = coeficiente de variación relativa.
- SEP** desviación estándar del valor genotípico predicho de progenie, asumiendo sobrevivencia completa.

Resultados

En el cuadro 7 se muestra los valores obtenidos con SELEGEN para cada uno de los parámetros genéticos de la población de mejoramiento de teca.

Como se observa en el cuadro 7, el DAP (carácter cuantitativo) registró los valores más altos en los parámetros genéticos. Los valores de heredabilidad individual registrados son sumamente altos ($h^2_a > 0,17$) en los caracteres cuantitativos DAP y volumen comercial, no así con la altura total. Así también los valores de heredabilidad media familiar (h^2_{Fam}) son relativamente altos. Mientras que la calidad no registró un control genético importante en la población. Esto se debe a que entre las familias evaluadas se registraron mayores diferencias genéticas en el crecimiento en diámetro que en los caracteres cualitativos (ver Figuras 5 y 6). Los coeficientes de variación genéticos aditivos (CVgi) y entre familias (CVgfam), permiten mostrar con mayor claridad la variación genética entre familias. Estos dos coeficientes de variación genética registran valores de más del cuádruple en los caracteres cuantitativos con relación al carácter calidad del árbol.

Cuadro 7. Parámetros genéticos de 28 familias de medios hermanos de *T. grandis* de once años de edad en Santa Cruz, Guanacaste.

Parámetros	DAP (cm)	Altura comercial (m)	Volumen comercial (m3)	Calidad
Va	1,8018	0,1576	0,0010	0,7662
Vparc	0,4947	0,0359	0,0001	1,3442
Ve	5,4704	3,3522	0,0044	126,4151
Vf	7,7669	3,5457	0,0056	128,5255
h ² a	0,23 +- 0,15	0,044 +- 0,06	0,17 +- 0,13	0,006 +- 0,02
h ² Fam	0,5925	0,2447	0,5549	0,0412
h ² ad	0,1981	0,0341	0,1411	0,0045
Cvgi%	5,8828	4,2019	13,8310	1,0417
CVgFam%	2,9414	2,1009	6,9155	0,5208
Cve%	5,9756	9,0425	15,1727	6,1540

CVr	0,4922	0,2323	0,4558	0,0846
SEP	0,4285	0,1725	0,0104	0,4286
Media general	22,82	9,45	0,22	84,03

En las figuras 5 y 6 se muestra la distribución de las familias en el ranking genético para el carácter DAP. Puede observarse que el testigo (T) se ubica ligeramente por encima del promedio poblacional (12). Se puede observar que hay diferencias estadísticamente significativas entre las familias (sin traslape entre sus límites de confianza para un α de 0,95).

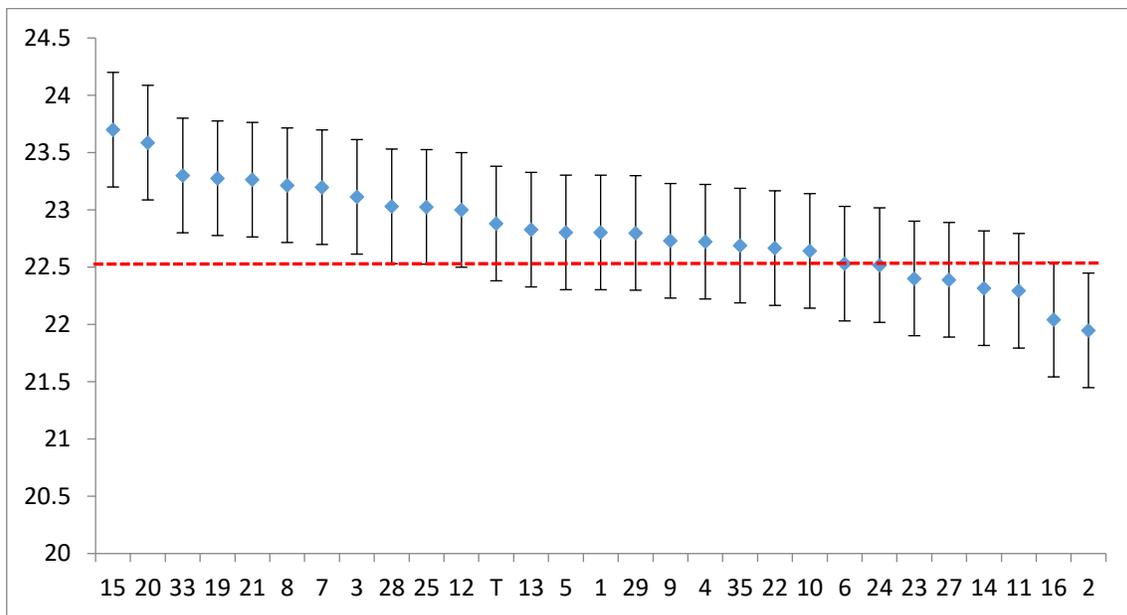


Figura 5. Valores genéticos y límites de confianza para el DAP, en un ensayo de progenie de 28 familias de *T. grandis* de once años de edad, en Santa Cruz, Guanacaste. La línea segmentada corresponde al límite inferior de las mejores 10 familias.

Puede observarse que entre las primeras diez familias y las últimas seis existe una diferencia de aproximadamente 2 cm en el DAP promedio (diferencial de selección). Esto representa un 10% de superioridad en crecimiento a esta edad. Puede observarse también, que más de 11 familias superan estadísticamente al material testigo.

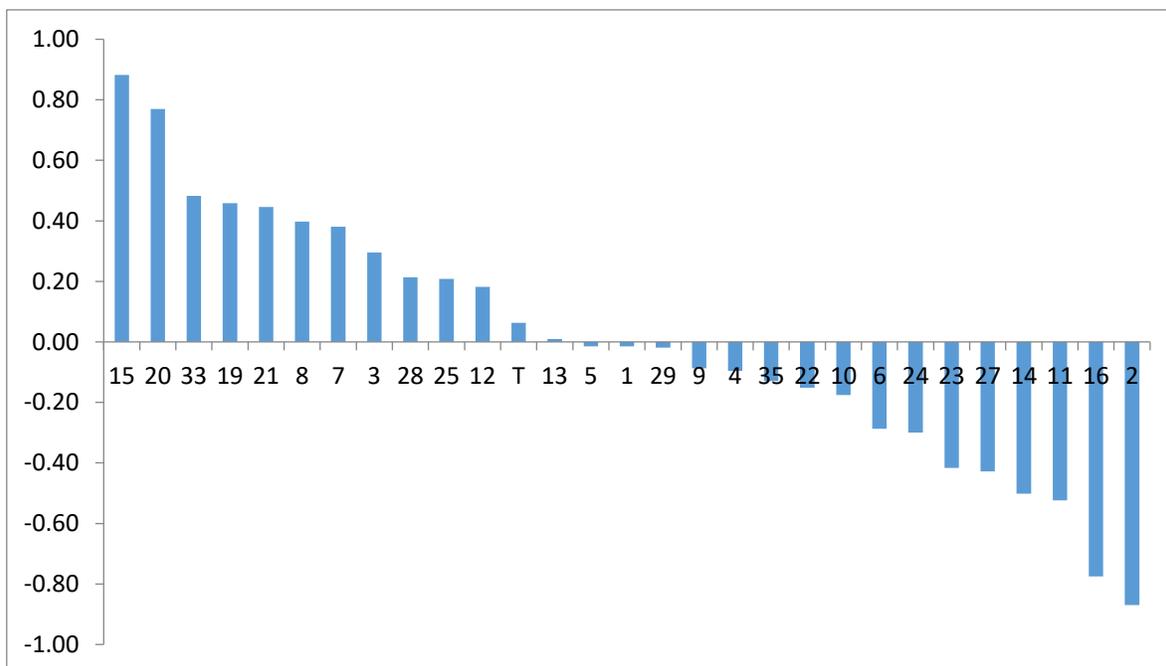


Figura 6. Desvío del valor genético del DAP a los once años con respecto del promedio de todos los materiales evaluados, en 28 familias de *T. grandis* y el testigo en Santa Cruz, Guanacaste.

