

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

**PROPUESTA DE MANEJO DE TRES ENSAYOS
GENÉTICOS DE *Swietenia macrophylla* EN EL CATIE,
TURRIALBA, COSTA RICA**

**TRABAJO FINAL DE GRADUACIÓN PARA OPTAR POR EL TÍTULO DE
INGENIERA FORESTAL CON EL GRADO ACADÉMICO DE LICENCIATURA**

**ADRIANA MARÍA JIMÉNEZ GARCÍA
CARTAGO ENERO, 2022**

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

**PROPUESTA DE MANEJO DE TRES ENSAYOS
GENÉTICOS DE *Swietenia macrophylla* EN EL CATIE,
TURRIALBA, COSTA RICA**

**TRABAJO FINAL DE GRADUACIÓN PARA OPTAR POR EL TÍTULO DE
INGENIERA FORESTAL CON EL GRADO ACADÉMICO DE LICENCIATURA**

ADRIANA MARÍA JIMÉNEZ GARCÍA

CARTAGO ENERO, 2022

Propuesta de manejo de tres ensayos genéticos de *Swietenia macrophylla* en el CATIE, Turrialba, Costa Rica

Proposal for the management of three genetic trials of *Swietenia macrophylla* at
CATIE, Turrialba, Costa Rica

Adriana María Jiménez García*

Resumen

Caoba (*Swietenia macrophylla*) es una especie forestal caracterizada por su alto valor económico principalmente por la calidad y belleza de su madera. Esta condición la ha posicionado en una situación de especie amenazada en Latinoamérica debido a la alta explotación de sus poblaciones naturales. En los últimos años se han hecho esfuerzos para llevar a cabo programas de mejoramiento genético en búsqueda del aumento en la rentabilidad de su cultivo, así como de la conservación de esta importante especie. El Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza CATIE cuenta con una serie de ensayos de progenie de caoba, incluido un banco de conservación. Por lo cual, el objetivo de este trabajo fue elaborar la propuesta de manejo de dos ensayos de progenie y de un banco de conservación, de diecisiete, dieciocho y veinticuatro años de edad respectivamente, ubicados en el CATIE, Turrialba. Como resultado del estudio se obtuvo un ranking genético en cada ensayo y se seleccionó al mejor material remanente. El manejo de los ensayos permitirá su conversión a huertos semilleros y estudiar a futuro su floración, fructificación y producción de semilla. Los valores más altos en los parámetros genéticos se obtuvieron con las variables diámetro y volumen comercial. La variable calidad no registró un control genético importante, explicado por el efecto de la ausencia de manejo silvicultural de los ensayos. La selección de la población élite comercial, determinó una ganancia genética estimada de 68% en diámetro, 25% en volumen comercial y 57% en índice de selección de calidad y volumen comercial para los tres ensayos respectivamente. El índice de calidad y volumen comercial fueron utilizados como variable de selección en el Sitio Banco Genético de Conservación. El tamaño efectivo poblacional y el *status number* coincidieron y

demonstraron que la diversidad genética de la población seleccionada es sumamente amplia y está compuesta por genotipos con una baja consanguinidad. Se propone realizar un raleo de un 51% para el ensayo de progenie 109, de un 47% para el ensayo de progenie Casa del director y de un 32% para el banco de conservación Cabiria. Los raleos genéticos deberán realizarse en dos fases para evitar daños en la población remanente.

Palabras clave: mejoramiento genético, ensayos de progenie, caoba, selección, diversidad.

Abstract

Mahogany (*Swietenia macrophylla*) is a forest species characterized by its high economic value, mainly due to the quality and beauty of its wood. This condition has placed it in a situation of threatened species in Latin America due to the high exploitation of its natural populations. In recent years, efforts have been made to carry out genetic improvement programs in search of increasing the profitability of its cultivation, as well as the conservation of this important species. The Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza CATIE has a series of mahogany progeny trials, including a conservation bank. Therefore, the objective of this work was to develop a management proposal for two progeny trials and a conservation bank, seventeen, eighteen and twenty-four years old, respectively, located at CATIE, Turrialba. As a result of the study, a genetic ranking was obtained in each trial and the best remaining material was selected. The management of the trials will allow conversion to seed orchards and will study their flowering, fruiting and seed production in the future. The highest values in the genetic parameters were acquired with the variables diameter and commercial volume. The quality variable did not appear to be an important genetic control, explained by the effect of the absence of silvicultural management of the trials. Selection of the commercial elite population, an estimated genetic gain of 68% in diameter,

25% in commercial volume and 57% in quality selection index and commercial volume for the three tests, respectively. The quality index and commercial volume

were used as a selection variable in the Conservation Genetic Bank Site. The effective population size and the state number coincided and showed that the genetic diversity of the selected population is extremely wide and is composed of genotypes with low inbreeding. It is proposed to thin out 51% for the 109 progeny trial, 47% for the Casa del Director progeny trial and 32% for the Cabiria conservation bank. Genetic thinning should be carried out in two phases to avoid damage to the emanent population.

Keywords: genetic improvement, progeny tests, mahogany, selection, diversity.



Este obra está bajo una licencia de Creative Commons

Reconocimiento-NoComercial 4.0 Internacional.

*Jiménez García, A. “Propuesta de manejo de tres ensayos genéticos de *Swietenia macrophylla* en el CATIE, Turrialba, Costa Rica”. Tesis de Licenciatura. Escuela de Ingeniería Forestal, Instituto Tecnológico de Costa Rica, Cartago, Costa Rica. 2022.

Acreditación

CONSTANCIA DE DEFENSA PÚBLICA DE PROYECTO DE GRADUACIÓN

Trabajo final de graduación defendido públicamente ante el Tribunal Evaluador, integrado por el Ing. Olman Murillo Gamboa, Ph.D., la Ing. Yorlenny Badilla Valverde, M.Sc. y el Ing. Diego Jiménez Alvarado, como requisito parcial para optar por el grado de Licenciatura en Ingeniería Forestal, del Instituto Tecnológico de Costa Rica.

Ing. Yorlenny Badilla Valverde, M.Sc

Directora de Tesis

Ing. Olman Murillo Gamboa, Ph.D

Profesor lector

Ing. Diego Jiménez Alvarado

Lector

Ing. Dorian Carvajal Vanegas. M.Sc

Coordinador Trabajos de graduación



Adriana Jiménez García

Estudiante

Dedicatoria

A Dios por darme la sabiduría y la salud para estar donde estoy hoy y haber podido concluir esta etapa tan importante.

A mis padres Eladio y Virginia que me han apoyado incondicionalmente y se han esforzado para poder llegar hasta este momento, y me han ayudado a ser la persona que soy hoy. Por ser mi soporte y por confiar en mí, por darme la motivación en los momentos más difíciles y por celebrar conmigo los momentos más alegres.

A mis hermanos Jorge y Gerald y a mi abuela Haydeé que siempre han estado para apoyarme, para aconsejarme y brindarme un soporte fundamental en mi vida.

Agradecimiento

A mi familia por todo el apoyo brindado durante toda mi vida en cada etapa y por ser un pilar fundamental para mí.

A mi profesora tutora Yorleny Badilla Valverde y al profesor Olman Murillo Gamboa por todo el conocimiento transmitido y ayudarme a lograr la conclusión de este trabajo.

Al Ingeniero Luis Diego Jiménez Alvarado por brindarme la oportunidad de realizar este trabajo en el CATIE.

A los profesores de la Escuela de Ingeniería Forestal por todo lo que me enseñaron en estos años y por ser una gran motivación para mí.

A mis compañeros de casa Nicole, Melvin y Sabrina, a mis amigos Orlando y Steven por ayudarme en este trabajo y a Isaac, Gaby, Cinthya, Dana, Steven y Yendry por ser un apoyo tan importante en mi vida.

Índice General

Resumen	i
Abstract	ii
Acreditación	iv
Dedicatoria	v
Agradecimiento	vi
Índice de Cuadros	3
Índice de Figuras	3
Índice de Anexos	4
Introducción	5
Objetivos	7
Objetivo General	7
Objetivos específicos	7
Marco Teórico	7
Mejoramiento genético.....	7
Ensayos de progenie	8
Parámetros genéticos	9
Silvicultura clonal y árboles élite	11
Huertos semilleros y producción de semilla	12
Software SELEGEN	13
Especie forestal <i>Swietenia macrophylla</i>	14
Capítulo 1. Propuesta de manejo de un ensayo de progenie de <i>Swietenia macrophylla</i> de diecisiete años de edad ubicado en el CATIE, Turrialba, Costa Rica	15
Resumen	15
Introducción	16
Materiales y Métodos	16
Área de estudio	16
Material genético y diseño experimental	18
Medición y análisis de los datos.....	18

<i>Selección y conformación de la población élite comercial y la población de mejoramiento</i>	23
Resultados	25
Discusión	30
Conclusiones	33
Recomendaciones	34
Capítulo 2. Propuesta de manejo de un ensayo de progenie de <i>Swietenia macrophylla</i> de dieciocho años de edad ubicado en el CATIE, Turrialba, Costa Rica	35
Resumen	35
Introducción	36
Materiales y métodos	37
Área de estudio	37
Material genético y diseño experimental	38
Medición y análisis de los datos	38
<i>Selección y conformación de la población élite comercial y la población de mejoramiento</i>	43
Resultados	45
Discusión	50
Conclusiones	53
Recomendaciones	54
Capítulo 3. Propuesta de manejo de un banco de conservación genética de <i>Swietenia macrophylla</i> en el CATIE, Turrialba, Costa Rica	55
Resumen	55
Introducción	56
Materiales y métodos	57
Área de estudio	57
Material genético	58
Recolección y análisis de los datos	59
<i>Selección y conformación de la población élite comercial y la población de mejoramiento</i>	61
Resultados	63
Discusión	69

Conclusiones.....	71
Recomendaciones.....	72
Bibliografía.....	73
Anexos	79

Índice de Cuadros

Cuadro 1. Descripción de los parámetros genéticos generados por SELEGEN, mediante el procedimiento REML/BLUP.	21
Cuadro 2. Parámetros genéticos del ensayo de progenie de <i>Swietenia macrophylla</i> de diecisiete años de edad, ubicado en el CATIE, Turrialba.	25
Cuadro 3. Resumen del raleo genético propuesto para el ensayo de progenie de <i>Swietenia macrophylla</i>, de 17 años de edad, CATIE, Turrialba.....	29
Cuadro 4. Descripción de los parámetros genéticos generados por SELEGEN, mediante el procedimiento REML/BLUP.	41
Cuadro 5. Parámetros genéticos del ensayo de progenie de <i>Swietenia macrophylla</i> a los 18 años de edad, ubicado en el CATIE, Turrialba.	46
Cuadro 6. Resumen del raleo genético propuesto para el ensayo de progenie de <i>Swietenia macrophylla</i> a los 18 años, CATIE, Turrialba.	49
Cuadro 7. Selección de las 25 mejores familias de caoba a los 24 años de edad, basado en el índice de selección Calidad por Volumen Comercial, en el banco de conservación genética Cabiria, CATIE, Turrialba.	65
Cuadro 8. Resumen del raleo genético propuesto para el banco de conservación de <i>Swietenia macrophylla</i> a los 24 años, CATIE, Turrialba.	69

Índice de Figuras

Figura 1. Ubicación del ensayo 109 en el CATIE, Turrialba. Fuente: confección propia.	17
Figura 2. Valor genético y límites de confianza para el Dap (cm) de las familias que conforman el ensayo de progenie de <i>Swietenia macrophylla</i>, a los 17 años de edad, CATIE, Turrialba.....	27
Figura 3. Propuesta de raleo en dos fases, en los bloques 1, 2 y 3 del ensayo de progenie de <i>Swietenia macrophylla</i>, CATIE, Turrialba	28

Figura 4. Propuesta de raleo genético en dos fases, en los bloques 4, 5 y 6 del ensayo de progenie de <i>Swietenia macrophylla</i> , CATIE, Turrialba.	29
Figura 5. Propuesta de raleo genético en dos fases, bloque 8 del ensayo de progenie de <i>Swietenia macrophylla</i> , CATIE, Turrialba.....	29
Figura 6. Ubicación del ensayo de progenie de caoba CATIE, Turrialba. Fuente: confección propia.	38
Figura 7. Valor genético y límites de confianza para el volumen comercial (m ³) de las familias que conforman el ensayo de progenie de caoba, CATIE, Turrialba.	47
Figura 8. Propuesta del raleo a ejecutar en dos fases en los bloques 1, 4 y 5 del ensayo de progenie de <i>Swietenia macrophylla</i> , CATIE, Turrialba.....	48
Figura 9. Propuesta del raleo a ejecutar en dos fases en los bloques 2, 3, 6 y 7 del ensayo de progenie de <i>Swietenia macrophylla</i> , CATIE, Turrialba.....	49
Figura 10. Ubicación del banco de conservación genética de caoba Cabiria en el CATIE, Turrialba. Fuente: confección propia.....	58
Figura 11. Orden y posición de las familias de caoba, según el valor del índice de selección calidad por volumen comercial, en el banco de conservación Cabiria, CATIE, Turrialba.	64
Figura 12. Propuesta de raleo genético a ejecutarse en dos fases, en la primera sección del banco de conservación Cabiria de <i>Swietenia macrophylla</i> , CATIE, Turrialba.	67
Figura 13. Propuesta de raleo genético a ejecutarse en dos fases en la segunda sección del banco de conservación Cabiria de <i>Swietenia macrophylla</i> , CATIE, Turrialba.	68

Índice de Anexos

Anexo 1. Diseño del sitio uno del ensayo de progenie 109 de <i>Swietenia macrophylla</i> ubicado en el CATIE, Turrialba (Navarro <i>et al.</i> , 2004).	79
Anexo 2. Diseño del sitio dos del ensayo de progenie 109 de <i>Swietenia macrophylla</i> ubicado en el CATIE, Turrialba (Navarro <i>et al.</i> , 2004).	80
Anexo 3. Diseño del ensayo de progenie Casa del director de <i>Swietenia macrophylla</i> , ubicado en el CATIE, Turrialba (Navarro <i>et al.</i> , 2003).	81
Anexo 4. Diseño del banco de conservación Cabiria de <i>Swietenia macrophylla</i> ubicado en el CATIE, Turrialba.	82

Propuesta de manejo de tres ensayos genéticos de *Swietenia macrophylla* en el CATIE, Turrialba, Costa Rica

Introducción

El mejoramiento genético forestal juega un papel muy importante cuando se desea incrementar la calidad y la productividad de las plantaciones forestales, utilizando como base la variación natural y los mecanismos de herencia (Murillo *et al.*, 2017). Según Murillo, Espitia & Castillo (2017), el esquema general para un programa de mejoramiento genético forestal inicia con una población base, que puede ser basada en colectas amplias en poblaciones naturales o también, a través de una colección de árboles plus de plantaciones. Idealmente la población base de mejoramiento está conformada por más de 500 individuos. De dichas poblaciones se obtiene posteriormente un grupo o población de mejoramiento genético, la cual permite llegar finalmente a una población comercial conformada por 20 a 40 individuos llamados élite, de donde se obtiene clones y semilla mejorada de alta calidad.

Los clones son ampliamente utilizados en lo que se conoce como silvicultura clonal, la cual se define como el cultivo de árboles para diferentes fines, utilizando material obtenido a partir de métodos de propagación agámica o asexual (Bonnin *et al.*, 2020). Según Chinchilla *et al.* (2020), se encontró que el uso de individuos superiores o clones en plantaciones, evidencia que la mejora genética tiene un efecto positivo, por ejemplo, en el porcentaje de superioridad en volumen.

Por otra parte, en cuanto a semillas, es de suma importancia contar con fuentes que produzcan semillas de forma oportuna y abundante, pero sobre todo de excelente calidad genética. Es decir, no solo que sus parámetros físicos sean los adecuados, sino que su origen sea reflejo de la calidad de sus progenitores y de la idoneidad de estos para fines productivos (Perret & Gacitúa Arias, 2013). Es allí donde radica la importancia de los llamados huertos semilleros obtenidos a partir de ensayos genéticos, debido a que de ellos se produce semilla mejorada de alta calidad genética, precisamente porque su origen a partir de árboles superiores o árboles élite (Carmona & Lagos, 1998).

El Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE), fue establecido en 1973 mediante contrato entre el Gobierno de Costa Rica y el Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura (IICA) (Ebert, 2008). El CATIE es una Institución dedicada a la investigación y la enseñanza en agricultura, manejo, conservación y uso sostenible de los recursos naturales. Dentro de los productos y servicios que ofrece, se encuentra el Banco Latinoamericano de Semillas de Especies Forestales como *Gmelina arborea*, *Dalbergia retusa*, *Swietenia humilis*, *Swietenia macrophylla*, *Casuarina equisetifolia*, *Cedrela odorata*, *Samanea saman*, entre otras. En consecuencia, el CATIE procura el desarrollo de fuentes semilleras de alta calidad, en aspectos físicos y en cuanto al origen genético a partir de la creación de huertos semilleros.

Por lo anterior, el CATIE cuenta con una serie de ensayos genéticos de progenie de diferentes especies forestales, con el objetivo de seleccionar los mejores individuos y familias, que permitan la creación de huertos semilleros para la producción de semilla de buena calidad. En este trabajo se evaluó tres ensayos genéticos de *Swietenia macrophylla* (caoba), cuyo objetivo inicial fue el establecimiento de unidades de conservación ex-situ, así como evaluar su comportamiento en crecimiento. Sin embargo, en la actualidad se desea también obtener semilla y material de propagación clonal.

El presente trabajo tiene por tanto como objetivo, convertir en fuentes semilleras certificadas los tres ensayos genéticos mencionados. Estos huertos serán clave para la producción de semilla de alta calidad, así como la posibilidad de obtención de clones, a partir de la selección de los mejores individuos y de la evaluación futura de su floración y fructificación. Por tanto, este estudio tiene como objetivo principal elaborar una propuesta de manejo de tres ensayos genéticos de *Swietenia macrophylla* del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza.

Objetivos

Objetivo General

Elaborar una propuesta de manejo de tres ensayos genéticos de *Swietenia macrophylla* del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza.

Objetivos específicos

- Evaluar el comportamiento silvicultural y genético de los ensayos de *Swietenia macrophylla*.
- Seleccionar las familias e individuos superiores genéticamente de los ensayos de *Swietenia macrophylla*.
- Elaborar una propuesta de manejo de los ensayos de *Swietenia macrophylla*.

Marco Teórico

Mejoramiento genético

La genética forestal es el estudio de la variación hereditaria de los árboles forestales. Por lo cual, la mejora genética de los árboles es llevar estos estudios a la práctica (Wright, 2012). El mejoramiento genético es un proceso que consiste en la aplicación de diferentes técnicas de selección y recombinación, en busca del aumento de la frecuencia de los alelos favorables de la característica o variable que interesa en una población específica (Pires *et al.*, 2011). Este proceso utiliza la variación natural y los mecanismos de herencia para lograr encontrar y mantener la característica o variable deseada (Murillo *et al.*, 2017).