En la figura 6 se logra mostrar una clara expresión de la superioridad genética en crecimiento de algunas familias de teca a los 11 años de edad, en esta región del Pacífico norte y seco del país. El material testigo se localiza prácticamente en el valor promedio de la población de mejoramiento.

Cuadro 8. Ranking genético de familias y ganancia genética esperada en DAP y volumen comercial a los once años de edad, en un ensayo de progenie de 28 familias de *T. grandis*, en Santa Cruz, Guanacaste.

Orden	Familia	Ganancia genética esperada (DAP en cm)	Ganancia genética esperada (Volumen Comercial m ³)	Familia
1	5	2.6079	0,44	20
2	4	2.3606	0,44	15
3	19	2.1052	0,44	8
4	8	1.9772	0,39	3
5	21	1.8859	0,35	19

6	13	1.8215	0,31	25
7	15	1.747	0,28	1
8	6	1.6721	0,26	4
9	3	1.6075	0,24	13
10	14	1.5318	0,22	28
11	28	1.4627	0,21	10
12	7	1.3872	0,20	12
13	16	1.3224	0,19	35
14	10	1.2626	0,18	33
15	25	1.2104	0,16	7
16	33	1.1428	0,15	5
17	20	1.0797	0,14	T
18	29	1.0153	0,13	24
19	9	0.9362	0,12	27
20	24	0.8519	0,11	21
21	12	0.7744	0,10	23
22	23	0.6894	0,09	29
23	T	0.6109	0,08	2
24	22	0.5226	0,07	9
25	11	0.441	0,06	6
26	35	0.353	0,05	14
27	27	0.2371	0,03	11
28	1	0.1278	0,02	16
29	2	0	0,00	22

Puede observarse del cuadro 8, que el ranking genético de familias para el DAP es muy similar al del volumen comercial, tal y como se espera. Las pequeñas diferencias en el cambio de posición de familias en el ranking del volumen se deben a las diferencias en su altura comercial, valor que forma parte del cálculo del volumen comercial.

Discusión

En la investigación se encontró grandes diferencias genéticas entre las 28 familias de teca evaluadas para todos los caracteres cuantitativos (crecimiento), pero no para la calidad de los árboles. Los valores de heredabilidad individual (h^2a) y heredabilidad familiar (h^2Fam) son sumamente altos en comparación con los

reportados para teca en ensayos de progenie (Murillo y Badilla 2004, Murillo *et al.* 2013) y, mucho mayor a los reportados en ensayos clonales de teca (Badilla y Murillo 2016, Badilla y Murillo 2017). Los valores de los coeficientes de variación genética individual (CVgi%) y familiar (CVgFam%) oscilaron desde un 2 a un 13%, con un valor máximo para el volumen comercial. Estos resultados son esperados dado que provienen de ensayos de progenie, donde la variación genética suele ser mayor a la variación entre clones. Los árboles plus que se evalúan en estos ensayos provinieron de selecciones rigurosas y muy amplias en toda la península de Nicoya (Rojas, 1999). La variable volumen comercial suele registrar mayor variación, dada su condición de involucrar tanto al DAP como a la altura comercial.

En cuanto al carácter calidad del árbol, sus parámetros genéticos indican baja variabilidad genética y poco potencial de mejoramiento. Dos posibles explicaciones pueden sustentar este resultado, 1) en efecto hay una baja variación genética entre individuos y familias, dado que la mayoría de los árboles tienen muy buena a excelente calidad del fuste para producción de madera; 2) la calidad del árbol se basa en la calificación de la calidad que se le asigna a cada una de sus trozas. Es decir, es una variable categórica y por su naturaleza, está sujeta a un mayor sesgo de valoración humana, en alta dependencia de quién sea el que califique los árboles. Sin embargo, en esta investigación la calidad de las trozas fue valorada por la misma persona en todos los casos, por lo que se descarta la segunda posibilidad. Este ensayo tuvo un raleo silvicultural del 50% a los 4 años de edad y otro raleo de un 33% basado en el valor genético de los individuos, al año 9. Como resultado, se eliminó la mayoría de los árboles defectuosos y quedaron en pie, los mejores representantes para cada familia. Este efecto del raleo produjo que la variable calidad del árbol perdiera su valor potencial desde el punto de vista de mejoramiento genético. Por tanto, el resultado evidente es que los árboles remanentes son en su mayoría de muy buena a excelente calidad de fuste, con poca variabilidad entre familias.

Los valores altos registrados para la heredabilidad y el coeficiente de variación genética en el volumen comercial, pueden también resultar del efecto de los once

años de edad del ensayo. El volumen conjunta la variación del diámetro con la altura comercial, cuya expresión del genotipo se manifiesta y se acentúa con el paso de la edad. Es decir, a mayor edad, resultan más evidente la variación y diferencias en volumen entre genotipos. Los efectos ambientales iniciales van perdiendo su efecto en la medida en que los árboles envejecen. Debe añadirse a esta explicación el efecto de los raleos en este ensayo. Como parte de su diseño, se previó desde la siembra inicial, la posibilidad de realizar un primer raleo al año 4 ó 5, del 50% de los árboles de cada pareja con el peor desempeño o adaptación. Este raleo se realiza con criterios silviculturales clásicos (individuos con menor crecimiento, baja calidad del fuste, presencia de defectos de ramas, gambas, etc.), por lo que logra eliminar de la población la mayor parte de los árboles de peor desempeño. Estos raleos permiten eliminar individuos mal plantados, con daños producto de efectos ambientales aleatorios ajenos a la expresión genética, etc., que logran por tanto que permanezcan en pie los mejores representantes de cada pareja y familia. El raleo oportuno logra reducir la competencia por espacio entre los individuos remanentes. Esta competencia es precisamente el mayor efecto ambiental que puede tener un ensayo genético en afectación del crecimiento de los árboles. Por tanto, cada vez que se realice un raleo en un ensayo genético, que garantice que los árboles remanentes mantienen condiciones similares de espacio de crecimiento, logrará reducir significativamente los efectos ambientales y redundará en valores más altos de heredabilidad. Este ensayo tuvo un primer raleo al año 5 y un segundo raleo al año 9. En este segundo raleo se utilizó como criterio principal de eliminación el valor genético de cada individuo, es decir, se eliminó un 33% de los individuos con la peor ubicación en el ranking genético dentro de cada familia. Esto resultó en que la población remanente se redujera significativamente en número, y permitió que el análisis genético se realice ahora al año once, con los mejores individuos de cada familia. La resultante es un ensayo que aumenta su valor genético, dado que las familias están representadas por sus mejores progenies y el análisis genético mejora, en el sentido de que las diferencias entre familias, son el resultado de la expresión genética con un reducido efecto ambiental. Este efecto del raleo explica entonces el aumento en los valores de heredabilidad (menor efecto ambiental).

Mientras que en términos de los coeficientes de variación genética entre individuos y familias, el ensayo registró un valor discreto para el DAP y la altura comercial. Debe recordarse que con la ejecución de los raleos, la población remanente en el ensayo se redujo en número significativamente, lo que puede explicar su menor valor en estos coeficientes de variación. Las diferencias entre el valor más bajo y el más alto se redujo con el raleo.

Se puede observar que un 40% de las familias superaron ampliamente al material testigo en los caracteres de crecimiento. Lo que augura un potencial muy alto de mejoramiento, si se utiliza la semilla de los mejores individuos dentro de las mejores familias de la población. Debe recordarse que este sitio tiene un horizonte superior con características vérticas, con problemas de drenaje en la época lluviosa (sitio muy plano además) y agrietamiento en el período seco, aunque no muy pronunciado. Estas condiciones de sitio marginales pueden estar afectando la adaptabilidad y desarrollo de muchos de los árboles del ensayo. Lo que podría explicar por qué razón, solamente un 40% de las familias logran superar en crecimiento al testigo.

Si se seleccionan las mejores 10 familias del ranking genético del volumen comercial (cuadro 8), se obtendría una ganancia genética esperada de 0,22 m³ por árbol, que equivale a un 10% con respecto al testigo (0,20m³).

Una mejor decisión sería entonces, realizar una selección de los mejores dos árboles (progenies) de las mejores 10 familias, con lo cual se logra una maximización de la ganancia genética, tal y como lo proponen Pavlotzky y Murillo (2013). En este caso se obtendría un componente de ganancia genética producto de la selección de las mejores 10 familias, y otro componente de ganancia genética producto de la selección de los dos mejores árboles dentro de las mejores familias:

GG = GG selección de Familias + GG selección mejores individuos dentro de Fam

$$GG = h^2_{Fam} * S_{Fam} + h^2_{WFam} * S_{WFam} \quad (6)$$

$GG = 0,02 \text{ m}^3 + 0,0431 \text{ m}^3$, para un total de $0,06310 \text{ m}^3$, que equivale a un 22,5% por árbol, con respecto al material testigo.

Los valores permiten estimar que si se colecta semilla de las mejores 10 familias, se obtendría una ganancia en crecimiento del DAP de aproximadamente 0,91 cm a esta misma edad. Si se relaciona esta ganancia en crecimiento con el promedio del DAP de la población (DAP = 22,82 cm, cuadro 7), este valor corresponde a un 4%. En una plantación de teca que se proyecta su cosecha a 20 años, con el uso de esta semilla se podría reducir el turno en $20 * 0,04 = 0,8$ años. Sin embargo, si se seleccionan los mejores dos individuos (progenies) de las mejores 10 familias, se obtendría una mayor ganancia genética: $GG = 0,91 \text{ cm} + 2,18 \text{ cm}$, para un total de 3,66 cm, que corresponde a $3,66/22,82 = 16\%$ con respecto al valor promedio poblacional (diferencial). Cuyo impacto en reducción del turno se puede estimar como $20 \text{ años} * 0,16 = 3,2$ años. Esto implica una reducción de poco más de tres años en el turno de rotación de esta especie, que se proyectaría a sus 17 años de edad.

Conclusiones

Se observa valores altos de heredabilidad, en particular para el DAP ($h^2_{\text{ind}} = 0,23$) y el volumen comercial ($h^2_{\text{ind}} = 0,18$), debido al efecto de edad del ensayo y al efecto de reducción de los efectos ambientales producto de los dos raleos.

El coeficiente de variación genética registra valores bajos y moderados debido al efecto de disminución poblacional producto de los dos raleos en el ensayo.

La calidad del fuste no registra variación genética importante y una heredabilidad limitada, explicado por el efecto de los dos raleos que eliminaron casi todos los árboles con defectos cualitativos. Como resultado, la población remanente es muy similar en cuanto a su alta calidad del fuste.

La mejor opción de selección es la de colectar semilla de los dos mejores individuos dentro de las mejores 10 familias del ensayo. Esta decisión produciría una ganancia

genética esperada en volumen comercial por árbol de un 18,17% (0,0410 m³) y de 3,66 cm (16%) y una reducción de 3 años en el turno de cosecha final.

El material testigo se ubicó en la posición 12 de 29 puestos en el ranking genético para el volumen comercial y para el DAP.

Las familias 11 ,16 y 2 fueron las peor ubicadas en el ranking genético para el DAP.

Capítulo 3. Evaluación de los parámetros genéticos en un ensayo de progenie de teca (*Tectona grandis* Linn.) en San Mateo, Alajuela.

Steven Figueroa Loría *

Resumen

Se evaluó un ensayo de progenie de *Tectona grandis* ubicado en San Mateo, Alajuela, conformado por 27 familias más un testigo. El objetivo fue determinar los parámetros genéticos, la ganancia genética esperada y seleccionar los materiales de mayor crecimiento y calidad de fuste, para su utilización en el programa de mejoramiento genético de la especie. El ensayo fue establecido en 1999 como parte del programa de mejoramiento genético de la cooperativa de mejoramiento genético GENFORES, en asocio con el Centro Agrícola Cantonal de Hojancha. Se evaluó el diámetro a 1,3 m de altura, se calificó la calidad de las primeras cuatro trozas, la presencia de bifurcación, se estimó la altura comercial, la presencia y severidad de gambas, el volumen comercial y se estimó la altura total. Los datos fueron analizados con el software SELEGEN. Los valores de heredabilidad individual (h^2_i) fueron de 0,28, 0,16, 0,27 y 0,12, para los caracteres DAP, altura comercial, volumen comercial y calidad del fuste respectivamente. Mientras que la heredabilidad media familiar (h^2_{fam}) fue de 0,64 para el DAP, 0,47 para la altura comercial, 0,62 para el volumen comercial y 0,42 para la calidad del fuste. El coeficientes de variación genética aditiva individual (Cv_{gi}) y entre familias (CV_{gp}) registró valores de 2,7% a 22%, que representaron más del doble en los caracteres cuantitativos que en los cualitativos. La ganancia genética esperada en volumen comercial, con la selección de los mejores dos individuos dentro de las mejores 10 familias, se estimó en 36,62% por árbol, con respecto al valor promedio del volumen de la población.

Palabras clave: mejoramiento genético, selección, crecimiento, calidad

*Figuroa Loría S. 2018. Parámetros genéticos de *Tectona grandis* Linn. a los 11 años de edad en el Pacífico norte de Costa Rica. Tesis de Licenciatura. Escuela de Ingeniería Forestal, Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago, Costa Rica 60p.



This work by Roger Steven Figuroa Loría is licensed under a [Creative Commons Attribution-NonCommercial-NoDerivatives 4.0 International License](https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/).

Chapter 3. Evaluation of genetic parameters in in an 11-year-old teak progeny trial (*Tectona grandis* Linn) In San Mateo, Alajuela.

Steven Figueroa Loría *

Abstract

A progeny trial of *Tectona grandis* located in San Mateo, Alajuela, composed of 27 families plus a control, was evaluated. The objective was to determine the genetic parameters, the expected genetic gain and select the materials with the highest growth and stem quality, for use in the breeding program of the species. The trial was established in 1999 as part of the genetic improvement program of the genetic improvement cooperative GENFORES, in association with the Cantonal Agricultural Center of Hojanca. The diameter was evaluated at 1.3 m height, the quality of the first four logs, the presence of bifurcation, the commercial height, the presence and severity of prawns, the commercial volume and the total height were estimated. The data was analyzed with the SELEGEN software. The individual heritability values (h^2_i) were 0.28, 0.16, 0.27 and 0.12, for the DAP characters, commercial height, commercial volume and stem quality respectively. While the average family heritability (h^2_{fam}) was 0.64 for the DAP, 0.47 for the commercial height, 0.62 for the commercial volume and 0.42 for the stem quality. The coefficients of individual genetic variation (Cv_{gi}) and between families (Cv_{gp}) registered values of 2.7% to 22%, which represented more than double in the quantitative characteristics than in the qualitative ones. The expected genetic gain in commercial volume, with the selection of the best two individuals within the best 10 families, was estimated at 36.62% per tree, with respect to the average value of the volume of the population.

Keywords: genetic improvement, growth, selection, quality, heredability, volume

*Figueroa Loría S. 2018. Parámetros genéticos de *Tectona grandis* Linn. a los 11 años de edad en el Pacífico norte de Costa Rica. Tesis de Licenciatura. Escuela de Ingeniería Forestal, Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago, Costa Rica 60p.

Introducción

La teca (*Tectona grandis* L.f.) es una de las especies más importantes para plantaciones forestales en las zonas tropicales del mundo. Su uso se ha incrementado por su fácil establecimiento, buen crecimiento inicial, por la calidad y durabilidad de la madera, que se califica como una de las más valiosas en el ámbito mundial. En Costa Rica es una de las principales especies en los programas de reforestación.

Sin embargo, las plantaciones no han tenido el crecimiento y rendimiento deseado, especialmente las de mayor edad, esto debido a diferentes factores, entre los cuales se destacan la mala selección de sitio, falta de manejo silvicultural, raleos tardíos y de poca intensidad y en especial, el uso de material genético de bajo rendimiento.