El mejoramiento genético forestal es una herramienta operacional de uso corriente y esencial de las prácticas silviculturales (León-Fallas, 2014), debido a que presenta grandes ventajas y beneficios en esta disciplina. Algunos de esos beneficios y

ventajas es que mejora las principales características cuantitativas y cualitativas de productividad y calidad de los árboles (Marcó, 2005). Sumado a lo anterior, Murillo *et al.* (2017), mencionan que la principal ventaja del mejoramiento genético forestal radica en que una vez que se logra la ganancia genética en el carácter deseado, ésta puede mantenerse por muchas generaciones.

La esencia del mejoramiento genético se puede resumir en dos acciones fundamentales según Resende *et al.* (2018): la creación de genotipos superiores y la identificación de esos mejores genotipos, a partir de experimentos de campo. Por lo anteriormente expuesto, el objetivo de un programa de mejoramiento genético es optimizar aquellas características específicas de una especie en función del uso al que será destinada (Ramírez, 2018).

Ensayos de progenie

Los ensayos de progenie son aquellos ensayos en los cuales se combinan la evaluación del origen de un material determinado con el desempeño de familias y sus progenies (León-Fallas, 2014). Estos ensayos consisten en una variedad de fuentes de semillas, que son plantadas en varios sitios de prueba, por lo general a lo largo del rango de una especie (Risk, 2021).

La utilidad de los ensayos de progenie radica en que, a partir de los resultados de su evaluación, se pueden obtener los parámetros genéticos de un programa de mejoramiento genético, tales como heredabilidades, ganancias genéticas, diferencial de selección, entre otros (Murillo *et al.*, 2017), todos vitales para la toma de decisiones. Este tipo de ensayos, son de suma importancia en las estrategias de mejoramiento genético, debido a que de ellos se obtienen semillas de las mejores familias e individuos; es decir, semilla mejorada de alta calidad (Ramírez, 2018).

Además de los ensayos de progenie, la estrategia de mejoramiento genético incluye ensayos de procedencia-progenie. Estos ensayos son relevantes dado que se combina la evaluación del origen del material (procedencia) con el desempeño de familias y sus progenies (León-Fallas, 2014). Ramírez (2018), realizó una

evaluación de un ensayo de procedencias-progenies de *Swietenia macrophylla* y precisamente menciona que este tipo de ensayos son de suma importancia porque permiten establecer plantaciones con características genéticas que garanticen una mayor calidad de árboles, así como volumen en madera (Ramírez, 2018).

Pese a lo anterior, Escalante *et al.* (2012) mencionan que desafortunadamente, en la literatura se encuentra poca información acerca de experiencias en este tipo de ensayos específicamente de *Swietenia macrophylla*. Es por ello por lo que se vuelve sumamente importante generar más información en este tema debido a que, gracias a estos ensayos se puede comparar el comportamiento de las diferentes familias y con ello saber la calidad genética de los árboles seleccionados (Cornelius & Ugarte, 2010).

Parámetros genéticos

Los parámetros genéticos en un programa de mejoramiento genético son de suma importancia debido a que con ellos se puede decidir eliminar aquellas familias inferiores o material que no demostró un rendimiento superior (Murillo *et al.*, 2017). Estos parámetros pueden determinarse para las variables deseadas. Por ejemplo, Figueroa (2018) determinó algunos parámetros genéticos para variables como diámetro a la altura pecho (DAP), altura comercial, volumen comercial y calidad de fuste. El propósito de evaluar ensayos genéticos es determinar estos parámetros de la población de mejoramiento, mediante la separación eficiente de los efectos genéticos de los ambientales (Vargas, 2012). Entre los principales procedimientos para estimar los distintos parámetros genéticos deseados en ensayos de progenie, se encuentra el procedimiento REML/BLUP (Máxima verosimilitud restringida/Mejor predicción lineal insesgada) (Pelea, 2019; Barros *et al.*, 2006). Algunos de estos parámetros genéticos son: la heredabilidad, la ganancia y la variabilidad genética.

Para el caso de la heredabilidad, puede ser de dos tipos: la heredabilidad en el sentido estricto (h_a^2) y la heredabilidad en el sentido amplio (H_g^2). Resende *et al.*, (2018) lo explican de la siguiente manera:

La heredabilidad en el sentido estricto consiste en una estimación de la proporción que logra heredarse de una generación a otra si se recolecta la semilla. Por su parte, la heredabilidad en el sentido amplio es una medición del grado de control genético sobre un carácter, cuando el programa de mejoramiento genético está basado en la producción asexual o clonal (Resende *et al.*, 2018).

Además, la heredabilidad es parte del cálculo de otro parámetro genético: la ganancia genética. Este parámetro según Resende *et al.* (2018), puede definirse como la superioridad o diferencia de la población mejorada en relación con la población original. Según la ecuación presentada por Resende *et al.* (2018), para el cálculo de la ganancia genética (GG), la heredabilidad y la GG son proporcionales entre sí. Es decir, si se busca una alta ganancia genética, es necesario una alta heredabilidad.

Tanto para la heredabilidad en sentido estricto como para la heredabilidad en sentido amplio, los valores teóricos van de cero a uno según Sáenz & Plancarte (1991). Además, los valores de heredabilidad estimados solo son válidos para la población estudiada, en el tiempo y el espacio en que se realiza la evaluación (Flores *et al.*, 2014).

Por otra parte, se tiene otro parámetro: la variabilidad genética. Esta representa la forma en la cual una población está constituida por individuos con genotipos diferentes, y por lo cual es un parámetro necesario cuando se desea llevar a cabo un programa de mejoramiento genético (Murillo *et al.*, 2017). La variación genética se puede medir a nivel molecular y en términos de variación morfológica. En el caso de la variabilidad genética, se manifiesta a nivel morfológico en los árboles. Por ejemplo, en características tales como la tasa de crecimiento, la densidad de la madera, la rectitud y la calidad de fuste. Esta se puede medir utilizando ensayos de campo, como los ensayos de procedencias y progenies (Cornelius & Ugarte, 2010).

En 1997, se realizó un estudio sobre la variabilidad genética de *Swietenia macrophylla* en Los Chiles y Upala, en el cual se obtuvo heredabilidades en sentido

estricto de 0,81 y 0,47 para las variables altura total y diámetro (Navarro & Hernández, 1997). Sin embargo, dicho estudio se realizó en ensayos de procedencias y progenies de 8 meses de edad.

Silvicultura clonal y árboles élite

La silvicultura clonal según Bonnín *et al.* (2020), se define como el cultivo de árboles utilizando principalmente plántulas o estacas, obtenidas a partir de métodos de propagación asexual. Es decir, se lleva a cabo una propagación o reproducción vegetativa de los árboles, en la cual la constitución genética de los individuos se mantiene intacta en las plantas resultantes, obteniendo de esta forma clones (Xavier, 2021).

Este tipo de silvicultura ha ido creciendo y desarrollándose cada vez más, principalmente porque a pesar de que las plantaciones forestales han sido tradicionalmente desarrolladas a partir de material seminal, las principales especies plantadas en el mundo se pueden propagar vegetativamente (Bonnín *et al.*, 2020). La utilización o puesta en práctica de la silvicultura clonal, presenta múltiples beneficios, ya que con el desarrollo de esta estrategia las plantaciones aumentan de forma drástica su homogeneidad, logrando disminuir costos y aumentar la calidad maderable de los árboles (Murillo *et al.*, 2017).

Brasil es un buen ejemplo de un país que ha incursionado de forma considerable en la silvicultura clonal, especialmente con especies de eucaliptos (*Eucalyptus* spp.). En este país consideran que, a pesar de que la selección de árboles superiores para clonar se ha realizado principalmente en plantaciones comerciales, también se puede seleccionar árboles superiores en pruebas o ensayos de progenie (Xavier, 2010). Los árboles superiores seleccionados en pruebas o ensayos de progenie son los llamados árboles élite. Cuando un árbol demuestra a través de las pruebas o ensayos de progenie que produce descendencia superior, se considera un árbol élite (Flores *et al.*, 2014). Es decir, cuando a partir de un ensayo de progenie se determina cuáles individuos son genéticamente superiores, estos se convierten

en árboles élite y son los que se utilizan finalmente para la producción de semilla mejorada (Smart *et al.*, 1995).

En el caso de la especie *Swietenia macrophylla*, los programas de mejoramiento genético y la silvicultura clonal se han vuelto esenciales. El uso de clones de esta especie no solo contribuye a incrementar la tasa de crecimiento y calidad, sino también a reducir el tiempo necesario para alcanzar la altura comercial meta, necesaria para evitar el ataque del barrenador *Hypsipyla grandella* (Chinchilla *et al.*, 2020).

Huertos semilleros y producción de semilla

La producción de semilla de alta calidad es un aspecto de suma importancia a nivel silvicultural. Si se desea lograr las mejores plantaciones en la reforestación comercial, es necesario buscar la mejor semilla como material de reproducción (Murillo *et al.*, 2017). Cuando se desea obtener un material genético de alta calidad y establecer posteriormente plantaciones con semilla mejorada, se puede utilizar una técnica de mejoramiento genético que consiste en la creación de huertos semilleros a partir de ensayos de procedencias y progenies (León-Fallas, 2014).

Un huerto semillero es una plantación de árboles en la cual cada árbol ha sido seleccionado por su alta calidad genética comprobada, la cual, a su vez, puede ser obtenida por medio en ensayos de progenies si así se desea (Cornelius & Ugarte, 2010). A grandes rasgos, a partir del primer raleo en un ensayo de progenie, este se puede convertir en un huerto semillero, que será una fuente de semilla de muy alta calidad genética (Badilla & Murillo, 1998).

Según Cornelius & Ugarte (2010), el raleo de un ensayo de progenie para convertirlo en huerto semillero, se debe basar en eliminar todas las familias excepto las 20 a 25 mejores, y además se eliminan los peores árboles en las mejores familias. Este raleo genético debe planearse cuidadosamente, es decir, no debe hacerse demasiado temprano porque reduce la efectividad de la selección, pero tampoco debe hacerse demasiado tarde para no perjudicar el desarrollo de copas adecuadas

para la producción de semilla (Smart *et al.*, 1995). Además, en los huertos semilleros es deseable una diversidad genética alta si se desea continuar con la selección de individuos sobresalientes en generaciones avanzadas (Méndez *et al.*, 2020).

Software SELEGEN

El software SELEGEN REML/BLUP (Sistema Estadístico y de Selección Genética Computarizada vía Modelos Lineales Mixtos) surgió en asociación con el perfeccionamiento de las metodologías de selección genética, a partir del análisis tanto matemático como estadístico de datos obtenidos en campo (Resende *et al.*, 2018). Este software utiliza modelos mixtos y considera varios diseños experimentales, diseños de apareamiento, interacción genotipo “x” ambiente, experimentos repetidos en sitios, medidas repetidas, progenies pertenecientes a varias poblaciones, entre otros factores (Resende, 2016).

El software especializado SELEGEN permite determinar estadísticamente e identificar con precisión el material genético superior, mediante la determinación de su valor genético y ubicación en el ranking (Figuroa-Loría, 2018). Mediante la utilización de este programa se pueden obtener los distintos parámetros genéticos deseados y orientarse así en la selección genética. Además, el software realiza los análisis estadísticos fundamentados en los procedimientos de Máxima Verosimilitud Restringida (REML) y Mejor Predicción Linear no Sesgada (BLUP) (León-Fallas, 2014).

Según Resende (2016), REML es el método óptimo de estimación de los componentes de varianza, necesarios para la obtención de los parámetros genéticos deseados y BLUP maximiza la precisión selectiva. Además, permite el uso de varias fuentes de información al mismo tiempo, como las de varios experimentos instalados en una o varias ubicaciones y evaluados en uno o más cultivos (Resende, 2016).

A nivel general, al utilizar este software la separación de los decimales en los datos debe hacerse con un punto y no deben aparecer espacios vacíos, si este es el caso,

se debe completar con un cero (Resende *et al.*, 2018). Además, es fácil de utilizar e interpretar y es de libre acceso, por lo cual ha sido ampliamente utilizado en el mejoramiento de gran cantidad de cultivos tanto agrícolas como forestales (Resende, 2016).

Especie forestal *Swietenia macrophylla*

Swietenia macrophylla, comúnmente conocida como caoba o mahogany, es una especie perteneciente a la familia Meliaceae. Esta especie se distribuye desde México hasta Brasil y en Costa Rica específicamente en la provincia de Guanacaste (Pacífico Central) y Los Chiles, aunque es plantada en varias regiones (Rodríguez & Córdoba, 2008).

Swietenia macrophylla es una especie forestal ampliamente conocida por su alto valor comercial en el mercado nacional e internacional, principalmente porque su madera se destaca por su belleza y alta durabilidad (Abarca, 2021). Debido a estas características, la caoba ha sido sometida a un aprovechamiento intensivo e inadecuado (Ramírez, 2018), a tal punto que se ha ocasionado la disminución de la variabilidad genética en muchas regiones del mundo, y en países como Ecuador se hace imposible la aplicación de programas de mejoramiento genético de esta especie (Patiño *et al.*, 2013).

Es por lo anterior que precisamente en Costa Rica esta especie presenta un grado de amenaza de peligro de extinción, por lo cual posee una veda total de su aprovechamiento (Quesada, 2004). Debido a esta situación, en los últimos años *Swietenia macrophylla* ha formado parte de programas de mejoramiento genético en Costa Rica, de varias instituciones como lo es el CATIE y el Instituto de Investigación y Servicios Forestales (INISEFOR), de la Universidad Nacional de Costa Rica (Abarca, 2021). Estos programas de mejoramiento genético que se han venido desarrollando, según Abarca (2021) han buscado aumentar la rentabilidad del cultivo, mejorando la forma de los árboles y la resistencia a plagas y enfermedades, principalmente por el ataque del insecto barrenador de las Meliáceas *Hypsipyla grandella* (Lepidoptera-Pyralidae) (Patiño *et al.*, 2013).

Capítulo 1. Propuesta de manejo de un ensayo de progenie de *Swietenia macrophylla* de diecisiete años de edad ubicado en el CATIE, Turrialba, Costa Rica.

Resumen

En el año 2004 se estableció en el CATIE, Turrialba, un ensayo de progenie con 62 familias de caoba provenientes de Bolivia. En esta investigación el objetivo fue elaborar una propuesta de manejo a los 17 años de edad con base en la evaluación del comportamiento silvicultural y genético del ensayo, para lo cual se seleccionó el mejor material genético como base para su conversión en huerto semillero. El establecimiento del ensayo se basó en el diseño experimental de bloques completos al azar, con dos árboles por familia por bloque. Los valores más altos en los parámetros genéticos se obtuvieron para el DAP, con una heredabilidad individual (h^2a) de 0,266, una heredabilidad media familiar (h^2mp) de 0,579 y una exactitud (Acprog) de 0,761. Mientras que los valores más bajos se obtuvieron para la calidad del fuste. Se realizó una selección de los mejores 20 individuos que correspondió con un registro de 15 individuos, según el tamaño efectivo poblacional y de *status number*, en representación de 9 familias. efectivas. Las mejores familias del ensayo correspondieron con los códigos 8113, 8112, 860, 854 y 853. La propuesta de manejo consistió en raleo un 50% de los individuos en dos intervenciones, con lo cual se estima obtener una ganancia genética de 88% en diámetro. Posterior a los raleos se obtuvo un tamaño efectivo poblacional de 138 individuos y un número efectivo de familias seleccionadas de 53. Se recomienda continuar con la evaluación del comportamiento de los parámetros genéticos post raleo, así como evaluar aspectos relacionados a floración, fructificación y producción de semilla en el futuro.

Palabras clave: Ensayos de progenie, caoba, selección, raleo genético, mejoramiento genético.

Introducción

Al inicio de un programa de mejoramiento genético para especies nativas como la caoba, la primera fase consiste en la colección amplia en poblaciones naturales, sin importar su fenotipo, con los que se establecerán ensayos de procedencia/progenie. El método tradicional de mejoramiento genético utiliza la evaluación fenotípica y las relaciones de parentesco como principales herramientas, de manera que se generan familias de medios hermanos o hermanos completos para establecer ensayos y evaluar su progenie en el tiempo (Zapata & Hasbun, 2011). Precisamente uno de los principales objetivos de este tipo de ensayos es determinar la adaptabilidad de los materiales en un ambiente determinado (León-Fallas, 2014).

Caoba es caracterizada por árboles grandes, de copa globosa y amplia. Presenta, además, follaje caducifolio y frutos secos, tipo cápsula dehiscente. Sus semillas son ovoides, cubiertas por un ala de color café, y su germinación es de tipo epígea (Rodríguez & Córdoba, 2008). Esta especie se caracteriza, además, por su madera preciosa, por lo cual ha sido ampliamente explotada en muchos países, tal como lo mencionan Sanches et al. (2019) en el caso de México.

Por lo anterior, el Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE) cuenta con un ensayo de progenie de esta importante especie cuyo material es procedente de Bolivia, con el fin de convertirlo en un huerto semillero. Dicho material fue recolectado en el año 2003 y posteriormente el ensayo fue establecido en propiedad del CATIE en el año 2004. Es por esto que el objetivo de este trabajo fue elaborar una propuesta de manejo de un ensayo de progenie de *Swietenia macrophylla* ubicado en el campus en Turrialba del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza.

Materiales y Métodos

Área de estudio

El primer ensayo evaluado lleva por nombre Ensayo Silvicultural de Caoba - Bolivia (*Swietenia macrophylla*) combinado con café maduro y se encuentra en el Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza CATIE, específicamente en el sector conocido como “109”, el cual se ubica en el cantón de Turrialba, en la provincia de Cartago, Costa Rica. El sitio se ubica a una elevación de 700 metros sobre el nivel del mar, donde se registra una precipitación media anual de 3600 mm y una temperatura media anual entre 22°C y 24°C con en ausencia de un periodo seco durante todo el año. El suelo corresponde con el orden predominante inceptisol, con una pendiente entre 2% y 15%, caracterizados por ser suelos fértiles y bien drenados (Navarro *et al.*, 2004).

En la Figura 1 se muestra la ubicación del ensayo 109 en el CATIE, cantón de Turrialba, provincia de Cartago.