El uso de material genéticamente mejorado es clave en los programas de reforestación hoy en día. La obtención de este material se realiza mediante programas de mejoramiento genético, que tienen como objetivo el maximizar la tasa de crecimiento, reducir la tendencia de bifurcaciones, aumentar la resistencia a torceduras causadas por el viento, aumentar la calidad del producto, entre otros (Torres 1997).

El estudio realizado en este capítulo pertenece a un ensayo de mejoramiento genético realizado por GENFORES (Cooperativa de mejoramiento genético forestal) y el Centro Agrícola Cantonal de Hojanca (CACH). Quienes utilizan una colección de árboles plus seleccionados en toda la península de Nicoya. El objetivo es evaluar el desempeño de 27 accesiones de teca, como parte de una estrategia general de mejoramiento genético de la especie en el Pacífico seco de Costa Rica. Este ensayo genético, será convertido en un huerto semillero de progenie y se convertirá en una fuente semillera segura para los inversionistas en esta región del país.

Materiales y métodos

Diseño y ubicación del ensayo

El ensayo fue establecido en el Asentamiento Oricuajo, en el caserío Labrador del distrito de Jesús María, San Mateo (Alajuela) en el año 1999 (Rojas). El sitio presenta un relieve con una pendiente muy leve (menor al 5%) hacia el sur, con un drenaje bueno. El terreno en su inicio estaba completamente limpio de vegetación y se le pasó una rastra superficial. En sus inicios se utilizó progenies provenientes de árboles plus seleccionados en toda la península de Nicoya (provincias de Guanacaste y Puntarenas), en pequeñas plantaciones de proyectos de reforestación del CACH. Estos ensayos forman parte del programa de mejoramiento genético de la cooperativa GENFORES, con *T. grandis*.

Los árboles plus se seleccionaron con base en 9 características: altura total, diámetro (DAP), rectitud de fuste (en tres categorías, donde 1 es excelente y 3 es deficiente), ausencia de bifurcación, ausencia de ramas gruesas en el fuste, ausencia de grano en espiral y de gambas en la base, forma de fuste (cilíndrico) y buen estado fitosanitario (ausencia visible de plagas o enfermedades).

El diseño experimental del ensayo genético fue el empleado y propuesto por GENFORES (Murillo *et al.*, 2001; Murillo y Badilla 2004). Consiste en un diseño de bloques completos al azar con seis repeticiones o bloques. De cada familia se plantaron tres parejas de progenies ($n = 6$), distribuidas separadas y aleatoriamente dentro de cada bloque (parcela o unidad experimental), con el objetivo posterior de su conversión en huerto semillero (Rojas 1999). En todos los bloques se plantó material testigo procedente de semilla de rodales semilleros locales. Este ensayo de progenie posee 28 tratamientos, incluido el testigo. Los árboles fueron plantados con un distanciamiento de 3 m x 3 m (Figura 7).

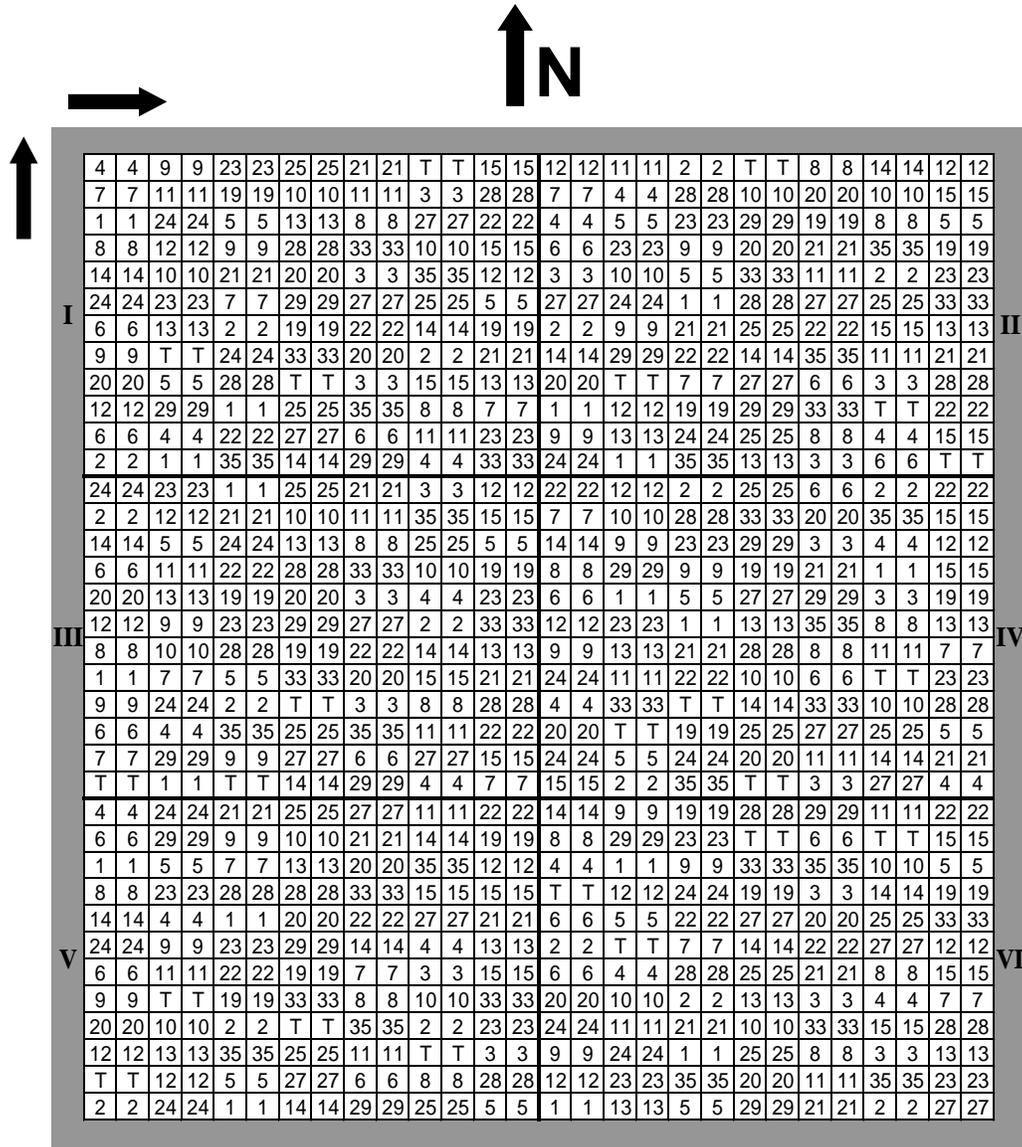


Figura 7. Diseño del de progenie de *T. grandis* L. establecido en Labrador de San Mateo, Alajuela, 1999.

Los caracteres evaluados a los 11 años de edad fueron: diámetro a 1,3 m (DAP); calidad de las primeras cuatro trozas de 2,5 m de longitud según la metodología

propuesta por Murillo y Badilla (2004); presencia o ausencia de bifurcación (pérdida del eje principal); número de trozas con valor comercial basado en la rectitud y altura de la primera bifurcación estimada visualmente, volumen comercial (hasta los 12,5 cm de diámetro o donde aparece el primer defecto severo) estimada y altura total, ambas estimadas con ayuda del programa Avalúos Forestales (Murillo y Badilla 2011); finalmente, presencia y severidad de gambas. La calidad del árbol se obtuvo por medio de un promedio ponderado de la calidad de sus primeras cuatro trozas, con base en un peso económico asignando para cada troza según su posición dentro del árbol (cuadro 9).