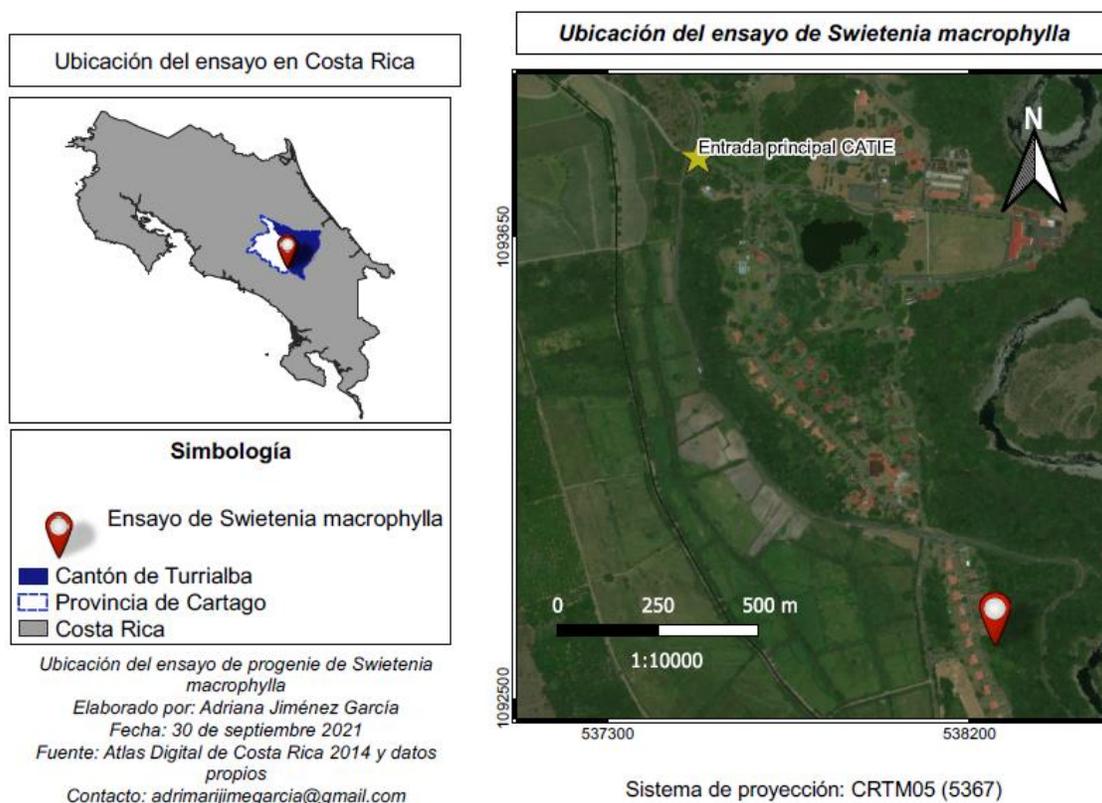


Figura 1. Ubicación del ensayo 109 en el CATIE, Turrialba. Fuente: confección propia.

La ubicación geográfica del ensayo corresponde a 9°52'57" norte y 83°39'3" oeste. Según las zonas de vida de Holdridge, se ubica en Bosque Húmedo Tropical Transición a Premontano.

Material genético y diseño experimental

El material establecido en este ensayo es proveniente de Bolivia específicamente de los Departamentos de Beni y Pando, recolectado en el mes de agosto del año 2003. De donde se logró obtener un total de 62 familias que fueron enviadas al CATIE para establecer el ensayo. El establecimiento se llevó a cabo entre el mes de marzo y agosto del año 2004, y se realizó en dos sitios siguiendo el diseño experimental de bloques completos al azar, con espaciamientos de 4 x 5 metros en el sitio uno y 3 x 5,5 metros en el sitio dos.

Se establecieron 10 bloques en total, de los cuales nueve contaron con 62 tratamientos y dos árboles por tratamiento y uno con 62 tratamientos y un árbol por tratamiento. En este caso cada tratamiento corresponde a un árbol madre recolectado.

En los anexos 1 y 2 se muestra el diseño del ensayo, en donde se observan la disposición de los bloques y las respectivas familias.

Medición y análisis de los datos

A cada individuo del ensayo se le midió el diámetro a 1,30 metros de altura (DAP), se estimó la altura comercial con base en el número de trozas comerciales (2,5 metros de fuste) y se calificó la calidad de las primeras cuatro trozas en una escala de uno a cuatro, de acuerdo con la metodología propuesta por Murillo y Badilla (2004). En dicha metodología se establece que una calificación de uno corresponde con una troza sin defectos para aserrío. Mientras que una troza con una calificación de cuatro corresponde con la peor calidad o sin valor comercial para aserrío.

Los datos de campo fueron organizarlos mediante el programa Excel. Se calculó el volumen comercial de cada árbol a partir del diámetro y el número de trozas comerciales mediante la siguiente ecuación 1:

$$Vc = \frac{\pi}{4} * dap^2 * L * ff \quad (1)$$

Donde,

dap es el diámetro en metros medido a 1,30m de altura a partir del suelo

L corresponde a la altura comercial del árbol en metros

ff factor de forma de 0,5.

La variable Calidad general del árbol se obtuvo con base en la calidad de las primeras cuatro trozas de cada árbol, con un peso económico según la posición de la troza en el árbol, como se observa en la ecuación 2:

$$Calidad\ general\ del\ árbol = T1 * 0,40 + T2 * 0,30 + T3 * 0,20 + T4 * 0,10 \quad (2)$$

Donde,

T1 corresponde al valor de calidad que se le asignó a la troza uno

T2 es el valor que se le asignó a la troza dos y así sucesivamente con las trozas tres y cuatro.

La variable Calidad general del árbol se transformó en un valor porcentual en una escala de 1% a 100% para facilitar su interpretación y análisis, mediante la siguiente ecuación 3:

$$Calidad\ (\%) = 100 * \left[1 - \left(\frac{calidad\ general - 1}{3} \right) \right] \quad (3)$$

Se calculó además un índice de calidad y *dap*, y otro índice de calidad y volumen comercial. El índice es una variable compuesta, ya que combina dos o más variables de interés económico. Para el cálculo de los índices se utilizó las siguientes ecuaciones 4 y 5:

$$Cal + Dap = 0.7 * \frac{Dap - \bar{X} Dap}{\sigma Dap} + 0.3 * \frac{Cal \% - \bar{X} Cal \%}{\sigma Cal \%} \quad (4)$$

Donde,

Dap es el diámetro medido a 1,30 metros desde el suelo

$\bar{X} Dap$ corresponde a la media del diámetro en la población

σDap corresponde a la desviación estándar del diámetro en la población

Cal % se refiere a la calidad en una escala de 1 a 100

$\bar{X} Cal \%$ corresponde a la media de la calidad en la población

$\sigma Cal \%$ corresponde a la desviación estándar de la calidad en la población

$$Cal + Vc = 0.7 * \frac{Vc - \bar{X} Vc}{\sigma Vc} + 0.3 * \frac{Cal \% - \bar{X} Cal \%}{\sigma Cal \%} \quad (5)$$

Donde,

Vc es el volumen comercial de cada individuo

$\bar{X} Vc$ corresponde a la media del volumen comercial en la población

σVc corresponde a la desviación estándar del volumen comercial en la población

Cal % se refiere a la calidad en una escala de 1 a 100

$\bar{X} Cal \%$ corresponde a la media de la calidad en la población

$\sigma Cal \%$ corresponde a la desviación estándar de la calidad en la población

Una vez que se organizaron los datos en Excel y se calcularon las variables anteriormente descritas, se procedió a la obtención de los parámetros genéticos que sirvieron para evaluar los ensayos. Para este proceso se utilizó el software SELEGEN-REML/BLUP, desarrollado por Resende (2016), en el cual se utilizó el modelo estadístico número uno, correspondiente al diseño de ensayos de progenie en bloques completos al azar:

$$y = Xr + Za + Wp + e \quad (6)$$

Donde,

“y” corresponde al vector de datos

“r” es el vector de los efectos de repetición sumados a la media general

“a” corresponde al vector de los efectos genéticos aditivos individuales (asumidos como efectos aleatorios)

“p” es el vector de los efectos de parcela

“e” es el vector de error o residual.

Las letras mayúsculas “X”, “Z” y “W” representan las matrices de incidencia para los efectos mencionados (Resende, Murillo y Badilla, 2018).

El modelo se analizó en SELEGEN para las variables diámetro, altura comercial, volumen comercial, calidad (%), índice de calidad por diámetro, índice de calidad por volumen comercial. Los parámetros genéticos se muestran en el cuadro 1.

Cuadro 1. Descripción de los parámetros genéticos generados por SELEGEN, mediante el procedimiento REML/BLUP.

Parámetro	Descripción
Va	varianza genética aditiva.
V_{parc}	varianza ambiental entre parcelas (entre familias dentro de un bloque).
Ve	varianza residual (ambiental + no aditiva).
Vf	varianza fenotípica individual.
h²a = h²	heredabilidad individual en el sentido estricto (sin utilizar la estructura del ensayo).
h²aj	heredabilidad individual en el sentido estricto, ajustada para los efectos de parcela (ajustando los datos con la familia y bloque).
c²parc = c	coeficiente de determinación de los efectos de parcela.
h²mp	heredabilidad de la media de la familia, al asumir sobrevivencia completa (familiar).
Acprog	exactitud de la selección de familias, al asumir sobrevivencia completa.
h²ad	heredabilidad aditiva dentro de parcela (dentro de una familia y bloque).
Cvgi%	coeficiente de variación genética aditiva individual.
CVgp%	coeficiente de variación genotípica entre familias.
CVe%	coeficiente de variación residual.
CVr	coeficiente de variación relativa (CVgp/CVe).
VEP	varianza del error de predicción de los valores genotípicos de familia, al asumir sobrevivencia completa.
SEP	desviación estándar del valor genotípico estimado de familia, al asumir sobrevivencia completa.

La ganancia genética esperada para cada variable se obtuvo con base en el valor genético de las mejores progenies del ensayo, en el ranking genético. Para el su cálculo se utilizó la siguiente ecuación (Resende, Murillo y Badilla, 2018):

$$GG = S * h^2 \quad (7)$$

Donde,

GG ganancia genética

S diferencial de selección

h^2 heredabilidad aditiva de progenie

Selección y conformación de la población élite comercial y la población de mejoramiento

La selección de los mejores individuos del ensayo se obtuvo a partir del ranking genético poblacional, para la variable elegida. La elección de la mejor variable de selección se realizó a partir de un análisis comparativo de los parámetros genéticos de cada una de las seis variables evaluadas (Cuadro 2). La variable de selección fue elegida con base en su mayor valor de heredabilidad individual (h^2a), heredabilidad media familiar (h^2mp), mayor exactitud ($Acprog$) y el mayor coeficiente de variación genética individual ($Cv_{gi}\%$)

Del ranking genético general con todos los individuos, se seleccionó los mejores 20 individuos (top 20), sin importar la familia a la que pertenecieron, para conformar la subpoblación élite de uso comercial inmediato.

La población de mejoramiento se conformará como resultado del manejo del ensayo, por medio de la eliminación de los individuos con peor desempeño del ensayo, es decir, con menor Valor Genético, es decir, un raleo genético. La intensidad de raleo tomó en cuenta el criterio genético (posición de las familias e individuos en el ranking genético), el criterio silvicultural (la cantidad de individuos remanentes en la población y la diversidad genética poblacional remanente). Para esto se tomó como base el ranking genético de familias e individual, se subdividió en tres tercios y se propuso el siguiente criterio de selección:

I Tercio se dejan en pie los mejores 8 individuos

II Tercio se dejan en pie los mejores 5 individuos

III Tercio se dejan los mejores 3 individuos

Del proceso de selección se obtuvo la Población Élite de Mejoramiento (Top 20 genotipos del ranking fenotípico) y la Población de Mejoramiento/Conservación Genética. Para ambas poblaciones se determinó su tamaño efectivo poblacional, el número efectivo de familias seleccionadas (Vencovsky & Barriga 1992), correspondiente con las ecuaciones (8) y (9). Así también, se determinó el

parámetro “*status number*” propuesta por Lindgren, Gea & Jefferson (1996), (ecuación 10) y el estimado de consanguinidad (F) correspondiente a la ecuación (11), los cuales corresponden a una medida de la diversidad genética para conocer, el grado de parentesco en la población o, el equivalente en número efectivo de individuos no emparentados.

$$N_e = \frac{4 N_f \bar{k}_f}{\bar{k}_f + 3 + \left(\frac{\sigma_{k_f}^2}{\bar{k}_f}\right)} \quad (8)$$

Donde,

N_e corresponde al tamaño efectivo poblacional

N_f corresponde al número de familias seleccionadas

\bar{k}_f corresponde al cociente entre el número total de individuos seleccionados y el número de familias seleccionadas

k_f es el número de individuos seleccionados por familia

$\sigma_{k_f}^2$ corresponde a la varianza del número de individuos seleccionados por familia

$$N_{ef} = \frac{(\sum k_f)^2}{\sum k_f^2} \quad (9)$$

Donde,

N_{ef} corresponde al número efectivo de familias seleccionadas

k_f corresponde al número de individuos seleccionados por familia

$$N_s = 0.5/f \quad (10)$$

Donde,

N_s corresponde al *status number*

f corresponde a la coancestría, en este caso con un valor de 0,25 para progenies de medios hermanos

$$F = 0.5/(2 * Ne) \quad (11)$$

Donde,

F corresponde al estimado de consanguinidad

N_e corresponde al tamaño efectivo poblacional

Resultados

En el cuadro 2 se presentan los valores obtenidos de los parámetros genéticos del ensayo para cada una de las variables investigadas. Se puede observar que de los tres caracteres cuantitativos (diámetro, altura y volumen comercial), el diámetro registró los valores más altos en los parámetros genéticos, con una heredabilidad individual (h^2a) de 0,27. Mientras que la altura comercial presentó un valor de heredabilidad individual bajo ($h^2a=0,02$). Este mismo comportamiento se obtuvo para los parámetros heredabilidad media familiar (h^2mp) y exactitud (Acprog), donde el diámetro presentó los valores más altos (0,58 y 0,76 respectivamente), mientras que la altura comercial registró los valores más bajos de los tres caracteres cuantitativos.

La variable calidad presentó los valores más bajos en casi todos los parámetros genéticos con respecto a todas las seis variables analizadas. Por tanto, los índices de calidad según diámetro y calidad según volumen comercial se vieron influenciados por el comportamiento de esta variable.

En lo que respecta al coeficiente de variación genética aditiva, entre familias (CVgi y CVgp respectivamente), se observó los valores más altos con las variables cuantitativas diámetro y volumen comercial, mientras que los valores más bajos se registraron para la altura comercial y la calidad.

Cuadro 2. Parámetros genéticos del ensayo de progenie de *Swietenia macrophylla* de diecisiete años de edad, ubicado en el CATIE, Turrialba.

Parámetro Genético	Variables					
	DAP	Hc	Vc	Calidad	Cal+Dap	Cal+Vc
Va	8,83	0,04	0,001	1,86	0,13	0,14
Vparc	4,64	0,17	0,0007	12,84	0,07	0,06
Ve	19,78	2,09	0,004	206,26	0,33	0,39
Vf	33,26	2,30	0,007	220,95	0,53	0,59
h2a	0,27 ± 0,12	0,02± 0,03	0,23 ± 0,11	0,008 ± 0,021	0,25 ± 0,12	0,24 ± 0,11
h2mp	0,58	0,08	0,56	0,05	0,58	0,57
Acprog	0,76	0,29	0,75	0,22	0,76	0,75
Cvgi%	11,86	3,14	24,40	1,65	14,42	14,40
CVgp%	5,93	1,57	12,20	0,82	7,21	7,12
Cve%	13,38	13,64	28,24	9,72	16,34	16,51
CVr%	0,44	0,11	0,43	0,08	0,44	0,44
PEV	0,93	0,01	0,0002	0,44	0,014	0,01
SEP	0,96	0,092	0,013	0,66	0,12	0,12
Media general	25,06	6,13	0,16	82,77	2,54	2,60

Dap= Diámetro a 1,3 m. **Hc**= Altura comercial. **Vc**= Volumen comercial. **Cal+Dap**= índice de calidad+DAP. **Cal+Vc**= índice de calidad+Vc. **Va**= varianza genética aditiva. **Vparc**= varianza ambiental entre parcelas (familias dentro de bloques). **Ve**= varianza residual o no explicada por el modelo. **Vf**= varianza fenotípica total. **h²a**= heredabilidad individual en sentido estricto. **h²mp**= heredabilidad media de la población asumiendo sobrevivencia completa. **Acprog**= exactitud de selección de progenies, asumiendo sobrevivencia completa. **Cvgi%**= coeficiente de variación genética aditiva individual. **CVgp%**= coeficiente de variación genotípica entre familias. **Cve%**= coeficiente de variación experimental. **CVr%**= coeficiente de variación relativa. **PEV**= varianza del error de predicción de valores genotípicos, asumiendo que no hay mortalidad. **SEP**= desviación estándar del valor genotípico predicho de progenie, asumiendo sobrevivencia completa.

Con base en la variable diámetro, se procedió a realizar la selección de los mejores genotipos del ensayo, para conformar la Población Élite Comercial, y la Población de Mejoramiento. Los mejores 20 genotipos (progenies) seleccionados del ranking genético, conformarán la Población Élite Comercial. Algunas de las mejores familias repiten con más de una progenie en esta población, lo cual determinó que la diversidad genética o grado interno de parentesco, equivale a 15 individuos efectivos (N_e) y 9 familias efectivas (N_{fe}). El parámetro *status number* también determinó la diversidad o tamaño efectivo en 15 individuos, y se obtuvo un estimado de consanguinidad (F) de 0,0333 que equivale a un 3,33%.

En la figura 2 se muestra la distribución de las familias en el ranking genético para la variable diámetro. Se puede observar que no hay diferencias estadísticamente

significativas entre las familias, ya que existe un traslape entre sus límites de confianza. Sin embargo, puede observarse que la media (línea azul) se encuentra en 25 cm y las últimas seis familias del ranking presentan valores de diámetro de entre 1 y 3 cm menos con respecto a la media. Mientras que las primeras nueve familias superan a la media entre 1 y 2 cm, lo que demuestra su superioridad genética en crecimiento diametral.

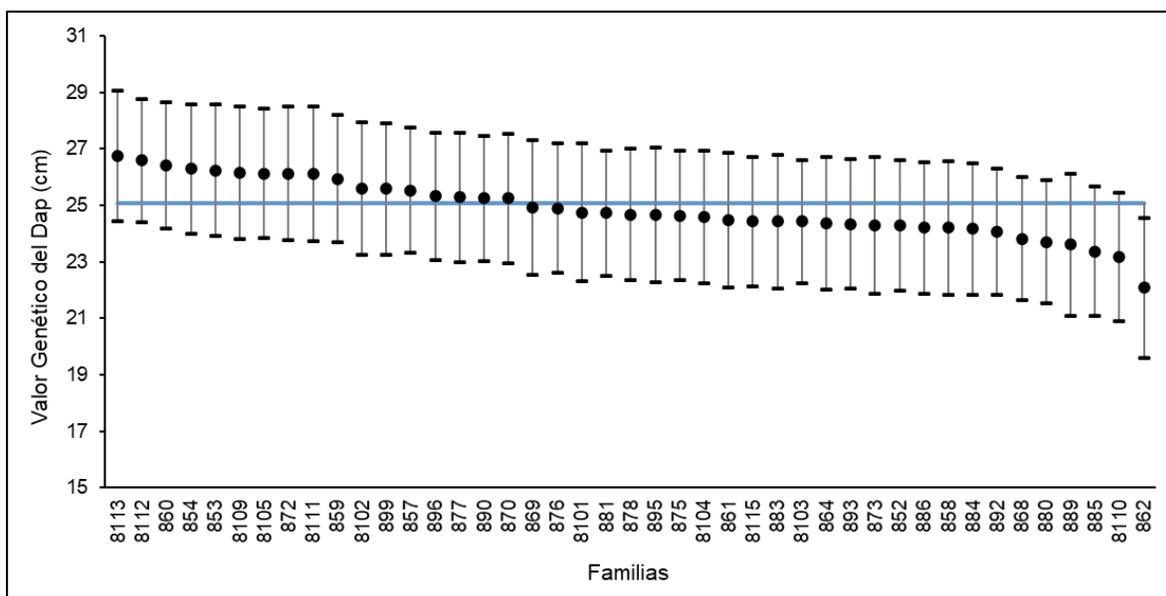


Figura 2. Valor genético y límites de confianza para el Dap (cm) de las familias que conforman el ensayo de progenie de *Swietenia macrophylla*, a los 17 años de edad, CATIE, Turrialba.