Cuadro 9. Peso económico relativo de cada troza a lo largo del fuste (Espitia, *et al.* 2010)

Nº de trozas en el árbol	1er troza	2da troza	3ra troza	4ta troza	5ta troza
1	100	-	-	-	-
2	60	40	-	-	-
3	45	33	22	-	-
4	40	30	20	10	-
5	35	25	20	15	5

Análisis de datos

La información recolectada en campo se ordenó en una base datos, mediante el programa Excel 2013, donde se calculó el volumen total para cada árbol mediante la fórmula convencional ($VolCom = (DAP/100)^2 * \pi / 4 * No \text{ trozas comerciales de } 2,5m * 0,65$).

El valor de calidad obtenido resultó en una escala de 1 a 4, donde 1 equivale a la mejor calidad y 4 a la peor. Para una mejor comprensión de estos valores, la calidad se transformó en una escala de valor porcentual y donde 100 es la mejor calidad posible y 0 la peor. La transformación se obtuvo de la siguiente forma:

$$Cal\% = (1 - ((Cal - 1)/3)) * 100 \quad (1)$$

Donde Cal es el valor de la calidad del árbol en escala de 1 a 4

El análisis genético de los datos se realizó con el software SELEGEN (Resende 2007), donde se utilizó el modelo 1 (bloques al azar, progenies de medio hermanos, varias plantas por parcela):

$$\text{Modelo 1: } y = Xr + Za + Wp + e \quad (2)$$

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, “i” es el vector de los efectos de la interacción genotipo x ambiente (aleatorios), “p” es el vector de los efectos de la parcela (asumidos como aleatorios), “e” es el vector de errores residuales. Las letras mayúsculas representan las matrices de incidencia para los efectos referidos (Resende 2007).

La correlación genética entre caracteres se estimó después que fueron eliminados los efectos ambientales (ecuación 3), con base en el software SELEGEN (Resende 2007). La significancia de los valores de correlación fue evaluada con la prueba estadística de “t” (ecuación 4), según el procedimiento sugerido por Steel y Torrie (1980), pág 279, Tabla pág 597:

$$r_{a(x,y)} = \frac{\text{COV}_{\hat{a}(x,y)}}{\hat{\sigma}_{\hat{a}x} \hat{\sigma}_{\hat{a}y}} \quad (3)$$

Donde, $\text{Cov}_{\hat{a}(x,y)}$ es la covarianza genética entre los caracteres “X” and “Y”, mientras que $\sigma_{\hat{a}x}$ y $\sigma_{\hat{a}y}$ es cada una la desviación estándar genética de los caracteres “X” y “Y” respectivamente.

$$t = \frac{r_{a(x,y)}}{\sqrt{\frac{1 - r_{a(x,y)}^2}{n - 2}}} \quad (4)$$

El tamaño efectivo de población se determinó a partir de la función sugerida por Vencovsky (en Resende 2002, pág 70):

$$N_e = \frac{4 * N_f * k_f}{K_f + 3} \quad (5)$$

Donde, N_f = Número de familias seleccionadas; mientras que k_f es el número promedio de individuos seleccionados dentro de familias. Ambos parámetros de la función aumentan con cada nuevo individuo incluido en la selección, en particular si el árbol pertenece a una nueva familia.

Cuadro 10. Descripción de los parámetros generados por SELEGEN, mediante el procedimiento REML/BLUP, para un ensayo de progenie de teca de 11 años evaluada en San Mateo, Alajuela, Costa Rica.

Parámetro	Descripción
Va	Varianza genética aditiva.
V_{parc}	Varianza ambiental entre parcelas (familias dentro de bloques).
Ve	Varianza residual o no explicada por el modelo
Vf	Varianza fenotípica total = Va+V _{parc} +Ve
h²a	Heredabilidad individual en sentido estricto, es decir, de los efectos aditivos.
h²Fam	$\frac{0,25Va}{0,25Va + \frac{V_{parc}}{6} + \frac{0,75Va + Ve}{6*3}}$ heredabilidad media de familia, asumiendo sobrevivencia completa, donde 6 es el número de repeticiones (o bloques) y 3 el número de individuos/familia/bloque antes del raleo.
h²ad	$\frac{0,75Va}{0,75Va + Ve}$ heredabilidad aditiva o heredabilidad dentro de familias ("within family").
CV_{gi}%:	$[(\sqrt[2]{Va}) / \text{Media General}] * 100$: coeficiente de variación genética aditiva individual.
CV_{gfam}%:	$[\sqrt[2]{\frac{Va}{4}} / \text{Media General}] * 100$: coeficiente de variación genotípica entre familias
CV_e%:	$\{\sqrt[2]{\frac{0,75*Va + Ve}{3} + V_{parc}} / \text{Media General}\} * 100$: coeficiente de variación experimental.
CVr	CV _{gf} /CV _e = coeficiente de variación relativa.
SEP	desviación estándar del valor genotípico predicho de progenie, asumiendo sobrevivencia completa.

Resultados

En el cuadro 11 se muestra los valores obtenidos con SELEGEN para cada uno de los parámetros genéticos de la población de mejoramiento de teca.

Como se observa en el cuadro 11, el DAP (carácter cuantitativo) registró los valores más altos en los parámetros genéticos. Los valores de heredabilidad individual registrados son sumamente altos ($h^2_a > 0,28$) en todos los caracteres cuantitativos investigados. Así también los valores de heredabilidad media familiar (h^2_{Fam}). Mientras que la calidad no registró un control genético importante en la población. Esto se debe a que entre las familias evaluadas se registraron mayores diferencias genéticas en el crecimiento en diámetro que en los caracteres cualitativos (ver Figuras 8 y 9). Los coeficientes de variación genéticos aditivos (CVgi) y entre familias (CVgfam), permiten mostrar con mayor claridad la variación genética entre familias. Estos dos coeficientes de variación genética registran valores de más del doble en los caracteres cuantitativos con relación a la calidad del árbol.

Cuadro 11. Parámetros genéticos de 27 familias de medios hermanos de *T. grandis* de once años de edad en San Mateo, Alajuela, Costa Rica, 2012.

Parámetros	DAP (cm)	Altura comercial (m)	Volumen comercial (m3)	Calidad
Va	4,2889	0,9886	0,0035	17,2683
Vparc	0,1165	0,2660	0,0002	0,9727
Ve	10,6619	4,8890	0,0094	124,9374
Vf	15,0673	6,1436	0,0131	143,1784
h2a	0,28 +- 0,14	0,16 +- 0,11	0,27 +- 0,14	0,12 +- 0,09
h2Fam	0,6421	0,4698	0,6229	0,4222
h2ad	0,2318	0,1317	0,2173	0,0939
Cvgi%	8,9584	10,5032	22,3403	5,5288
CVgFam%	4,4792	5,2516	11,1701	2,7644
Cve%	8,1917	13,6658	21,2879	7,9211
CVr	0,5468	0,3843	0,5247	0,3490
SEP	0,6195	0,3620	0,0181	1,5793
Media general	23,12	9,47	0,26	75,16

En las figuras 5 y 6 se muestra la distribución de las familias en el ranking genético para el carácter DAP. Puede observarse que el testigo (T) se ubica entre las últimas posiciones (26), por encima de 2 familias únicamente. Se puede observar que hay diferencias estadísticamente significativas entre las familias (sin traslape entre sus límites de confianza para un α de 0,95).