En las figuras 3, 4 y 5 se muestra la propuesta del raleo genético, el cual se propone que sea realizado en dos fases, con una diferencia de dos años entre cada una. En las figuras mencionadas se puede observar recuadros grises claros y oscuros, los cuales representan los individuos que serían eliminados en cada fase del raleo. El criterio de selección utilizado fue la variable diámetro debido a la superioridad de esta en los parámetros genéticos presentados anteriormente (cuadro 2). Para la selección de la cantidad de individuos a eliminar dentro de cada familia, se utilizó el método del análisis por tercios del ranking, de manera que se evitó eliminar familias completas para mantener la variabilidad genética del ensayo.

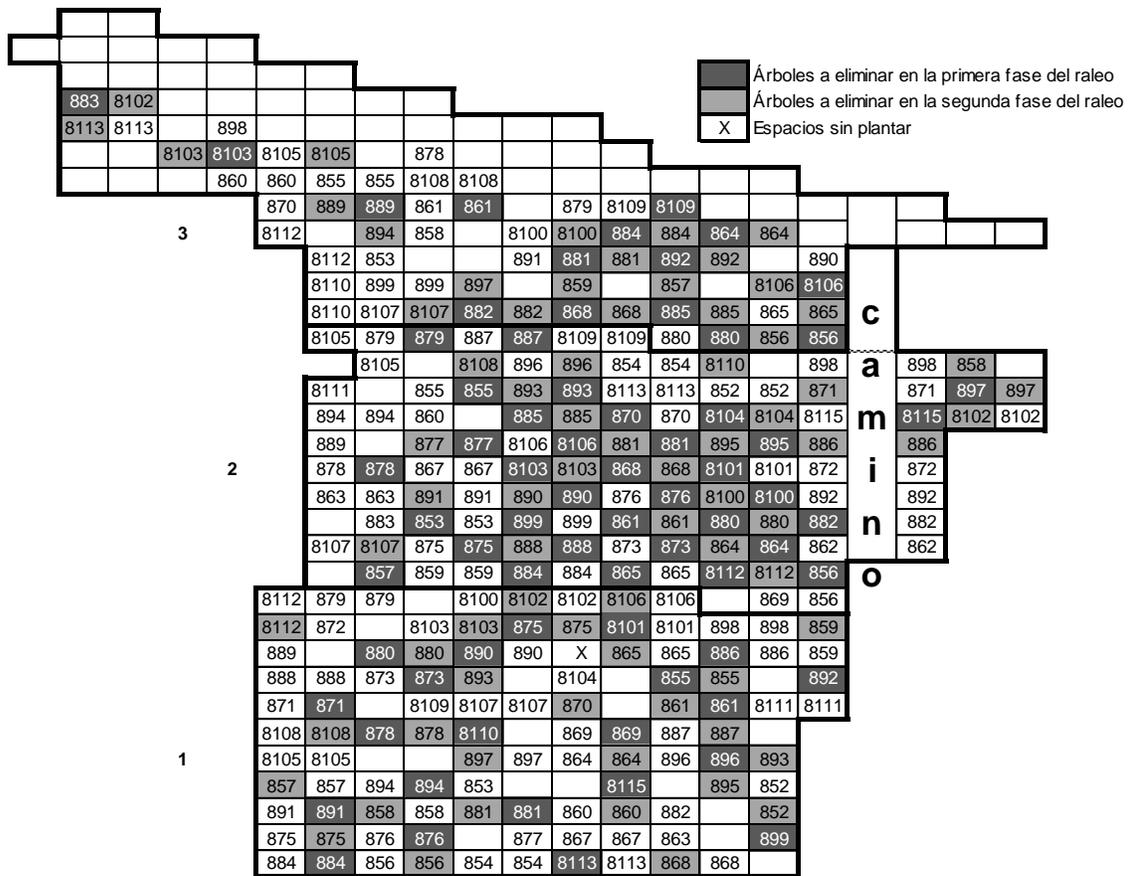


Figura 3. Propuesta de raleo en dos fases, en los bloques 1, 2 y 3 del ensayo de progenie de *Swietenia macrophylla*, CATIE, Turrialba

En la figura 4 se observa la propuesta del raleo genético para los bloques 4, 5 y 6 del ensayo de progenie de *Swietenia macrophylla*.

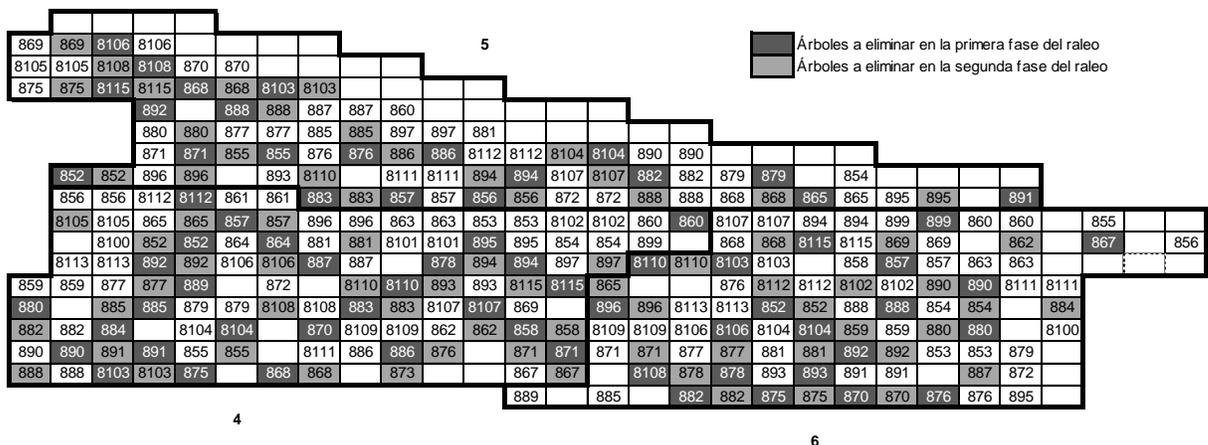


Figura 4. Propuesta de raleo genético en dos fases, en los bloques 4, 5 y 6 del ensayo de progenie de *Swietenia macrophylla*, CATIE, Turrialba.

En la figura 5 se presenta la propuesta de raleo genético para el bloque 8, del ensayo de progenie de *Swietenia macrophylla*.

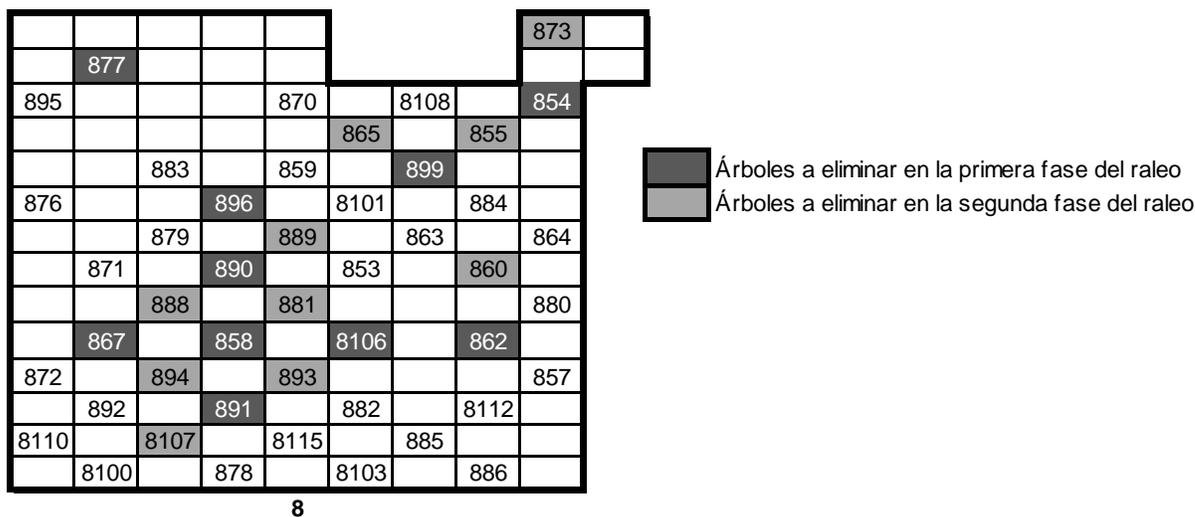


Figura 5. Propuesta de raleo genético en dos fases, bloque 8 del ensayo de progenie de *Swietenia macrophylla*, CATIE, Turrialba.

En el cuadro 3 se muestra un resumen de la propuesta de raleo genético del ensayo de progenie. Después de la depuración de la base de datos, quedó en pie 606 individuos, distribuidos en 61 familias y 7 bloques (del 1 al 6 en el sitio uno y el bloque 8 del sitio dos). Con lo cual, se propuso un raleo genético del 51%, que elimina 308 individuos distribuidos entre todas las familias. Es importante reiterar que no se eliminó ninguna familia completa. Finalmente se puede observar que la ganancia genética obtenida para el DAP, dejando solo los mejores individuos fue de 68%. En cuanto a diversidad genética, los 298 individuos remanentes representan un tamaño efectivo poblacional N_e de 139, y el número efectivo de familias N_{ef} de 53 respectivamente, para obtener un estimado de consanguinidad (F) de 0,36%.

Cuadro 3. Resumen del raleo genético propuesto para el ensayo de progenie de *Swietenia macrophylla*, de 17 años de edad, CATIE, Turrialba.

Individuos en pie que conforman el ensayo	606
Remanentes	298
Eliminados en propuesta de raleo	308
Intensidad de raleo (%)	51
Ganancia Genética después del raleo (%)	68
Tamaño efectivo poblacional (Ne)	139
Número efectivo de familias seleccionadas (Nef)	53

Discusión

En el cuadro 2 se muestran los valores de los parámetros genéticos obtenidos para los diferentes caracteres evaluados en el ensayo de progenie. La heredabilidad individual (h^2_a) registró los valores más altos para el diámetro, seguido del volumen comercial (0,266 y 0,232 respectivamente); mismo comportamiento para el parámetro heredabilidad media familiar (h^2_{mp}), cuyos valores más altos correspondieron a estas dos variables (0,579 para el diámetro y 0,566 para el volumen comercial). Este comportamiento suele ser común, ya que, por ejemplo, en el trabajo realizado por Pavlotzky y Murillo (2012) con progenies de *Acacia mangium* de 4 años de edad en la Zona Norte de Costa Rica, se reportaron valores altos de heredabilidad individual de igual forma para el diámetro y el volumen comercial. La heredabilidad es una estimación de la magnitud relativa del control genético de manera que cuanto mayor sea el valor (lo más cercano a 1 posible), mayor será el grado de control genético y de potencial de mejoramiento genético para la variable en estudio (Balmelli, 2006). Por lo anterior, estos valores obtenidos de heredabilidad indican una alta diferenciación genética entre las familias evaluadas en el ensayo de progenie. Además, tanto para el diámetro como para el volumen comercial, se obtuvieron los valores más altos de exactitud (Acprog), coeficiente de variación genética individual (CVgi%) y coeficiente de variación genética familiar (CVgp%). Lo cual puede resultar del efecto de la edad del ensayo, ya que como lo menciona Figueroa-Loría (2018), conforme pasan los años y los árboles envejecen, la expresión del genotipo se manifiesta y se acentúa, mientras que los efectos ambientales iniciales van perdiendo su efecto. Estos valores altos ratifican la existencia de una alta variación genética entre las familias del ensayo.

En cuanto a los caracteres relacionados con la calidad del árbol, fue la variable con los valores más bajos en casi todos los parámetros genéticos evaluados. Los resultados muestran una heredabilidad individual y media familiar de 0,0084 y 0,047 respectivamente. Esta baja variabilidad genética en calidad entre las familias evaluadas afectó el potencial del uso de índices de selección, que pretendían combinar la calidad con el diámetro y con el volumen comercial.

De igual manera, para los coeficientes de variación individual (CVgi%) y familiar (CVgp%), fue la variable calidad la que presentó los valores más bajos (1,6% y 0,8% respectivamente), así como una exactitud (Acprog) de 0,2 como el valor más bajo con respecto al resto de caracteres. Estos resultados muestran una baja variabilidad genética en la población para estos caracteres y, por tanto, un bajo potencial de mejoramiento. Este comportamiento podría estar explicado por el efecto del pobre manejo silvicultural del ensayo (control de malezas, poda y raleos), que afectó sin duda la calidad de los árboles. Es decir, se vio influenciada por efectos ambientales, donde usualmente son actividades de manejo que se llevan a cabo desde edades tempranas, como raleos de hasta un 50% a los 3 o 4 años (Balmelli, 2006. & Figueroa-Loría, 2018).

La selección élite de los mejores individuos del ensayo proviene de once familias. Sin embargo, el número efectivo de familias (Nef) indica que realmente corresponde a nueve, desde el punto de vista de diversidad genética. De manera similar, el tamaño efectivo poblacional (Ne) y el *status number* coinciden en que la selección de los 20 mejores genotipos realmente corresponde a 15 individuos en cuanto a diversidad genética. Estos valores muestran el número de genotipos no emparentados y no consanguíneos dentro de la población seleccionada, lo cual a su vez está determinado por la coancestría o coeficiente de parentesco. Que corresponde con la probabilidad de que los genes muestreados de varios individuos sean idénticos por descendencia (Lindgren, Gea & Jefferson, 1996). Es decir, el tamaño efectivo poblacional y el *status number* son inversamente proporcionales a la coancestría. En este caso los valores obtenidos muestran que la población élite seleccionada, está compuesta parcialmente por genotipos no consanguíneos.

Sumado a lo anterior los resultados observados en la figura 2, muestran la posición de las familias que conforman el ensayo de progenie, ordenadas por su valor genético para la variable diámetro. Se puede observar que no hay diferencias significativas entre las familias que conforman el ensayo de progenie. Lo cual puede ser explicado por el hecho de que el ensayo no recibió un manejo adecuado de podas, control de maleza y raleos. Es decir, al momento de la evaluación se mantiene en pie todo el material que fue establecido hace diecisiete años. Por lo tanto, las diferencias que existen entre familias están ampliamente influenciadas por los efectos ambientales y no solo por la expresión genética. Pese a lo anterior, se puede observar que las familias 8113, 8112, 860, 854 y 853 fueron las que presentaron mayor cantidad de individuos en el ranking de los mejores 20 del ensayo.

En cuanto a la propuesta del raleo genético, se puede observar en las figuras 3, 4 y 5 la selección de los individuos para cada una de las dos fases del raleo en cada uno de los bloques que conforman el ensayo. La propuesta consiste en un raleo en dos fases con un margen de dos años entre sí, con el fin de evitar posibles daños a los árboles remanentes, producto de una abertura muy extensa en una sola intervención.

También es importante mencionar que la propuesta de selección se basó en la variable diámetro debido a los resultados obtenidos para este carácter en los parámetros genéticos. Con lo que se buscó eliminar los peores individuos de todas las familias. Esto implica que se eliminarán los individuos con peor posición en el ranking con el objetivo de dejar en pie el mejor material genético, manteniendo la misma base genética del ensayo al no eliminar por completo ninguna familia. Con esta propuesta se realizará un raleo genético de un 51% de los individuos en pie, cuyo resultado será de un tamaño efectivo poblacional (N_e) y un número efectivo de familias (N_{ef}) de 139 y 53 respectivamente. Se estima entonces, que la semilla que se obtendrá a futuro de esta nueva fuente semillera producirá una ganancia genética de 68% en crecimiento diamétrico a los 17 años de edad. Lo cual producirá

un impacto positivo producto de la selección realizada en relación con la población original o no mejorada (Resende *et al.*, 2018).

Conclusiones

Los valores más altos de heredabilidad individual y heredabilidad media familiar, así como los coeficientes de variación genética y exactitud, se registraron para el diámetro y el volumen comercial, que reflejan un alto grado de control y diferenciación genética para estos caracteres.

La calidad del árbol fue severamente afectada por la ausencia de un manejo oportuno, que explica el registro de los valores más bajos en todos los parámetros genéticos, como la heredabilidad entre otros. Como resultado, la calidad no es una variable relevante para ser utilizada en mejoramiento genético en este ensayo de progenie.

Los mejores 20 genotipos que conforman la población élite comercial del ensayo pertenecen a un número efectivo de nueve familias, la 8113, 8112, 860, 854, 853, 863, 881, 8111 y 8106.

En cuanto a la diversidad genética de la población élite comercial, los 20 genotipos seleccionados corresponden a un tamaño efectivo (N_e) y de *status number* de 15 individuos, producto de algún nivel de parentesco entre ellos.

Se propone convertir el ensayo de progenie en una Población de Mejoramiento, mediante la realización de un raleo genético del 51% de la población, en dos fases distanciadas por dos años. La intervención permitirá eliminar los individuos con el peor desempeño de cada familia, sin eliminar familias completas y permitir mantener la base genética original del ensayo. Esta decisión de selección se estima que produciría semilla mejorada con una ganancia genética de un 68%.

Recomendaciones

Dos años después de realizado el raleo genético propuesto, sería importante evaluar nuevamente el desempeño de los árboles remanentes y el comportamiento de los parámetros genéticos, tanto en la Población élite como en la Población de Mejoramiento, por lo cual se recomienda continuar con las mediciones y evaluaciones del ensayo.

Se recomienda propagar directamente a los mejores genotipos del ensayo y llevar a cabo un programa de propagación asexual, con interés comercial potencial.

Finalmente sería importante evaluar en este ensayo aspectos relacionados a la floración, fructificación y producción de semilla.

Capítulo 2. Propuesta de manejo de un ensayo de progenie de *Swietenia macrophylla* de dieciocho años de edad ubicado en el CATIE, Turrialba, Costa Rica.

Resumen

En el 2003 fue establecido en CATIE, Turrialba un ensayo de procedencias/progenie de 63 familias de caoba, procedentes de Guatemala, Costa Rica, Bolivia, Colombia y Puerto Rico, con el objetivo de estudiar la respuesta en crecimiento y la respuesta ante el ataque de *Hypsipyla grandella*. A los 18 años de edad se realiza este estudio para elaborar una propuesta de manejo del ensayo en mención, con el fin de dejar en pie el mejor material genético y evaluar en un futuro aspectos relacionados a floración, fructificación y producción de semilla. El ensayo fue establecido con un diseño experimental de bloques completos al azar, con dos árboles por familia por bloque. Los valores más altos en los parámetros genéticos se obtuvieron para la variable volumen comercial, con una heredabilidad individual (h^2_a) de 0,78, una heredabilidad media familiar (h^2_{mp}) de 0,80 y una exactitud (Ac_{prog}) de 0,90. Mientras que los valores más bajos se obtuvieron para la variable calidad. Se seleccionó los mejores 20 genotipos, cuya consanguinidad obtuvo un tamaño efectivo poblacional y un *status number* de 13 individuos, representados por 6 familias efectivas. Las mejores familias del ensayo fueron la 681, 644, 683 y 673, todas procedentes de Costa Rica. La propuesta de manejo consistió en un raleo en dos fases que eliminará un 46% de los individuos y permitirá producir semilla con una ganancia genética de 38% en volumen comercial. En relación con la diversidad genética remanente, el raleo dejará en pie un tamaño efectivo poblacional de (N_e) 112 individuos y un número efectivo de familias seleccionadas (N_{ef}) de 43. Se recomienda continuar con la evaluación del comportamiento de los parámetros genéticos posterior a la ejecución del raleo, así como evaluar aspectos relacionados a floración, fructificación y producción de semilla.

Palabras clave: Parámetros genéticos, consanguinidad, mejoramiento genético, raleo genético, fuente semillera

Introducción

Swietenia macrophylla es una especie perteneciente a la familia Meliaceae, considerada una de las maderas preciosas más cotizadas en el mundo y sobre todo muy utilizada en el desarrollo de la industria forestal de América Latina (Sanchez *et al.*, 2019). La exportación de caoba, junto con otros productos tales como el caucho y la quinina, ha influido desde hace muchos años en la economía de la región (Dall'Orso, 2016), sin embargo, en muchos países la explotación de esta especie se ha hecho de forma indebida en cuanto a manejo, administración y conservación (Mendieta *et al.*, 2012).

Los programas de mejoramiento genético representan una excelente opción para contribuir a la supervivencia y conservación de la diversidad genética de especies como la caoba, por medio de la recolección de semilla, establecimiento de colecciones genéticas ex situ y propagación sexual y asexual (Arias *et al.*, 2014). Además, es de suma importancia el abastecimiento de semillas de alta calidad y de procedencias confiables para llevar a cabo los programas de reforestación y plantaciones con éxito (Rodríguez-Vásquez *et al.*, 2021). Los ensayos de progenie permiten conocer el potencial de un individuo a través de su descendencia (Alba-Landa *et al.*, 2008) y su evaluación permite determinar parámetros de mejoramiento de la población a través de la separación de los efectos genéticos y ambientales (Rodríguez-Vásquez *et al.*, 2021).

El Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE) estableció hace 18 años un ensayo de procedencias/progenie de *Swietenia macrophylla*, cuyos materiales proceden de Colombia, Guatemala, Puerto Rico, Costa Rica y Bolivia, con el fin de convertirlo en un huerto semillero. Es por esto que el objetivo de este trabajo fue elaborar una propuesta de manejo para conversión en fuente semillera del ensayo de procedencia/progenie de *Swietenia macrophylla*.

Materiales y métodos

Área de estudio

El ensayo evaluado lleva por nombre Ensayo de Procedencias de Caoba, *Swietenia macrophylla*, *Swietenia mahogany* y *Swietenia humilis* ubicado en el sector conocido como “Casa del Director” y se encuentra en el Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza CATIE, el cual se ubica en el cantón de Turrialba, en la provincia de Cartago, Costa Rica. El sitio se ubica a una elevación de 700 metros sobre el nivel del mar, donde se registra una precipitación media anual de 3500 mm y una temperatura media anual entre 22°C y 24°C. El orden de suelo predominante es inceptisol, con una pendiente entre 2% y 15%, caracterizados por suelos fértiles y bien drenados (Navarro *et al.*, 2004).

En la Figura 6 se muestra la ubicación del ensayo en el cantón de Turrialba, provincia de Cartago.

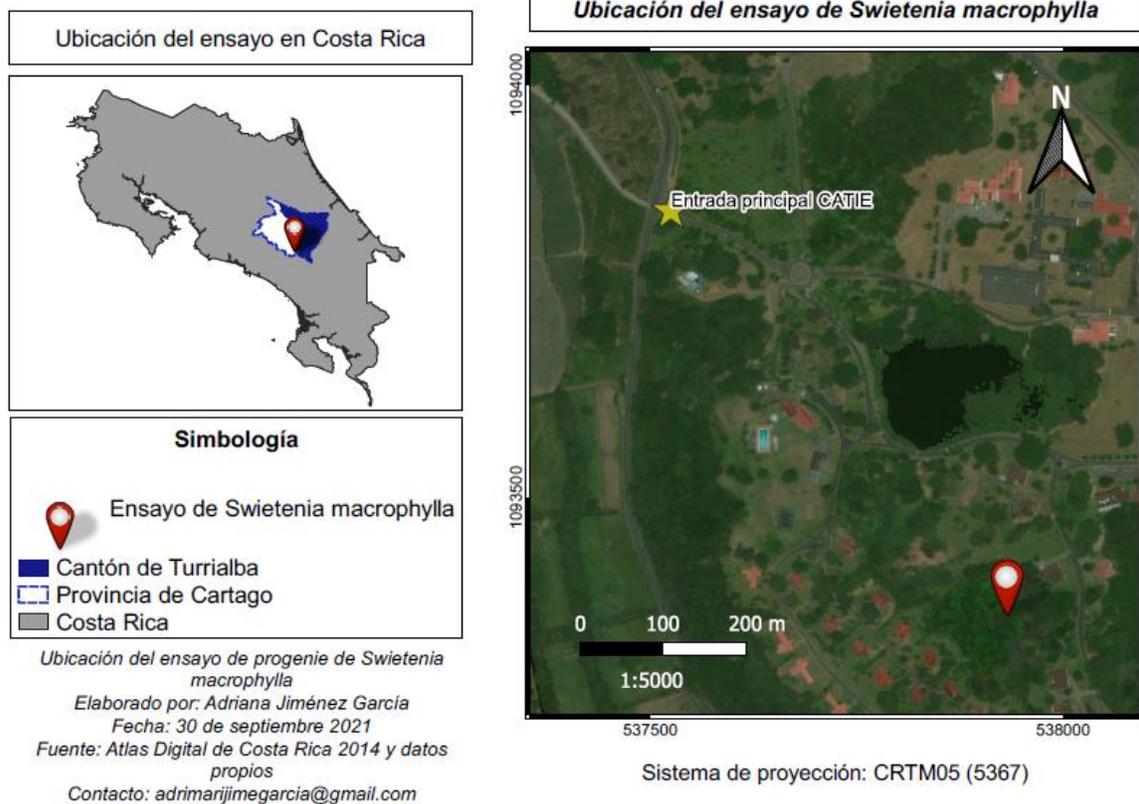


Figura 6. Ubicación del ensayo de progenie de caoba CATIE, Turrialba. Fuente: confección propia.

La ubicación geográfica del ensayo corresponde a las coordenadas 9°53'18' norte y 83°39'14" oeste y se ubica en la zona de vida de Holdridge Bosque Húmedo Tropical Transición a Premontano.

Material genético y diseño experimental

Este ensayo corresponde a un ensayo de progenie de tres especies de caoba: *Swietenia macrophylla*, *Swietenia mahogany* y *Swietenia humilis*, sin embargo, la mayoría de las familias establecidas en el ensayo fueron de *Swietenia macrophylla*. El material presente en este ensayo es proveniente de Bolivia (recolectado en el año 2000), Costa Rica y Guatemala (recolectado entre 1996 y 1997), Puerto Rico (recolectado en el año 2000) y Colombia (recolectado en el año 2001), para un total de 63 familias.

El ensayo fue establecido entre mayo y junio del año 2003 utilizando el diseño experimental de bloques completos al azar para un total de siete bloques con 63 tratamientos y dos árboles por tratamiento, donde cada tratamiento corresponde a un árbol madre recolectado. El ensayo se estableció con un distanciamiento de 3 x 3 metros. Es importante mencionar que debido a que algunas familias tenían varios años de ser colectadas, los porcentajes de germinación fueron bajos, por lo tanto, algunos bloques no cuentan con todas las familias.

En el anexo 3 se muestra el diseño del ensayo Casa del director, en donde se observan la disposición de los bloques y las respectivas familias.

Medición y análisis de los datos

Para el análisis de los parámetros genéticos, en cada individuo del ensayo se midió el diámetro a 1,30 metros (DAP), se estimó la altura comercial y el número de trozas comerciales (cada 2,5 metros en el fuste de los árboles) y se calificó la calidad de

las primeras cuatro trozas en una escala de uno a cuatro, de acuerdo con la metodología propuesta por Murillo y Badilla (2004). En dicha metodología se establece que un valor de uno en determinada troza, indica que la misma no presenta defectos, siendo esta de la más alta calidad. Mientras que una troza con un valor de cuatro corresponde a una troza de la peor calidad con nulo valor comercial.

Los datos de campo fueron organizarlos mediante el programa Excel. Se calculó el volumen comercial de cada árbol a partir del diámetro y el número de trozas comerciales mediante la siguiente ecuación 1:

$$Vc = \frac{\pi}{4} * dap^2 * L * ff \quad (1)$$

Donde,

dap es el diámetro en metros medido a 1,30m de altura a partir del suelo

L corresponde a la altura comercial del árbol en metros

ff factor de forma de 0,5

La variable Calidad general del árbol se obtuvo con base en la calidad de las primeras cuatro trozas, con un peso económico según la posición de la troza en el árbol, como se observa en la ecuación 2:

$$Calidad\ general\ del\ árbol = T1 * 0,40 + T2 * 0,30 + T3 * 0,20 + T4 * 0,10 \quad (2)$$

Donde,

T1 corresponde al valor de calidad que se le asignará a la troza uno

T2 es el valor que se le asignará a la troza dos y así sucesivamente con las trozas tres y cuatro.

La variable Calidad general del árbol se transformó en un valor porcentual en una escala de 1% a 100% para facilitar su interpretación y análisis, mediante la siguiente ecuación 3:

$$Calidad (\%) = 100 * \left[1 - \left(\frac{calidad\ general - 1}{3} \right) \right] \quad (3)$$

Además, se calculó dos Índices de selección, uno que asocia la calidad con el diámetro y el segundo que asocia la calidad con el volumen comercial. Estos índices de selección son muy importantes para el análisis, debido a que logran fusionar dos variables relevantes a la vez para cada individuo. Para el cálculo de estos índices se utilizó las siguientes ecuaciones 4 y 5:

$$Cal + Dap = 0.7 * \frac{Dap - \bar{X} Dap}{\sigma Dap} + 0.3 * \frac{Cal \% - \bar{X} Cal \%}{\sigma Cal \%} \quad (4)$$

Donde,

Dap es el diámetro medido a 1,30 metros desde el suelo

$\bar{X} Dap$ corresponde a la media del diámetro

σDap corresponde a la desviación estándar del diámetro

$Cal \%$ se refiere a la calidad en una escala de 1 a 100

$\bar{X} Cal \%$ corresponde a la media de la calidad porcentual

$\sigma Cal \%$ corresponde a la desviación estándar de la calidad porcentual

$$Cal + Vc = 0.7 * \frac{Vc - \bar{X} Vc}{\sigma Vc} + 0.3 * \frac{Cal \% - \bar{X} Cal \%}{\sigma Cal \%} \quad (5)$$

Donde,

Vc es el volumen comercial

$\bar{X} Vc$ corresponde a la media del volumen comercial

σVc corresponde a la desviación estándar del volumen comercial

$Cal \%$ se refiere a la calidad en una escala de 1 a 100

$\bar{X} Cal \%$ corresponde a la media de la calidad porcentual

σ_{Cal} % corresponde a la desviación estándar de la calidad porcentual

Una vez que se organizaron los datos en Excel y se calcularon las variables anteriormente descritas, se procedió a la obtención de los parámetros genéticos que servirán para evaluar los ensayos. Para este proceso se utilizó el software SELEGEN-REML/BLUP, desarrollado por Resende (2016), en el cual se utilizó el modelo estadístico número uno, correspondiente al diseño de bloques completos al azar, ensayos de progenie de material no emparentado y varias plantas por parcela, cuya ecuación es la siguiente:

$$y = Xr + Za + Wp + e \quad (6)$$

Donde,

“y” corresponde al vector de datos

“r” es el vector de los efectos de repetición sumados a la media general

“a” corresponde al vector de los efectos genéticos aditivos individuales (asumidos como efectos aleatorios)

“p” es el vector de los efectos de parcela

“e” es el vector de error o residual.

Además, las letras mayúsculas “X”, “Z” y “W” representan las matrices de incidencia para los efectos mencionados (Resende, Murillo y Badilla, 2018).

La aplicación de este modelo en el software se realizó para el análisis de las variables diámetro, altura comercial, volumen comercial, calidad (%) e índice de calidad y diámetro e índice de calidad y volumen comercial. Con el propósito de obtener los parámetros genéticos respectivos, tal y como se describen en el cuadro 5.

Cuadro 4. Descripción de los parámetros genéticos generados por SELEGEN, mediante el procedimiento REML/BLUP.

Parámetro	Descripción
Va	varianza genética aditiva.
V_{parc}	varianza ambiental entre parcelas (entre familias dentro de un bloque).
Ve	varianza residual (ambiental + no aditiva).
Vf	varianza fenotípica individual.
h²a = h²	heredabilidad individual en el sentido estricto (sin utilizar la estructura del ensayo).
h²aj	heredabilidad individual en el sentido estricto, ajustada para los efectos de parcela (ajustando los datos con la familia y bloque).
c²parc = c	coeficiente de determinación de los efectos de parcela.
h²mp	heredabilidad de la media de la familia, al asumir sobrevivencia completa (familiar).
Acprog	exactitud de la selección de familias, al asumir sobrevivencia completa.
h²ad	heredabilidad aditiva dentro de parcela (dentro de una familia y bloque).
Cv_{gi}%	coeficiente de variación genética aditiva individual.
CV_{gp}%	coeficiente de variación genotípica entre familias.
CV_e%	coeficiente de variación residual.
CV_r	coeficiente de variación relativa (CV _{gp} /CV _e).
VEP	varianza del error de predicción de los valores genotípicos de familia, al asumir sobrevivencia completa.
SEP	desviación estándar del valor genotípico estimado de familia, al asumir sobrevivencia completa.

La ganancia genética se obtuvo con base en el valor genético promedio de las mejores 10 progenies del ensayo, que se obtuvieron como resultado del análisis del software, que generó un ranking genético que brinda de forma automática. Para el cálculo de dicho parámetro se utilizó la siguiente ecuación (7), según (Resende, Murillo y Badilla, 2018):

$$GG = S * h^2 \quad (7)$$

Donde,

GG corresponde a la ganancia genética

S es el diferencial de selección

h^2 corresponde a la heredabilidad media clonal.

Selección y conformación de la población élite comercial y la población de mejoramiento

La selección de los mejores individuos del ensayo se obtuvo a partir del ranking genético poblacional, para la variable elegida. La elección de la mejor variable de selección se realizó a partir de un análisis comparativo de los parámetros genéticos de cada una de las seis variables evaluadas (Cuadro 6). La variable de selección fue elegida con base en su mayor valor de heredabilidad individual (h^2a), heredabilidad media familiar (h^2mp), mayor exactitud ($Acprog$) y el mayor coeficiente de variación genética individual ($Cv_{gi}\%$)

Del ranking genético general con todos los individuos, se seleccionó los mejores 20 individuos (top 20), sin importar la familia a la que pertenecieron, para conformar la subpoblación élite de uso comercial inmediato.

La población de mejoramiento se conformará como resultado del manejo del ensayo, por medio de la eliminación de los individuos con peor desempeño del ensayo, es decir, con menor Valor Genético, es decir, un raleo genético. La intensidad de raleo tomó en cuenta el criterio genético (posición de las familias e individuos en el ranking genético), el criterio silvicultural (la cantidad de individuos remanentes en la población y la diversidad genética poblacional remanente). Para esto se tomó como base el ranking genético de familias e individual, se subdividió en tres tercios y se propuso el siguiente criterio de selección:

I Tercio se dejan en pie los mejores 7 individuos

II Tercio se dejan en pie los mejores 6 individuos

III Tercio se dejan los mejores 5 individuos

Del proceso de selección se obtuvo la Población Élite de Mejoramiento (Top 20 genotipos del ranking fenotípico) y la Población de Mejoramiento/Conservación

Genética. Para ambas poblaciones se determinó su tamaño efectivo poblacional, el número efectivo de familias seleccionadas (Vencovsky & Barriga 1992), correspondiente con las ecuaciones (8) y (9). Así también, se determinó el parámetro “*status number*” propuesta por Lindgren, Gea & Jefferson (1996, ecuación 10) y el estimado de consanguinidad (F) correspondiente a la ecuación (11), los cuales corresponden a una medida de la diversidad genética para conocer, el grado de parentesco en la población o, el equivalente en número efectivo de individuos no emparentados.

$$N_e = \frac{4 N_f \bar{k}_f}{\bar{k}_f + 3 + \left(\frac{\sigma_{k_f}^2}{\bar{k}_f}\right)} \quad (8)$$

Donde,

N_e corresponde al tamaño efectivo poblacional

N_f corresponde al número de familias seleccionadas

\bar{k}_f corresponde al cociente entre el número total de individuos seleccionados y el número de familias seleccionadas

k_f es el número de individuos seleccionados por familia

$\sigma_{k_f}^2$ corresponde a la varianza del número de individuos seleccionados por familia

$$N_{ef} = \frac{(\sum k_f)^2}{\sum k_f^2} \quad (9)$$

Donde,

N_{ef} corresponde al número efectivo de familias seleccionadas

k_f corresponde al número de individuos seleccionados por familia

$$N_s = 0.5/f \quad (10)$$

Donde,

N_s corresponde al status number

f corresponde a la coancestría, en este caso con un valor de 0,25 para progenies de medios hermanos

$$F = 0.5/(2 * Ne) \quad (11)$$

Donde,

F corresponde al estimado de consanguinidad

N_e corresponde al tamaño efectivo poblacional

Resultados

En el cuadro 5 se presentan los valores obtenidos de los parámetros genéticos del ensayo, para cada variable en estudio. Se puede observar que de las tres variables o caracteres cuantitativas (diámetro, altura y volumen comerciales) el volumen comercial registró los valores más altos en los parámetros genéticos con una heredabilidad individual (h^2_a) de 0,79, una heredabilidad media familiar (h^2_{mp}) de 0,81 y una exactitud (A_{cprog}) de 0,90. La altura comercial presentó los valores más bajos en los parámetros, aunque los mismos no son nada despreciables. Esta variable muestra un valor de heredabilidad individual (h^2_a) de 0,42, así como una heredabilidad media familiar (h^2_{mp}) de 0,71 y una exactitud (A_{cprog}) de 0,84.