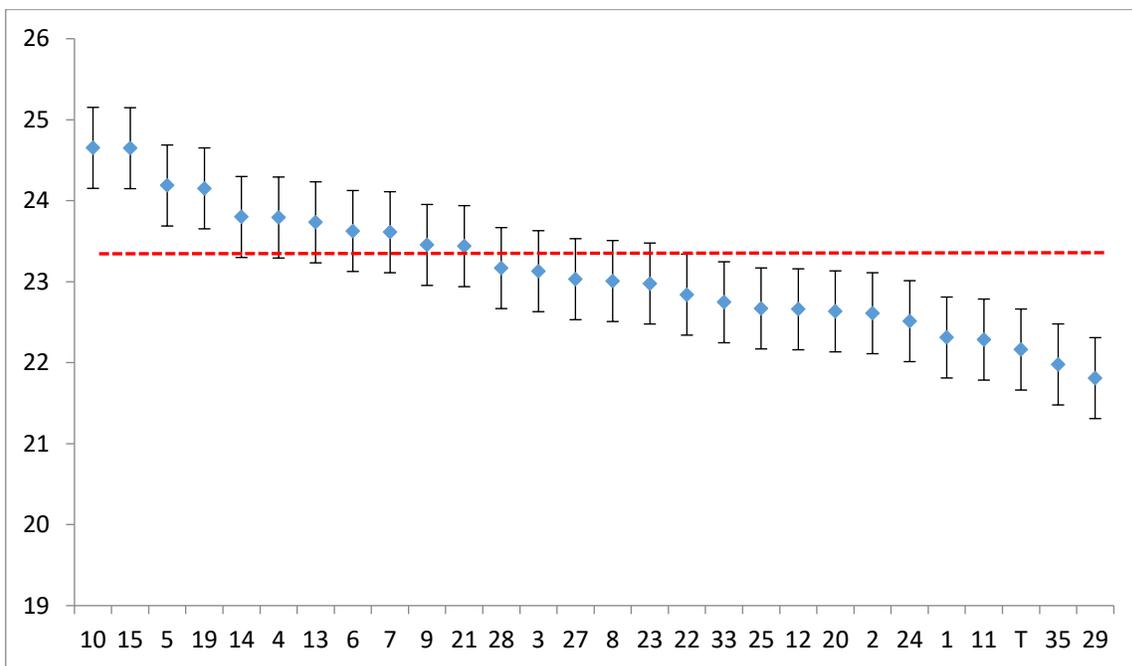


Figura 5. Valores genéticos y límites de confianza para el DAP, en un ensayo de progenie de 27 familias de *T. grandis* a los once años de edad, en San Mateo, Pacífico central, Costa Rica. La línea segmentada muestra el promedio de las mejores 11 familias y su diferenciación con respecto del resto de accesiones evaluadas.

Puede observarse que entre las primeras dos familias y las últimas dos existe una diferencia de aproximadamente 2,85 cm en el DAP promedio (diferencial de selección). Esto representa un 10% de superioridad en crecimiento a esta edad.

Puede observarse también, que más de 25 familias superan estadísticamente al material testigo.

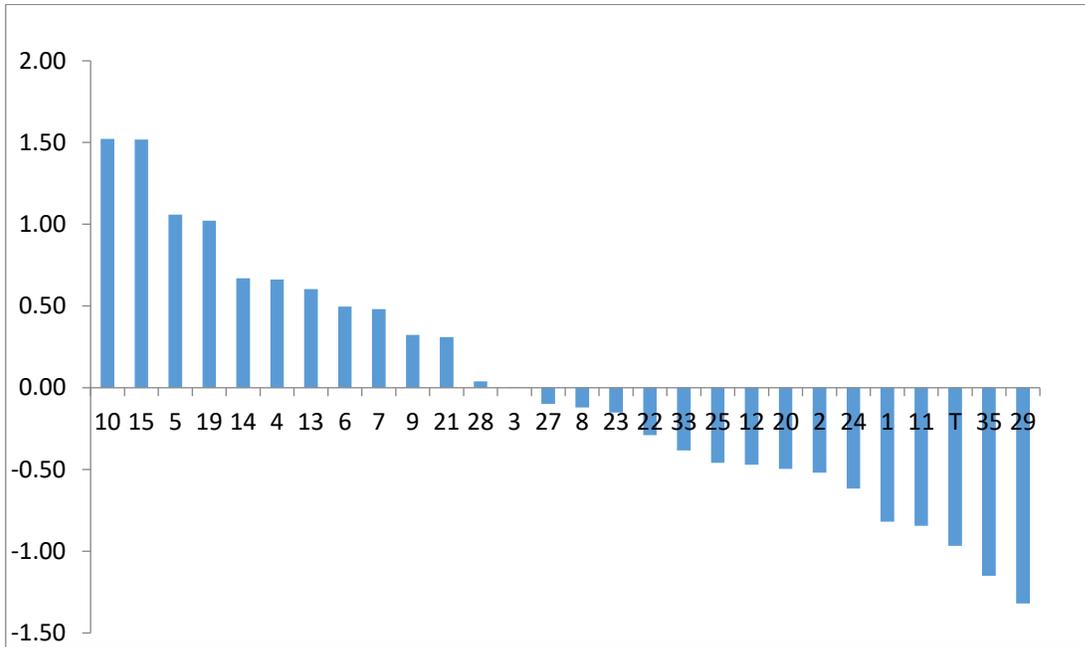


Figura 6. Desvío del valor genético del DAP a los once años con respecto al promedio de todos los materiales evaluados, en San Mateo, Pacífico central de Costa Rica.

En la figura 6 se logra mostrar una clara expresión de la superioridad genética en crecimiento de algunas familias de teca a los 11 años de edad, en esta región del Pacífico seco del país. Con suma claridad, se ubica el testigo en las posiciones inferiores del ranking.

Cuadro 12. Ranking genético de familias de teca y ganancia genética esperada en DAP y volumen comercial a los once años de edad, en un ensayo de progenie en Santa Mateo, Pacífico central, Costa Rica.

Orden	Familia	Ganancia genética esperada (DAP en cm)	Ganancia genética esperada (Volumen Comercial m ³)	Familia
1	10	3,07	0,09	15
2	15	3,07	0,09	10
3	5	2,76	0,08	19

4	19	2,59	0,07	5
5	14	2,34	0,07	4
6	4	2,18	0,06	14
7	13	2,04	0,06	6
8	6	1,91	0,05	13
9	7	1,81	0,05	9
10	9	1,70	0,05	7
11	21	1,60	0,04	21
12	28	1,48	0,04	8
13	3	1,36	0,04	22
14	27	1,25	0,03	28
15	8	1,16	0,03	27
16	23	1,07	0,03	23
17	22	0,97	0,03	3
18	33	0,79	0,02	33
19	25	0,71	0,02	2
20	12	0,63	0,02	12
21	20	0,56	0,02	25
22	2	0,49	0,01	20
23	24	0,42	0,01	24
24	1	0,34	0,01	1
25	11	0,26	0,01	T
26	T	0,18	0,01	11
27	35	0,09	0,00	35

Puede observarse en el cuadro 12, que el ranking genético de familias para el DAP es muy similar al del volumen comercial, tal y como se espera. Las pequeñas diferencias en el cambio de posición de familias en el ranking del volumen se deben a las diferencias en su altura comercial, valor que forma parte del cálculo del volumen comercial.

Discusión

Se encontraron grandes diferencias genéticas entre las 27 familias de teca evaluadas para todos los caracteres cuantitativos (crecimiento), pero no para la calidad de los árboles. Los valores de heredabilidad individual (h^2a) y heredabilidad promedio familiar (h^2Fam) son sumamente altos en comparación con los reportados para teca en ensayos de progenie (Murillo y Badilla 2004, Murillo *et al.* 2013) y, mucho mayor a los reportados en ensayos clonales (Badilla y Murillo 2016, Badilla y Murillo 2017). Los valores de los coeficientes de variación genética individual (CVgi%) y familiar (CVgFam%) son sumamente altos y oscilaron desde un 4 a un 22%, con un valor máximo para el volumen comercial. Estos resultados son esperados dado que provienen de ensayos de progenie, donde la variación genética suele ser mayor a la variación entre clones. Los árboles plus que se evalúan en estos ensayos provinieron de selecciones rigurosas y muy amplias en toda la península de Nicoya (Rojas, 1999). La variable volumen comercial suele registrar mayor variación, dada su condición de involucrar tanto al DAP como a la altura comercial.

En cuanto al carácter calidad del árbol, sus parámetros genéticos indican baja variabilidad genética y poco potencial de mejoramiento. Dos posibles explicaciones pueden sustentar este resultado, 1) en efecto hay una baja variación genética entre individuos y familias, dado que la mayoría de los árboles tienen muy buena a excelente calidad del fuste para producción de madera; 2) la calidad del árbol se basa en la calificación de la calidad que se le asigna a cada una de sus trozas. Es decir, es una variable categórica y por su naturaleza, está sujeta a un mayor sesgo de valoración humana, en alta dependencia de quién sea el que califique los árboles. Sin embargo, en esta investigación la calidad de las trozas fue valorada por la misma persona en todos los casos, por lo que se descarta la segunda posibilidad. Este ensayo tuvo un raleo silvicultural del 50% a los 4 años de edad. Como resultado, se eliminó la mayoría de los árboles defectuosos y quedaron en pie, los mejores representantes para cada familia. Este efecto del raleo produjo que la variable calidad del árbol perdiera su valor potencial desde el punto de vista de

mejoramiento genético. Por tanto, el resultado evidente es que los árboles remanentes son en su mayoría de muy buena a excelente calidad de fuste, con poca variabilidad entre familias.

Los valores altos registrados para la heredabilidad y el coeficiente de variación genética en el volumen comercial, pueden también resultar del efecto de los once años de edad del ensayo. El volumen conjunta la variación del diámetro con la altura comercial, cuya expresión del genotipo se manifiesta y se acentúa con el paso de la edad. Es decir, a mayor edad, resultan más evidente la variación y diferencias en volumen entre genotipos. Los efectos ambientales iniciales van perdiendo su efecto en la medida en que los árboles envejecen. Debe añadirse a esta explicación el efecto del raleo en este ensayo. Como parte de su diseño, se previó desde la siembra inicial, la posibilidad de realizar un primer raleo al año 4 ó 5, del 50% de los árboles de cada pareja con el peor desempeño o adaptación. Este raleo se realiza con criterios silviculturales clásicos (individuos con menor crecimiento, baja calidad del fuste, presencia de defectos de ramas, gambas, etc.), por lo que logra eliminar de la población la mayor parte de los árboles de peor desempeño. Estos raleos permiten eliminar individuos mal plantados, con daños producto de efectos ambientales aleatorios ajenos a la expresión genética, etc., que logran por tanto que permanezcan en pie los mejores representantes de cada pareja y familia. El raleo oportuno logra reducir la competencia por espacio entre los individuos remanentes. Esta competencia es precisamente el mayor efecto ambiental que puede tener un ensayo genético en afectación del crecimiento de los árboles. Por tanto, cada vez que se realice un raleo en un ensayo genético, que garantice que los árboles remanentes mantienen condiciones similares de espacio de crecimiento, logrará reducir significativamente los efectos ambientales y redundará en valores más altos de heredabilidad. Este ensayo tuvo un primer raleo silvicultural al año 5, que resultó en que la población remanente se redujera significativamente en número. Permitió también que el análisis genético realizado ahora a la edad de once años, ocurra con los mejores individuos de cada familia. La resultante es un ensayo que aumenta su valor genético, las familias están representadas por sus mejores progenies y el

análisis genético mejora en el sentido de que las diferencias entre familias son el resultado de la expresión genética con un reducido efecto ambiental. Este efecto del raleo explica entonces el aumento en los valores de heredabilidad (menor efecto ambiental). Mientras que en términos de los coeficientes de variación genética entre individuos y familias, el ensayo registró valores moderados para el DAP y la altura comercial. Debe recordarse que con la ejecución de los raleos, la población remanente en el ensayo se redujo en número significativamente, lo que pudo explicar su menor valor en estos coeficientes de variación. Mientras que con el volumen comercial, se registró la mayor variación genética con un 22%. Este valor tan alto implica una amplia base genética y gran oportunidad de mejoramiento.

Se puede observar que la mayor parte de las familias superaron ampliamente al material testigo en los caracteres de crecimiento. Lo que augura un potencial muy alto de mejoramiento, si se utiliza la semilla de los mejores individuos dentro de las mejores familias de la población.

Si se seleccionan las mejores 10 familias del ranking genético del volumen comercial (cuadro 12), se obtendría una ganancia genética esperada de 0,097 m³ por árbol, que equivale a un 36,62% con respecto al material testigo. Que en este caso, el testigo fue conformado por semilla de la mejor calidad genética posible, proveniente de los mejores rodales semilleros del CACH (Hojancha, Guanacaste).

Una mejor decisión sería entonces, realizar una selección de los mejores dos árboles (progenies) de las mejores 10 familias, con lo cual se lograría una maximización de la ganancia genética, tal y como lo proponen Pavlotzky y Murillo (2013). En este caso se obtendría un componente de ganancia genética producto de la selección de las mejores 10 familias, y adicionalmente, un nuevo componente de ganancia genética producto de la selección de los dos mejores árboles dentro de las mejores familias:

GG = GG selección de Familias + GG selección mejores individuos dentro de Fam

$$GG = h^2_{Fam} * S_{Fam} + h^2_{WFam} * S_{WFam} \quad (6)$$

$GG = 0,0458 \text{ m}^3 + 0,051 \text{ m}^3$, para un total de $0,0968 \text{ m}^3$, que equivale a un 36,62% por árbol, con respecto al valor promedio del material testigo.

Los valores permiten estimar que si se colecta semilla de las mejores 10 familias, se obtendría una ganancia en crecimiento del DAP de aproximadamente 1,7 cm a esta misma edad. Si se relaciona esta ganancia en crecimiento con el promedio del DAP de la población (DAP = 23,11 cm, cuadro 11), este valor corresponde a un 6,59%. Por tanto, en una plantación de teca que se proyecta su cosecha a los 20 años, con el uso de esta semilla se podría reducir el turno en 1,32 años. Sin embargo, si se seleccionan los mejores dos individuos (progenies) de las mejores 10 familias, se obtendría una mayor ganancia genética: $GG = 1,7 + 2,18 \text{ cm}$, para un total de 3,88 cm, que equivale a un 16,79% con respecto al valor promedio de la población. Esto implica una reducción de poco más de tres años en el turno de rotación de esta especie.

Conclusiones

Se observa valores altos de heredabilidad, en particular para el DAP ($h^2_{\text{ind}} = 0,28$) y el volumen comercial ($h^2_{\text{ind}} = 0,27$), debido al efecto de edad del ensayo y al efecto de reducción de los efectos ambientales producto de los raleos.

El coeficiente de variación genética registra valores bajos y moderados debido al efecto de disminución poblacional producto del raleo en el ensayo.

La calidad del fuste no registra variación genética importante y una heredabilidad limitada, explicado por el efecto de los raleos que eliminaron buena parte de los árboles con defectos en la calidad del fuste.

La mejor opción de selección es la de colectar semilla de los dos mejores individuos dentro de las mejores 10 familias del ensayo. Esta decisión produciría una ganancia genética esperada en volumen comercial por árbol de un 36,62% ($0,09\text{m}^3$) y de 3,88

cm, que permitirían reducir el turno de cosecha en un 16,79%, que equivale a poco más de 3 años de producción.

El material testigo se ubicó en la posición 26 de 27 puestos en el ranking genético para el volumen comercial y para el DAP.

La familia 35 fue la peor ubicada en el ranking genético para el DAP, seguido del testigo en la posición 26 en este mismo ranking.