Por otra parte, en cuanto a la calidad% esta presentó los valores más bajos en casi todos los parámetros genéticos con respecto al resto de variables, registrando un control genético de menor importancia en la población. Si la calidad presentó este comportamiento en los parámetros genéticos, los índices de calidad + diámetro y Calidad + volumen comercial, se verán también influenciados por el comportamiento de esta variable. Pese a lo anterior, dichos índices presentaron valores altos en los parámetros genéticos, aunque no superiores a los de los caracteres cuantitativos.

En lo que respecta a los coeficientes de variación genéticos aditivos individual y entre familias (CV_{gi} y CV_{gp} respectivamente) estos presentan sus valores más altos para la variable cuantitativa volumen comercial y sus valores más bajos para las

variables diámetro e índice de calidad por diámetro. Estos coeficientes permiten mostrar donde se localiza la mayor variación genética de la población.

Cuadro 5. Parámetros genéticos del ensayo de progenie de *Swietenia macrophylla* a los 18 años de edad, ubicado en el CATIE, Turrialba.

Parámetro	Variables					
	DAP	Hc	Vc	Calidad %	Cal+Dap	Cal+Vc
Va	31,38	2,36	0,005	209,17	0,46	0,54
Vparc	0,92	0,05	0,0006	32,00	0,009	0,06
Ve	15,06	3,25	0,0007	870,44	0,24	0,14
Vf	47,36	5,66	0,006	1111,61	0,71	0,74
h2a	0,66 ± 0,22	0,42 ± 0,17	0,79 ± 0,24	0,19 ± 0,12	0,65 ± 0,22	0,73 ± 0,23
h2mp	0,80	0,71	0,81	0,49	0,80	0,80
Acprog	0,89	0,84	0,90	0,70	0,89	0,89
Cvgi%	27,12	36,97	88,96	36,15	35,77	69,60
Cvgp%	13,56	18,48	44,48	18,07	17,88	34,80
Cve%	17,97	31,57	57,99	48,37	23,94	46,38
CVr%	0,75	0,58	0,77	0,37	0,75	0,75
PEV	1,57	0,17	0,0002	26,44	0,02	0,03
SEP	1,25	0,42	0,01	5,14	0,15	0,17
Media general	20,65	4,16	0,08	40,00	1,90	1,06

Dap= Diámetro a 1,3 m. **Hc=** Altura comercial. **Vc=** Volumen comercial. **Cal+Dap=** índice de calidad+DAP. **Cal+Vc=** índice de calidad+Vc. **Va=** varianza genética aditiva. **Vparc=** varianza ambiental entre parcelas (familias dentro de bloques). **Ve=** varianza residual o no explicada por el modelo. **Vf=** varianza fenotípica total. **h²a=** heredabilidad individual en sentido estricto. **h²mp=** heredabilidad media de la población asumiendo sobrevivencia completa. **Acprog=** exactitud de selección de progenies, asumiendo sobrevivencia completa. **Cvgi%=** coeficiente de variación genética aditiva individual. **Cvgp%=** coeficiente de variación genotípica entre familias. **Cve%=** coeficiente de variación experimental. **CVr%=** coeficiente de variación relativa. **PEV=** varianza del error de predicción de valores genotípicos, asumiendo que no hay mortalidad. **SEP=** desviación estándar del valor genotípico predicho de progenie, asumiendo sobrevivencia completa.

Con base en la variable volumen comercial, se procedió a realizar la selección de los mejores genotipos del ensayo, para conformar la Población Élite Comercial, y la Población de Mejoramiento. Los mejores 20 genotipos (progenies) seleccionados del ranking genético, conformarán la Población Élite Comercial. Algunas de las mejores familias repiten con más de una progenie en esta población, lo cual determinó que la diversidad genética o grado interno de parentesco, equivale a 13 individuos efectivos (N_e) y 6,5 familias efectivas (N_{fe}). El parámetro *status number*

también determinó la diversidad o tamaño efectivo en 13 individuos y el estimado de consanguinidad (F) resultó en 0,0384, que equivale a un 3,84%.

En la figura 7 se muestra la distribución de las familias en el ranking genético para la variable volumen comercial. Se puede observar que existe diferencias estadísticamente significativas entre las primeras familias del ranking y las últimas (no hay traslape entre sus límites de confianza). Puede observarse también que la media (línea azul) se encuentra aproximadamente en 0,07 m³, y que varias familias superan ampliamente este umbral. Como se observa con las primeras cuatro familias, cuyos valores de volumen comercial oscilan entre 0,12 y 0.18 m³, demostrando su superioridad genética en crecimiento.

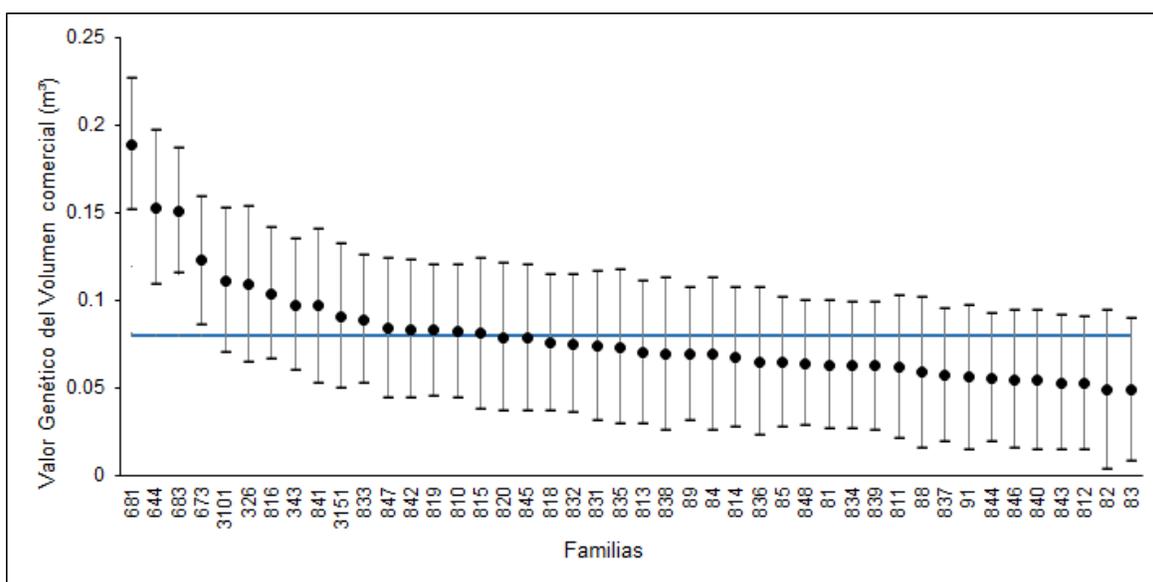


Figura 7. Valor genético y límites de confianza para el volumen comercial (m³) de las familias que conforman el ensayo de progenie de caoba, CATIE, Turrialba.

En las figuras 8 y 9 se muestra la propuesta del raleo genético para los bloques 1, 4 y 5, y 2, 3, 6 y 7 respectivamente. El raleo consiste en la eliminación en dos fases de los individuos de peor desempeño del ensayo, con una diferencia de dos años entre cada intervención. En estas figuras se puede observar recuadros grises claros y oscuros, que representan los individuos que serían eliminados en cada fase del

Individuos en pie que conforman el ensayo	444
Remanentes	237
Eliminados en propuesta de raleo	207
Intensidad de raleo (%)	47
Ganancia Genética después del raleo (%)	25
Tamaño efectivo poblacional (Ne)	112
Número efectivo de familias seleccionadas (Nef)	43

Discusión

En el cuadro 5 se muestra que la heredabilidad individual (h^2_a) para los caracteres cuantitativos, registró el valor más alto para el volumen comercial, seguido del diámetro y por último la altura comercial (0,78, 0,66 y 0,42 respectivamente). La heredabilidad media familiar (h^2_{mp}) presentó el mismo patrón de comportamiento con valores de 0,80, 0,80 y 0,71, para el volumen comercial, diámetro y altura comercial respectivamente. Por lo general el comportamiento de estos parámetros genéticos en relación con las variables cuantitativas, ha sido reportado en otros ensayos genéticos con caoba (capítulo I), así como con otras especies como *Dipteryx panamensis* en Costa Rica (León-Fallas 2014). La heredabilidad es un parámetro que se encuentra entre cero y uno, y corresponde a la estimación de la magnitud relativa del control genético y el control ambiental, de manera que cuanto mayor sea el valor de este parámetro (lo más cercano a 1 posible) para una determinada variable, mayor será el grado de control genético de la misma (Balmelli, 2006). Los valores de heredabilidad indican que existe una alta diferenciación genética entre familias en relación con los caracteres cuantitativos. Por tanto, un alto potencial de mejoramiento genético en producción con la caoba.

En casi todos los parámetros genéticos, el volumen comercial y el diámetro registraron los valores más altos, seguido por la altura comercial. En cuanto a los coeficientes de variación genética individual (CVgi%) y de variación genética familiar (CVgp%), los valores más altos para las variables cuantitativas se registraron para el volumen comercial seguido de la altura comercial. Estos resultados pueden

atribuirse a que, a mayor edad, la expresión del genotipo se acentúa y los efectos ambientales iniciales van perdiendo su efecto (Figueroa-Loría, 2018).

En cuanto a la calidad del árbol se presentaron los valores más bajos en casi todos los parámetros genéticos, con excepción de los coeficientes de variación genética (Cv_{gi}% y Cv_{gp}%). Tal y como se ha reportado en otros ensayos genéticos con caoba (capítulo 1), la ausencia de un buen manejo silvicultural del ensayo (control de maleza, podas y raleos oportunos), pudieron ejercer un efecto negativo en el desarrollo del fuste del árbol. La forma del fuste y la disminución de su altura comercial, pudieron ocurrir tanto como resultado de un mayor ataque de *Hypsipyla grandella*, como por el impacto de lianas, trepadoras y competencia de maleza en general. El mayor impacto sin duda ocurrió en la calidad del fuste para su utilización potencial para aserrío. Como resultado, la mayor parte de los árboles sufrieron daños en el fuste, lo cual impide que se obtenga una heredabilidad alta en la variable calidad. Los resultados de baja heredabilidad y variabilidad genética en general para la variable calidad sugieren un limitado potencial de mejoramiento, así como el reflejo de un amplio efecto ambiental durante el desarrollo de los árboles en el ensayo, atribuible principalmente, al pobre manejo silvicultural que recibió el ensayo.

En el caso de los índices de Calidad y Diámetro y el índice de Calidad y Volumen comercial, mostraron valores altos tanto de heredabilidad individual (0,64 y 0,73 respectivamente), como de heredabilidad media familiar (0,80 y 0,80 respectivamente). A pesar de que en la fusión de variables de los dos índices de selección la Calidad aportó un peso de un 30%, el uso de la variable no es recomendable dado su baja heredabilidad para el componente de Calidad.

En cuanto a los coeficientes de variación genética individual (CV_{gi}%) y familiar (CV_{gp}%), se puede observar que en todas las variables se obtuvieron valores altos o mayores a un 10%. Sin embargo, para el volumen comercial, se registraron valores que duplicaron el de todas las demás variables. Este resultado implica una alta variabilidad genética entre familias e individuos, que puede explicarse por la integración del diámetro con la altura comercial a la hora de su cálculo matemático.

Ambas variables cuantitativas mostraron individualmente, una alta diferenciación entre familias y en el valor de heredabilidad, lo cual se exponencia matemáticamente a la hora de su integración en una sola variable.

La selección de los mejores 20 genotipos del ranking genético fue generada a partir del volumen comercial, debido a su mejor desempeño como variable de las seis evaluadas (cuadro 6). Este listado de los mejores individuos del ensayo está representado por once familias, sin embargo, el número efectivo de familias (N_{ef}) corresponde con solamente seis. De igual manera ocurre con la estimación de diversidad genética a partir del tamaño efectivo poblacional (N_e) y del *status number*, en que ambos indicadores coinciden en que la selección realmente corresponde a 13 individuos. Estos valores estiman el número de genotipos no emparentados y no consanguíneos dentro de la población seleccionada, lo cual a su vez está determinado por la coancestría o coeficiente de parentesco. Que es a la vez una estimación de la probabilidad de que los genes muestreados de varios individuos sean idénticos por descendencia (Lindgren, Gea & Jefferson, 1996). Es decir, el tamaño efectivo poblacional y el *status number* son inversamente proporcionales a la coancestría. En este caso los valores obtenidos demuestran, que la Población Élite Comercial Seleccionada, está compuesta parcialmente por genotipos con algún grado de parentesco, producto de la inclusión de más de un genotipo de las mejores familias. Sin embargo, desde el punto de vista de producción de semilla mejorada, este grado de parentesco es bajo y sin ningún efecto en una o dos generaciones de mejoramiento genético.

Sumado a lo anterior, los resultados observados en la figura 7 muestran la posición de las familias que conforman el ensayo de progenie según su valor genético para la variable volumen comercial. Se puede observar que existen diferencias significativas principalmente entre las familias que se encuentran en las primeras cuatro posiciones con respecto a las familias que se encuentran en la cola derecha de la distribución. Sin embargo, el resto y mayoría de las familias en las demás posiciones no evidencian diferencias significativas con el resto de la población. Esto nuevamente se puede atribuir a la ausencia de un manejo oportuno en general del

ensayo, por lo cual, dieciocho años después de establecido se tiene en pie el material sobreviviente. Por lo que las diferencias que existan entre las familias están ampliamente influenciadas por los efectos ambientales y no solo por su expresión genética.

La propuesta de raleo genético se puede observar en las figuras 8 y 9, donde se incluye el marcaje del raleo para cada uno de los bloques que conforman el ensayo de progenie. La propuesta consiste en un raleo en dos fases con un margen de dos años entre cada fase con el propósito de evitar realizar un único raleo drástico, que pueda afectar negativamente a los árboles remanentes. La propuesta de selección de los remanentes procura eliminar los peores individuos de todas las familias. Sin embargo, se estableció como criterio de selección, que, en las familias con la peor ubicación en el ranking genético, deberán eliminar una mayor proporción de individuos. Con esto se logra tanto los objetivos de mejoramiento genético (mayor ganancia genética), sin detrimento de los objetivos de mantener la variabilidad o diversidad genética de la población de mejoramiento. Esto trae como resultado que ninguna de las familias sea eliminada por completo de la base genética inicial. Debe recordarse que estas colecciones amplias, constituyen en buena medida un banco genético ex situ para la caoba, especie nativa de los trópicos americanos declarada amenazada por la convención de CITES.

La propuesta de selección consiste entonces en realizar un raleo de un 47%, que dejará en pie un tamaño efectivo poblacional (N_e) de 112 y un número efectivo de familias (N_{fe}) de 43 respectivamente. Esta propuesta de selección permitirá que la semilla que se obtenga del ensayo obtenga una ganancia genética del 25% en volumen comercial.

Conclusiones

Los valores más altos de los parámetros genéticos se registraron para las variables volumen comercial y diámetro, lo cual demuestra un alto potencial de mejoramiento genético para la producción de madera de caoba.

La variable Calidad fue la más afectada por la ausencia de un buen manejo del ensayo genético, lo que repercutió en el registro de los valores más bajos de los parámetros genéticos, y un efecto muy alto de efectos ambientales.

Los mejores genotipos del ensayo se encontraron representados por seis familias, mientras que cuatro familias reafirmaron su alto desempeño en el ranking genético del ensayo siendo estas la 681, 644, 683 y 673 todas ellas procedentes de Costa Rica.

El tamaño efectivo poblacional (N_e) y el *status number* de la Población Élite Comercial, coincidieron en un valor de 13 individuos no emparentados.

La propuesta de raleo genético para convertir el ensayo en huerto semillero, consistió en un raleo en dos fases del 47% de la población. Esta selección permitirá conciliar los objetivos de máxima ganancia genética, con un 25% en producción, con la mayor diversidad genética posible para su constitución en un banco de conservación genética ex situ para la caoba.

Recomendaciones

Se recomienda continuar con las mediciones y evaluaciones del ensayo con el fin de observar el comportamiento de los parámetros en los diferentes caracteres, así como al comportamiento del ranking posterior a la realización del raleo genético.

Propagar e intentar clonar la Población Élite Comercial de los mejores 20 genotipos del ranking, para iniciar un programa de reproducción y mejoramiento genético.

Se recomienda evaluar en este ensayo, aspectos fenológicos asociados con la producción de semilla.

Capítulo 3. Propuesta de manejo de un banco de conservación genética de *Swietenia macrophylla* en el CATIE, Turrialba, Costa Rica.

Resumen

El Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza cuenta con un banco de conservación en campo de 221 familias de *Swietenia macrophylla* de distintas procedencias, establecido en el año 1997. Establecido con el propósito de investigar y conservar material genético de esta importante especie nativa amenazada. El objetivo de este capítulo fue elaborar una propuesta de manejo para el banco de conservación genético de *Swietenia macrophylla* de 24 años de edad. Como parte del estudio, se evaluó y seleccionó el mejor material para su conservación. Se espera que a futuro se logre investigar aspectos relacionados a floración, fructificación y producción de semilla como huerto semillero. La evaluación realizada se basó en los datos fenotípicos del ensayo, con lo cual se seleccionó los mejores 20 fenotipos según el índice de selección de calidad por volumen comercial. Esta Población Élite Comercial corresponde con una diversidad genética de un tamaño efectivo (N_e) y un *status number* de 14 individuos, provenientes de 8 familias (N_{ef}). Las familias con mejor ubicación en el ranking fenotípico fueron la 437, 429, 683, 438, 531, 432, 536 y 730. La propuesta de manejo consistió en un raleo en dos fases de una intensidad del 32%, el cual dejaría en pie un tamaño efectivo poblacional remanente (N_e) de 162 individuos y un número efectivo de familias seleccionadas de 74. Se recomienda continuar con la evaluación del comportamiento en crecimiento de los árboles, así como aspectos relacionados a floración, fructificación y producción de semilla en el futuro. Se recomienda también iniciar con un programa de propagación vegetativa con el mejor material seleccionado en este estudio, así como en las demás gestiones para el buen manejo como unidad de conservación genética ex situ de caoba.

Palabras clave: caoba, conservación ex situ, raleo genético, mejoramiento genético, propagación clonal.

Introducción

La materia prima para cualquier programa de mejoramiento genético forestal se constituye de todos aquellos recursos genéticos forestales existentes, tales como bosques naturales, plantaciones forestales, bancos de germoplasma, colecciones de campo, entre otros (Murillo et al., 2017). Los bancos de germoplasma, por ejemplo, son unidades de conservación de recursos genéticos, cuyo objetivo final por lo general, consiste en llevar a cabo una conservación ex-situ eficiente con la mayor diversidad genética posible (Nicolcar, Latorre & Vidal, 2015). La diversidad genética es esencial en los árboles por su larga vida, durante la cual se ven sometidos a una presión ambiental múltiple y cambiante, que solo puede ser superada mediante un buen manejo de unidades de conservación, ya que es la base para su domesticación y sobrevivencia ante un ambiente cambiante (Cortés, 2001). La conservación es entonces vital para mantener la diversidad genética de especies, así como sus interacciones en los ecosistemas (Nicolcar, Latorre & Vidal, 2015).

Swietenia macrophylla ha sido una especie que desde siempre ha presentado un alto valor económico, debido a la calidad, belleza y facilidad para trabajar de su madera siendo así una de las especies del Neotrópico más reconocida y apetecida (Corea-Arias et al., 2020). Esta condición la ha posicionado en una situación de amenaza debido a la alta explotación que se le ha dado a través de los años, y por lo cual múltiples países han desarrollado planes para su manejo y conservación como el caso de Colombia (Franco et al., 2019). Esto ha motivado el interés de investigación con esta importante especie forestal, que ha incluido en los últimos años, investigaciones relacionadas con su posibilidad de mejoramiento y caracterización de sus recursos genéticos (Saldaña Rojas, 2015). De hecho, la caoba ha sido sujeta de esfuerzos de mejoramiento genético y producción clonal en los últimos años en la región, tal es el caso del trabajo realizado por Corea-Arias et al. (2020) en el cual realizaron una selección temprana de clones de caoba en sistemas agroforestales en dos sitios de Costa Rica.

El Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza cuenta con un banco de conservación genética ex situ de *Swietenia macrophylla* de 24 años de edad, con el fin de investigar el comportamiento de material de distintas procedencias, en búsqueda de la conservación de esta importante especie forestal. El propósito de esta investigación fue realizar una evaluación de esta colección genética para identificar acciones de manejo y de selección del mejor material. Es por esto que el objetivo de este trabajo fue elaborar una propuesta de manejo de un banco de conservación de *Swietenia macrophylla* ubicado en el Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza.

Materiales y métodos

Área de estudio

El banco de conservación lleva por nombre Cabiria y corresponde a materiales del Proyecto de Colección de Germoplasma de *Swietenia macrophylla* y se encuentra en el Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza CATIE, cerca del Jardín Botánico, el cual se ubica en el cantón de Turrialba, provincia de Cartago, Costa Rica. El sitio se ubica a una elevación de 700 metros sobre el nivel del mar, donde se registra una precipitación media anual de 3600 mm y una temperatura media anual entre 22°C y 24°C., y sin un periodo seco definido. El orden de suelo predominante en el sitio es inceptisol, con una pendiente entre 2% y 15%, caracterizados por ser suelos fértiles y bien drenados (Navarro *et al.*, 2004).

En la Figura 10 se muestra la ubicación del banco de conservación Cabiria en el cantón de Turrialba, provincia de Cartago.

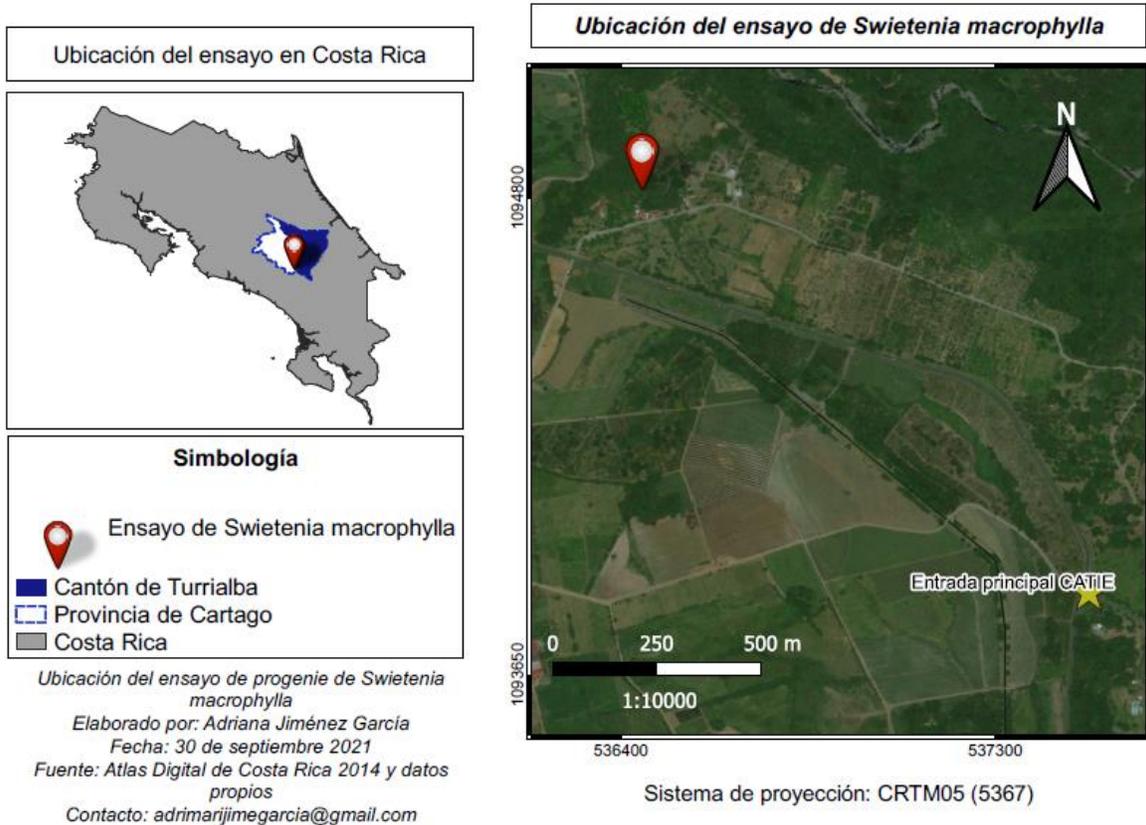


Figura 10. Ubicación del banco de conservación genética de caoba Cabiria en el CATIE, Turrialba. Fuente: confección propia.

La ubicación geográfica del banco corresponde a las coordenadas geográficas 9°54'7" Norte y 83°40'3" Oeste. El sitio corresponde con la zona de vida de Holdridge Bosque muy Húmedo Premontano.

Material genético

El banco de conservación contiene 221 familias de *Swietenia macrophylla*, procedentes de Costa Rica. El número de progenies por familia original y actual es variable y oscila desde uno hasta 16 individuos.

El banco de conservación fue establecido en dos etapas, la primera en setiembre de 1996 y la segunda en agosto de 1997, a un distanciamiento inicial de 3 x 3 metros.

En el anexo 4 se muestra el mapa del banco de conservación Cabiria, en donde se observan la distribución espacial de las accesiones.

Recolección y análisis de los datos

A cada individuo se le midió el diámetro a 1,30 metros de altura (DAP), se estimó la altura comercial y el número de trozas comerciales potenciales (cada 2,5 metros en el fuste de los árboles) y se calificó la calidad de las primeras cuatro trozas en una escala de uno a cuatro, de acuerdo con la metodología propuesta por Murillo y Badilla (2004). Esta metodología establece que un valor de uno en determinada troza, indica que la misma no presenta defectos, siendo esta de la más alta calidad. Mientras que una troza con un valor de cuatro corresponde a una troza de la peor calidad con nulo valor comercial.

Una vez obtenidos en campo los datos anteriormente descritos, se procedió a organizarlos mediante el programa Excel. Se calculó el volumen comercial de cada árbol a partir del diámetro y el número de trozas comerciales mediante la siguiente ecuación 1.

$$Vc = \frac{\pi}{4} * dap^2 * L * ff \quad (1)$$

Donde,

dap es el diámetro en metros medido a 1,30m de altura a partir del suelo

L corresponde a la altura comercial del árbol en metros

ff factor de forma de 0,5

Además, se calculó la variable Calidad general del árbol, tomando en cuenta para dicho cálculo la información de la calidad de las primeras cuatro trozas de cada árbol. Para calcular esta variable se aplicó la siguiente ecuación 2:

$$Calidad\ general\ del\ árbol = T1 * 0,40 + T2 * 0,30 + T3 * 0,20 + T4 * 0,10 \quad (2)$$

Donde,

T_1 corresponde al valor de calidad que se le asignará a la troza uno

T_2 es el valor que se le asignará a la troza dos y así sucesivamente con las trozas tres y cuatro.

Además, se le asignó un peso económico a cada troza según su posición en el árbol, peso que corresponde a los coeficientes que multiplican a cada valor de cada troza, de manera que a menor altura en el árbol mayor importancia económica y por ende mayor peso en el volumen comercial del árbol (Murillo & Badilla, 2004).

Una vez que se estimó la variable Calidad general del árbol, este dato se transformó en un valor entre 1 y 100 para facilitar su interpretación y análisis, ya que inicialmente esta variable corresponde a un número fraccionado entre uno y cuatro. Para realizar dicha transformación se utilizó la siguiente ecuación 3:

$$Calidad (\%) = 100 * \left[1 - \left(\frac{calidad\ general - 1}{3} \right) \right] \quad (3)$$

Además, se calculó dos Índices de selección, uno para fusionar las variables calidad con diámetro y otro, para la fusión de la Calidad con el volumen comercial. El índice de selección constituye una variable muy importante al lograr integrar en una sola, dos variables de importancia económica. Para el cálculo de estas variables se utilizó las siguientes ecuaciones 4 y 5:

$$Cal + Dap = 0.7 * \frac{Dap - \bar{X} Dap}{\sigma Dap} + 0.3 * \frac{Cal \% - \bar{X} Cal \%}{\sigma Cal \%} \quad (4)$$

Donde,

Dap es el diámetro medido a 1,30 metros desde el suelo

$\bar{X} Dap$ corresponde a la media del diámetro

σDap corresponde a la desviación estándar del diámetro

Cal se refiere a la calidad general del individuo

$\bar{X} Cal \%$ corresponde a la media de la calidad

$\sigma Cal \%$ corresponde a la desviación estándar de la calidad

$$Cal + Vc = 0.7 * \frac{Vc - \bar{X}Vc}{\sigma Vc} + 0.3 * \frac{Cal \% - \bar{X}Cal \%}{\sigma Cal \%} \quad (5)$$

Donde,

Vc es el volumen comercial

$\bar{X}Vc$ corresponde a la media del volumen comercial

σVc corresponde a la desviación estándar del volumen comercial

Cal se refiere a la calidad general del individuo

$\bar{X}Cal \%$ corresponde a la media de la calidad

$\sigma Cal \%$ corresponde a la desviación estándar de la calidad

Selección y conformación de la población élite comercial y la población de mejoramiento

La selección de los fenotipos superiores se determinó a partir de su ubicación en el ranking fenotípico para la mejor variable de interés. Como primer paso se procedió a investigar cada una de las 6 variables de importancia económica: DAP, altura comercial, volumen comercial, Calidad del árbol, Índice de Selección Cal + Dap e Índice de Selección Cal + VolCom. Producto de este análisis se decidió utilizar la variable índice de selección Calidad + VolumenComercial.

Del proceso de selección se obtuvo la Población Élite de Mejoramiento (Top 20 genotipos del ranking fenotípico) y la Población de Mejoramiento/Conservación Genética. Para ambas poblaciones se determinó el tamaño efectivo poblacional (Ne) y el número efectivo de familias seleccionadas (Nfe) propuesta por Vencovsky & Barriga (1992), tal y como se muestra en las ecuaciones (6) y (7). Así también, se estimó el “*status number*” propuesta por Lindgren, Gea & Jefferson (1996), como se muestra en la ecuación (8), y el estimado de consanguinidad (F) correspondiente a la ecuación (9), los cuales corresponden a una medida de la diversidad genética

para conocer, el grado de parentesco en la población o, el equivalente en número efectivo de individuos no emparentados.

$$N_e = \frac{4 N_f \bar{k}_f}{\bar{k}_f + 3 + \left(\frac{\sigma_{k_f}^2}{\bar{k}_f}\right)} \quad (6)$$

Donde,

N_e corresponde al tamaño efectivo poblacional

N_f corresponde al número de familias seleccionadas

\bar{k}_f corresponde al cociente entre el número total de individuos seleccionados y el número de familias seleccionadas

k_f es el número de individuos seleccionados por familia

$\sigma_{k_f}^2$ corresponde a la varianza del número de individuos seleccionados por familia

$$N_{ef} = \frac{(\sum k_f)^2}{\sum k_f^2} \quad (7)$$

Donde,

N_{ef} corresponde al número efectivo de familias seleccionadas

k_f corresponde al número de individuos seleccionados por familia

$$N_s = 0.5/f \quad (8)$$

Donde,

N_s corresponde al status number

f corresponde a la coancestría

$$F = 0.5/(2 * N_e) \quad (9)$$

Donde,

F corresponde al estimado de consanguinidad

N_e corresponde al tamaño efectivo poblacional

La propuesta de selección y eliminación de individuos se basó en el ranking fenotípico de la población, para la variable Índice de Calidad+VolumenComercial. Con ello, se logró identificar a cada familia e individuo de acuerdo con su Valor Fenotípico según esta variable.

Posteriormente, se determinó la intensidad de raleo basado en un análisis por tercios del ranking para definir una intensidad de raleo diferenciada por Valor Fenotípico. Como criterio de selección de igual importancia, se procuró mantener la mayor diversidad genética en la Población y no eliminar por completo ninguna familia, dado que es uno de los objetivos como Banco Genético o de Conservación Ex situ. A la Población seleccionada de mejoramiento o de Conservación (remanente), se le determinó el tamaño efectivo poblacional (N_e) y el número efectivo de familias (N_{fe}) con base en las ecuaciones 6 y 7.

La población de mejoramiento se conformará como resultado de la eliminación de los individuos con peor desempeño del ensayo, es decir, con menor Valor Fenotípico. Para esto se tomó como base el ranking fenotípico familiar e individual, se subdividió en tres tercios y se propuso el siguiente criterio de selección:

I Tercio se dejan en pie el 80% de los individuos de cada familia.

II Tercio se dejan en pie el 60% de los individuos de cada familia.

III Tercio se dejan en pie el 40% de los individuos de cada familia.

Resultados

En la población élite con los mejores 20 genotipos (Población Comercial), se obtuvo que repiten varios individuos procedentes de algunas pocas familias, las cuales mostraron una amplia superioridad con respecto a la población. Tal es el caso de la familia 432 que presentó individuos en las posiciones 2, 8, 10, 13 y 17; mientras que la familia 437 registró solamente un individuo en la primera posición. En esta

Población Élite puede observarse que el número efectivo poblacional (N_e) y el *status number* coincidieron, al dar como resultado el equivalente a 15 individuos no emparentados, representados por 8 familias.

El estimado de consanguinidad (F) en esta Población élite de 20 genotipos, pero con una población efectiva (N_e) de 14,62, resultó en 0,034, que equivale a un 3,4%. Mientras que el valor de coancestría o parentesco, estimado de acuerdo como lo proponen Lindgren, Gea & Jefferson (1996), da como resultado un valor de 0,029 o 2,9%, que es muy similar al valor de consanguinidad.

En la figura 11 se muestra la distribución de las familias según la variable índice de calidad por volumen comercial y su posición con respecto a la media poblacional (línea azul). Se puede observar en las primeras posiciones, familias que superan ampliamente la media ($\bar{x} = 1,03$, familia 437), con un valor de índice de calidad por volumen comercial de 3,16. De igual manera, en el cuadro 10 se puede observar con más detalle, los valores obtenidos para las primeras 25 familias del banco de conservación.

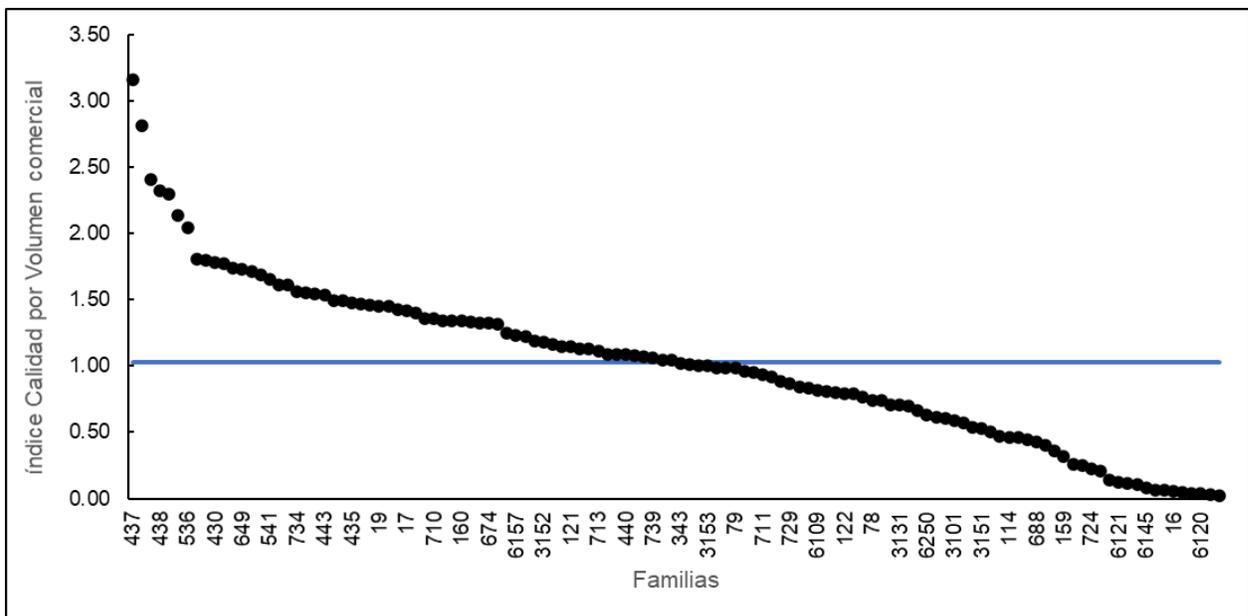


Figura 11. Orden y posición de las familias de caoba, según el valor del índice de selección calidad por volumen comercial, en el banco de conservación Cabiria, CATIE, Turrialba.

En el cuadro 7 se puede observar la distribución de las 25 mejores familias, según su posición en el ranking fenotípico, las cuales obtuvieron los valores más altos en cuanto a la variable índice de selección calidad por volumen comercial.

Cuadro 7. Selección de las 25 mejores familias de caoba a los 24 años de edad, basado en el índice de selección Calidad por Volumen Comercial, en el banco de conservación genética Cabiria, CATIE, Turrialba.

Posición	Familia	Cal + Vc
1	437	3.16
2	429	2.81
3	683	2.41
4	438	2.32
5	531	2.30
6	432	2.14
7	536	2.04
8	730	1.81
9	735	1.79
10	430	1.78
11	118	1.77
12	134	1.74
13	649	1.73
14	442	1.71
15	157	1.69
16	541	1.65
17	532	1.61
18	445	1.61
19	734	1.56
20	128	1.56
21	32	1.55
22	443	1.54
23	647	1.49
24	318	1.49
25	435	1.48

En las figuras 12 y 13 se muestra la propuesta del raleo silvicultural para la primera y segunda sección del banco de conservación Cabiria respectivamente. El raleo se propuso ser efectuado en dos fases con una diferencia de dos años entre cada una, el cual se basó en los valores obtenidos para la variable índice de selección de

Calidad + Volumen Comercial. En las figuras mencionadas se puede observar recuadros grises claros y oscuros, los cuales representan los individuos que serían eliminados en cada fase del raleo. Para la selección de la cantidad de individuos a eliminar por familia, se procedió a subdividir el ranking fenotípico familiar en tres segmentos o tercios, con el propósito de identificar y eliminar más individuos de las peores familias y, menos individuos de las mejores, sin eliminar familias completas.