Bibliografía

- Ávila, C., Murillo, R., Murillo, O., y Sandoval, C. (2014). Desarrollo juvenil de clones de *Gmelina arborea* Roxb. de dos procedencias, en sitios planos del Pacífico Sur de Costa Rica. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú*, 12(28), 23-35.
- Ávila, C., Salas, A., y Murillo, R. (2016). Selección de genotipos superiores de *Gmelina arborea* roxb. por su heredabilidad genética a la tolerancia de la enfermedad de pudrición del tronco, Pacífico sur de Costa Rica. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú*, 13(32), 11-20.
- Araya, E; Murillo, O; Aguilar, G; Rocha, O; Woolbright, S; Keim, P. 2005b. Possibilities of Breeding Teak (*Tectona grandis*) in Costa Rica assisted by AFLP markers. *Kurú* 2(5). Versión digital del 31 de agosto del 2005. 8p
- Badilla, Y; Murillo, O. 2009. Evaluación del comportamiento de clones de teca (*Tectona grandis*) en Costa Rica. Versión digital del 12 de marzo del 2018. 11p.
- Badilla, Y. y Murillo, O. 2016. Impacto de los programas de mejoramiento genético de teca (*Tectona grandis* Roxb.) en Costa Rica y América Latina En: XIV CONAFA, 25-27 de octubre, Belén, Costa Rica.
- Badilla, Y.; Murillo, O. 2017. Ganancia realizada en plantaciones clonales de teca en Costa Rica. En: I Simposio Internacional GENFORES. 26-27 enero, 2017. Instituto Tecnológico de Costa Rica. Cartago, Costa Rica.
- Badilla, Y., y Murillo, O. (2017). Ganancia realizada en plantaciones clonales de teca en Costa Rica. En: I Simposio Internacional GENFORES. 26-27 enero, 2017. Instituto Tecnológico de Costa Rica. Cartago, Costa Rica.
- Balcorta, H., y Vargas, J. (2004). Variación fenotípica y selección de árboles en una plantación de melina (*Gmelina arborea* Linn., Roxb.) de tres años de edad. *Revista Chapingo. Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 10(1).

- De Camino, R., y Morales, J. (2013). Las plantaciones de teca en América Latina: mitos y realidades. Turrialba: CATIE.
- CATIE. (1986). Silvicultura de especies promisorias para la producción de leña en América Central; resultados de cinco años de investigación. Turrialba, CR, CATIE. 220 p. (Informe Técnico nº 86).
- Chacón, P. (2012). Evaluación de ensayos clonales (GENFORES) de *Tectona grandis*, en la zona norte y zona sur de Costa Rica. Tesis de licenciatura. Instituto Tecnológico de Costa Rica, Escuela de Ingeniería Forestal. Cartago, Costa Rica. 93 p.
- Eleotério, I., Vilela, M., da Silva, R., y Ribeiro, M. (2011). Genética forestal. Viçosa, Brasil: Editora Arka.
- Fonseca, W. (2004). Manual para productores de teca (*Tectona grandis* L. f) en Costa Rica. Heredia, Costa Rica.
- Francis, J. 2003. *Tectona grandis* L.f.
<http://www.rngr.net/Publications/ttsm/Folder.20030711.4726/PDF.2004-03-16.5641/file>>> International Institute of Tropical Forestry, USDA Forest Service. Fecha de revisión: 11 de junio, 2006.
- Holdridge, L. (1987). Ecología basada en zonas de vida. San José, Costa Rica.
- Indira, E. (2006). Provenance variations in *Gmelina arborea* with particular reference to tree form. *Journal of Tropical Forest Science*, 36-50.
- Keogh, R. (1980). Keogh, R. 1979. Does teak have a future in tropical America? *Unasylva* 31: 13-19...
- Monteuuis, O., y Maître, H. (2006). Los últimos avances realizados en la clonación de teca permiten mejorar la calidad del material de plantación, OIMT Actualidad Forestal Trop 2006.
- Moya, R. (2002). Influencia de la edad del cambium, tasa de crecimiento y nivel de precipitación sobre la densidad básica de la teca en Costa Rica. *Madera y Bosques*, 8(1).
- Murillo, O.; Rodríguez, L. 2002. Programa de mejoramiento y conservación genética de especies forestales de la Zona Norte y Caribe de Costa Rica. Cartago,

- CR, Instituto Tecnológico de Costa Rica, Escuela de Ingeniería Forestal. 20 p.
- Murillo, O.; Badilla, Y. 2004. Calidad y valoración de plantaciones forestales. Manual. Taller de Publicaciones del Instituto Tecnológico de Costa Rica. Escuela de Ingeniería Forestal. Cartago, Costa Rica. 51 p.
- Murillo, O.; Badilla, Y. 2011. Avalúos Forestales (Software). ITCR. Cartago, Costa Rica.
- Murillo, O.; Wright, J.; Monteuuis, O.; Montenegro, F. 2013. Capítulo 6: Mejoramiento genético de la teca en América Latina. En: De Camino, R.; Morales, J.P. (eds). Las plantaciones de teca en América Latina: Mitos y realidades. Boletín Técnico 397. CATIE. Turrialba, Costa Rica. 86-111 p.
- Murillo, O; Badilla, Y. 2004a. Breeding teak in Costa Rica. In IUFRO Meeting. Forest Genetics and Genomics. (1–5 nov., Charleston, South Carolina, USA). www.ncsu.edu/feop/iufro_genetics2004/proceedings.pdf
- Murillo, O., y Badilla, Y. (2004). Calidad y valoración de plantaciones forestales. Manual. Taller de Publicaciones del Instituto Tecnológico de Costa Rica. Escuela de Ingeniería Forestal. Cartago, Costa Rica.
- Murillo, O.; Espitia, M. y Castillo, C. 2012. Fuentes Semilleras para la Producción Forestal. 1ª ed. Editorial Domar S.A.S. Bogotá, Colombia. 184 p.
- Murillo, O., Badilla, Y., y Rojas, F. (2016). Desarrollo del mejoramiento genético forestal en Costa Rica y liderazgo regional con especies tropicales En: XIV Congreso Nacional Agronómico Forestal y Ambiental, 25-27 de octubre, Belén, Costa Rica.
- 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 (Venezuela)* v. 16 (30) p. 275-285.

- Ortiz, E., y Cordero, S. (2014). Atlas Digital de Costa Rica. CD-ROM. Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago, Costa Rica.
- Padua, F. (2003). Clonal correlation in growth and stem quality of *Gmelina arborea*. Trabajo presentado en el XII World Forestry Congress. Québec City, Canada.
- Pastrana, I., Espítia, M., y Murillo, O. (2012). Evaluación del potencial de mejoramiento genético en el crecimiento en altura de *Acacia mangium* Willd. *Acta Agronómica*, 61(2), 143-150.
- Pavlotzky, B., y Murillo, O. (2013). Ganancia genética esperada en *Acacia mangium* en San Carlos, Zona Norte de Costa Rica. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú*, 10(24), 14-25.
- Pavlotzky, B., y Murillo, O. (2014). Ganancia genética esperada e interacción genotipo-ambiente en *Acacia mangium* en la zona norte de Costa Rica. *Agronomía Costarricense*, 38(2).
- Pérez, R. (2016). Evaluación de ensayos genéticos de teca (*Tectona grandis* Lf) en Costa Rica y Panamá, empresa Brinkman y Asociados Reforestadores de Centroamérica SA.
- Piedra, R. (2001). Analisis de crecimiento y proyeccion de materia prima para las plantaciones de *Tectona grandis* de la empresa Inversiones Agroforestales SA Panamá.
- Resende, M.D. V. de, 2007. SELEGEN-REML/BLUP: Sistema Estatístico e Seleção Genética Computadorizada (Software). EMBRAPA. Brasilia, Brasil.
- Rojas, J. L. 1999. Contribuciones al Fortalecimiento del Programa de Mejoramiento Genético del CACH. Práctica de Especialidad. BS. Instituto Tecnológico de Costa Rica, Escuela de Ingeniería Forestal. Cartago, Costa Rica. 100 p.
- Solórzano, S. (2010). Evaluación a los 4 años de edad de variables dasométricas, calidad del fuste y propiedades de la madera en clones de *Tectona grandis*

- L., Los Chiles, Costa Rica. (Licenciatura en Ingeniería Forestal), Instituto Tecnológico de Costa Rica.
- Tawara, C. S. (1996). Variação clonal de melina (*G. arborea* Roxb) na Costa Rica
Clonal variation of *Gmelina arborea* Roxb. in Costa Rica: CATIE, Turrialba (Costa Rica).
- Valerio, J. (1986). Evaluación de nueve procedencias de *Gmelina arborea* (Roxb.) en Turrialba, Costa Rica.
- Villalobos, R., Jiménez, E., Hernández, K., Córdova, J., y Solano, P. (2013). Descripción del clima. Cantón de Upala. Costa Rica.
- Zobel, B., y Talbert, J. (1988). Técnicas de mejoramiento genético de árboles forestales: Limusa.