 Primera fase del raleo
 Segunda fase del raleo

					733-2			6121-2		
164-1	18-1	735-3								
146-2										
146-1	716-1									
729-2										
729-1	730-1									
19-2	118-2								6249-2	
19-1										
	686-2	683-2	554-2	737-2						
	686-1		554-1	737-1						
6245-2		680-2			6122-2			128-2		
6245-1	6120-1	680-1	6118-1	6133-1	6122-1			128-1		
688-2	6126-2							6141-2		
6253-2		3102-8		381-8			134-2	739-2		
				381-7			134-1	739-1	723-1	
114-2	155-2	556-2				32-8	11-2	644-2	6109-2	
114-1				438-5		32-7	11-1		6109-1	
3156-2	121-2						541-2			
3156-1	121-1			531-1	710-7		541-1	559-1	533-1	
	396-8		444-12	16-2			432-16	741-2		
6244-1		22-3	444-11	16-1	649-1		432-15	741-1	551-1	
532-2	3101-8	6251-2	713-8	6248-2	3153-18				3152-16	
532-1		6251-1	713-7		3153-17				3152-15	
111-2	536-2	331-10	326-14				442-6	435-6	699-2	
111-1	536-1	331-9	326-13	157-1	129-1		442-5	435-5	699-1	
326-12	326-11	326-10	326-9	3153-16	3153-15	3153-14	3153-13		3153-11	3153-10
326-8	711-12	711-11	3131-10	3131-11	3131-12	3131-13	3131-14	440-6	343-6	433-6
326-7	3131-9	3131-8		427-12	427-11		427-9	440-5	343-5	
326-6	427-5	427-6	427-7	427-8	3151-11	3151-12		32-6	713-6	3102-5
326-5	3151-10	3151-9	3151-8	3151-7	3151-6	3151-5		32-5	713-5	
430-12	429-4		437-4	711-4	443-4		445-4	78-4		433-4
430-11	429-3		437-3	711-3	443-3		445-3	78-3	3156-3	433-3
430-9	397-4	3151-4		3101-4	427-4	435-4		444-4	440-4	430-10
430-8	397-3	3151-3			427-3	435-3		444-3		430-7
430-5		710-2	440-2	73-2	397-2	430-6		713-2	331-2	444-2
430-4	3101-1	710-1		73-1	397-1	430-3		713-1	331-1	444-1
430-2	3156-2		3152-10	436-2	78-2	381-2	445-2	434-2	437-2	
430-1	3156-1	433-1	3152-9		78-1	381-1	445-1	434-1		
3152-1	3152-2	3152-3	3152-4	3152-5	3152-6	3152-7	3152-8	432-1	432-2	

Figura 12. Propuesta de raleo genético a ejecutarse en dos fases, en la primera sección del banco de conservación Cabiria de *Swietenia macrophylla*, CATIE, Turrialba.

En la figura 13 se muestra la propuesta de raleo para la segunda sección del banco de conservación Cabiria, en la cual se observan los códigos de las familias y los individuos a eliminar en la primera y segunda fase del raleo.

		735-2									
148-1	6145-1										
140-2											
		734-2									TERCERA ETAPA
			674-1	658-1	6150-1						
			113-2								
				535-1							
17-2				6143-2							
			661-1								
	647-2				6157-2						
	647-1										
15-2				136-2	719-2						
15-1			527-1								
564-2			427-14								
											SEGUNDA ETAPA
			724-2	122-2		160-2					
			724-1	122-1	682-1						
	159-2										
	159-1	690-1	3151-13	445-7		343-7					
125-2	711-14		6243-2		141-2	6250-2	73-6				
125-1	711-13		6243-1		141-1	6250-1	73-5				
3153-9	711-10	711-9	711-8	711-7	711-6	711-5	3153-8	3153-7	3153-6	3153-5	
431-4	3101-6	3152-14	396-6		445-6	331-8	381-6	397-6	430-14	3153-4	
431-3	3101-5	3152-13	396-5		445-5	331-7	381-5	397-5	430-13	3153-3	
	436-6	3154-6	710-6	432-14	443-6	432-13				3153-2	
3131-5		3154-5	710-5	432-11	443-5	432-12	79-11	3102-3	713-3		
326-4	442-4	318-2		3131-4	343-4	32-4	431-2	22-2	712-2	444-10	
326-3	442-3	318-1	3154-3	3131-3	343-3	32-3	431-1	22-1	712-1	444-9	
	434-4		73-4	331-6	3152-12	396-4	710-4	381-4		444-8	
438-3	434-3		73-3	331-5	3152-11		710-3	381-3		444-7	
711-2	455-2		331-4		432-10	343-2	429-2	79-10	427-2	444-6	
711-1	455-1		331-3		432-9	343-1	429-1		427-1	444-5	
3102-2		32-2		3154-2	326-2	3131-2		396-2		79-8	
3102-1	435-1	32-1	3151-1	3154-1	326-1	3131-1	438-1	396-1		79-7	
432-4	432-5	432-6		432-8	79-1	79-2	79-3	79-4	79-5	79-6	

Figura 13. Propuesta de raleo genético a ejecutarse en dos fases en la segunda sección del banco de conservación Cabiria de *Swietenia macrophylla*, CATIE, Turrialba.

En el cuadro 8 se muestra un resumen de la propuesta del raleo para el banco de conservación Cabiria. Tomando en cuenta que después de la depuración de la base de datos quedaron en pie para el análisis 397 individuos y 120 familias, se propuso un raleo del 32% donde se eliminan 127 individuos distribuidos entre todas las familias, sin eliminar ninguna familia por completo. Esta selección deja en pie un remanente de 270 individuos, cuyo tamaño efectivo desde el punto de vista de consanguinidad poblacional se reduce a 162. El estimado de consanguinidad (F) en esta Población de Mejoramiento con 270 genotipos, pero con una población efectiva (N_e) de 162, es de 0,0031, que equivale a un 0,31%.

Cuadro 8. Resumen del raleo genético propuesto para el banco de conservación de *Swietenia macrophylla* a los 24 años, CATIE, Turrialba.

Individuos en pie que conforman el ensayo	397
Remanentes	270
Eliminados en propuesta de raleo	127
Intensidad de raleo (%)	32
Ganancia Genética (%)	57
Tamaño efectivo poblacional	162
Número efectivo de familias	74

Discusión

Debido a que el banco de conservación genética Cabiria no fue establecido con un diseño experimental completo, el análisis de los datos tuvo que ser basado en criterios silviculturales, a partir de los datos fenotípicos y las variables dasométricas obtenidas. En el proceso de selección de los individuos, se ha utilizado el ranking fenotípico basado en el índice de selección Calidad con el Volumen Comercial. Esta variable al tomar en cuenta para su cálculo la calidad del individuo, así como su volumen comercial proporcionando un peso para cada uno de estos dos caracteres, permite obtener una buena idea de la calidad y la productividad de los individuos. Los primeros 20 genotipos provienen de trece familias, sin embargo, en cuanto a diversidad genética o parentesco se reduce a un número efectivo de 8 familias, dado que algunas de ellas aportaron más de un individuo. De igual manera, los 20

mejores individuos que conforman la Población Élite corresponden con un tamaño efectivo poblacional (N_e) y de *status number* (diversidad genética) de 15 individuos. Estos valores demuestran el número de genotipos no emparentados y no consanguíneos dentro de la población seleccionada, que a su vez está determinado por la coancestría o coeficiente de parentesco. Que puede también interpretarse como la probabilidad de que la semilla que se colecte de cualesquiera de estos 20 individuos sea idéntica por descendencia (Lindgren, Gea & Jefferson, 1996). El tamaño efectivo poblacional y el *status number* son inversamente proporcionales a la coancestría. En este caso los valores obtenidos demuestran que la Población Élite de Mejoramiento seleccionada, conlleva un valor bajo de consanguinidad que no superó el 3,4% (F), mientras que la coancestría resultó en 2,94%. Estos valores de parentesco se explican por la selección de algunos de los 20 genotipos, que provienen de mismas familias en varias ocasiones, como ocurrió con la familia 432, de donde provienen los individuos en las posiciones 2, 8, 10, 13 y 12. Sin embargo, a pesar de que esta población élite tenga un grado importante de consanguinidad, la semilla que se obtenga de estos individuos no correrá ningún riesgo severo en una primera generación de mejoramiento. Los temas de consanguinidad y expresión de caracteres recesivos letales, podría ocurrir en la eventualidad de que se continúe exclusivamente mejorando y cruzando dentro de la población de los 20 seleccionados.

En la figura 11 y el cuadro 7 se muestran las posiciones a nivel de familias tomando en cuenta el promedio del índice de calidad por volumen comercial para cada una de ellas. La figura 11 muestra que existe una superioridad marcada de las familias que se encuentran en las primeras posiciones con respecto al resto de las familias. Ya que obtuvieron valores de índice de calidad por volumen comercial de entre 2,04 y 3,16 con respecto a una media (línea azul de la figura 11) de 1,03. En la figura 11 también puede observarse la gran heterogeneidad existente en el banco genético Cabiria donde los valores del índice oscilaron desde 0,02 hasta 3,16. Es decir, hubo familias que superaron en más de 3 magnitudes al promedio poblacional ($\bar{x} = 1,03$). Este comportamiento en la variabilidad de la calidad y el volumen comercial de los

individuos pudo verse afectado por una falta de manejo silvicultural oportuno, ya que el banco de conservación genética Cabiria no recibió raleos ni podas. Así también, la afectación en edades tempranas por el barrenador de las meliáceas: *Hypsipyla grandella*, pudo también influir en la calidad de los individuos. Muchos individuos en la población presentaron valores bajos en volumen comercial debido a la presencia de gran cantidad de ejes o ramificaciones a baja altura, que son evidencia clara del daño provocado por esta larva (Hilje & Cornelius, 2001).

La propuesta de selección y raleo genético consiste entonces, en intervenir el ensayo en dos fases, con un margen de dos años entre si con el fin de evitar un daño por viento u otro agente en los árboles remanentes, producto de una abertura tan drástica después de tantos años sin manejo forestal.

La propuesta de selección se basó en el índice de selección de la calidad por el volumen comercial, que fusiona en una sola variable la posibilidad de seleccionar individuos, tanto por sus atributos en calidad, como en volumen comercial. Con este método se buscó además no eliminar familias completas, debido a que uno de los principales objetivos de un banco genético es conservar la mayor diversidad posible a futuro. Por tanto, la propuesta consiste en realizar un raleo genético de un 32%, para dejar en pie un tamaño efectivo poblacional (N_e) de 162 y un número efectivo de familias (N_{fe}) de 74, con una ganancia genética de 57%. Esta propuesta de manejo permite recuperar el Banco genético de caoba, con sus objetivos de mejoramiento genético y de conservación.

El valor estimado de consanguinidad (F) de 0,31% en la Población de Mejoramiento/Conservación, es prácticamente nulo. Lo cual asegura una estabilidad genética de largo plazo en relación con el riesgo de los efectos del parentesco. Un tamaño efectivo poblacional de 162 representa un tamaño de población suficientemente grande para sustentar una población con objetivos de conservación a largo plazo.

Conclusiones

El índice de selección basado en la fusión de la Calidad con el Volumen Comercial resultó en la mejor variable de selección y análisis genético de la población.

Las mejores familias del ranking fenotípico del banco de conservación fueron las familias 437, 432, 32,429 y 427.

Los mejores 20 genotipos del ensayo conformarán la Población Élite de Mejoramiento Genético, cuyo tamaño efectivo poblacional (N_e) fue de 14,6 individuos y un *status number* (N_s) de 14,8 individuos, provenientes de 8,3 familias (N_{fe}). Su consanguinidad es de 3,4% y su coancestría de 2,94%.

Se propone un raleo genético del 32% a ejecutar en dos fases, en la población del banco de conservación genética, que dejará en pie un total de 270 individuos de 397 en la actualidad.

La población de conservación estará conformada por 270 individuos con un tamaño efectivo poblacional (N_e) de 162 individuos, representados por un total de 74 familias seleccionadas (N_{ef}). Esta población tendrá un valor de consanguinidad (F) de 0,31%, que le asegura una estabilidad genética de largo plazo en relación con el riesgo de los efectos del parentesco.

Recomendaciones

Se recomienda continuar con las mediciones y evaluaciones del ensayo con el fin de observar el comportamiento de los parámetros en los diferentes caracteres, así como el comportamiento del ranking posterior a la realización del raleo genético.

Propagar e intentar clonar la Población Élite Comercial de los mejores 20 genotipos del ranking, para iniciar un programa de reproducción y mejoramiento genético.

Se recomienda evaluar en este ensayo, aspectos fenológicos asociados con la producción de semilla.

Bibliografía

- Abarca-Alvarado, M. M. (2021). Propiedades, secado, trabajabilidad y control genético de la madera de nueve clones de *Swietenia macrophylla* de 8 años, Sarapiquí, Costa Rica.
- Alba-Landa, J., Mendizábal-Hernández, L. D. C., & Ramírez, J. M. (2008). El mejoramiento genético forestal y las pruebas establecidas en Veracruz. *Foresta Veracruzana*, 10(1), 25-29.
- Arias, E. C., Arnáez, E., Morerira, I., Cordero, R., & Castillo, M. (2014). Recurso forestal amenazado: seis especies en peligro crítico de extinción en Costa Rica. Instituto Tecnológico de Costa Rica.
- Badilla, Y., y Murillo, O. (1998). Propuesta de un diseño de parcela para la investigación con especies nativas. *Kurú*, 25, 4
- Balmelli, G. (2006). Manejo genético del Huerto Semillero de segunda generación de *Eucalyptus grandis*. *Seminario Técnico*, 30, 321-328.
- Barros, M., Pires, I., Rocha, R., Xavier, A., y Cruz, D. (2006). Avaliação genética de progenies de meio-irmãos de *Eucalyptus grandis* por meio dos procedimentos REML/BLUP e da ANOVA. *Scientia Forestalis* (71):99 - 107.
- Bonnin, S. M., Faustino, L. I., Álvarez, J. A., & Graciano, C. (2020). ¿La combinación de clones posee alguna ventaja sobre los sistemas monoclonales? *Revista de la Facultad de Agronomía*, 119(2), 051-051.
- Carmona, R. I., & Lagos, R. V. (1998). Diseños de huertos semilleros.
- Chinchilla, O., Corea, E., & Meza, V. (2020). Mejora genética y costos iniciales asociados al manejo de plantaciones clonales de *Swietenia macrophylla* en la región noreste de Costa Rica. *Revista de Ciencias Ambientales*, 54(2), 180-189.

- Corea-Arias, E., Chinchilla-Mora, O., Meza-Picado, V., & Ávila-Arias, C. (2020). Selección temprana de clones de caoba (*Swietenia macrophylla* King) en sistemas agroforestales. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú*, 17(41), 78-93.
- Cornelius, J., & Ugarte, G. L. (2010). Introducción a la Genética y domesticación forestal para la Agroforestería y Silvicultura. Notas de clase. Lima, Perú. Centro mundial para la agroforestería (ICRAF). 124p.
- Cortés, A. (2001). El Cedro y la Caoba en Yucatán, México. *Recursos Naturales y Ambiente*, (36).
- Dall'Orso, C. A. M. S. (2016). La amazonia en el futuro de la América del sur: identificación de los ejes estratégicos socioambientales para la cooperación sur-sur. *Caderno CRH*, 29, 13-25.
- Ebert, A. W. (2008). Flujos de germoplasma facilitado por el Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza dentro y fuera de Latinoamérica.
- Escalante, E., Pando, V., Saravia, P., & Bravo, F. (2012). Survival and growth of big-leaf mahogany (*Swietenia macrophylla* King) seedlings in two provenance trials in Bolivia. *Ecología en Bolivia*, 47(1), 37-52.
- Figuroa-Loría, S. (2018). Evaluación de parámetros genéticos de *Tectona Grandis* Linn.
- Flores, C., López, J., Valencia, S. (2014). Manual Técnico para el Establecimiento de Ensayos de Procedencias y Progenies. Comisión Nacional Forestal CONAFOR.
- Franco, N., Ríos, C., Rojas, J., & Talero, C. (2019). Plan de Manejo y Conservación de la caoba (*Swietenia macrophylla* King) para la jurisdicción de la Corporación Autónoma Regional de Cundinamarca CAR
- Hilje, L., & Cornelius, J. (2001). ¿Es inmanejable *Hypsipyla grandella* como plaga forestal? CATIE.

- León-Fallas, N. (2014). Análisis de ensayos de procedencia-progenie de (*Dipteryx panamensis* (Pittier) Record & Mell), en la Zona Norte y Sur de Costa Rica.
- Lindgren, D., Gea, L., & Jefferson, P. (1996). Loss of genetic diversity monitored by status number. *Silvae genetica*, 45(1), 52-58.
- Marcó, M. (2005). I. Conceptos Generales del Mejoramiento Genético Forestal y su Aplicación a los bosques cultivados de la Argentina.
- Méndez-Neri, M., Ramírez-Herrera, C., Vargas-Hernández, J. J., Martínez-Trinidad, T., López-Upton, J., & López, P. A. (2020). Diversidad genética en dos huertos semilleros de *Pinus patula* Schiede ex SchltdL. et Cham. *Revista fitotecnia mexicana*, 43(1), 113-119.
- Mendieta, M. R., Zapata, J. B., & Tom, J. A. (2012). Diagnóstico de la caoba (*Swietenia macrophylla* King) en Mesoamérica: Honduras.
- Murillo, O. y Badilla, Y. (2004). Evaluación de la calidad y estimación del valor en pie de la plantación forestal. Cartago, Costa Rica.
- Murillo, O., Espitia, M., & Castillo, C. (2017). Conceptos del mejoramiento genético forestal.
- Navarro-Pereira, C. M., & Hernández-Martínez, M. (1997). Variabilidad genética de *Swietenia macrophylla* en Costa Rica. *Boletín Mejoramiento Genético y Semillas Forestales.*, (18), 19-21.
- Navarro, C., Hernández, L., Coto, L., Sojo, M. (2003). Ensayo de procedencias de Caoba, *Swietenia macrophylla*, *Swietenia mahogany* y *Swietenia humilis*.
- Navarro, C., Hernández, L., Coto, L., Sojo, M. (2004). Ensayo Silvicultural de Caoba-Bolivia combinado con café maduro.
- Patiño, M. S. C., Troya, A. E., Morán, H. R., Carriel, J. M., Rodríguez, J. E. N., Cadme, M. L., ... & Silva, W. F. M. (2013). Propagación clonal in vitro de *Swietenia macrophylla* King (Caoba). *Ciencia y Tecnología*, 6(2), 1-8.

- Pavlotzky-Blank, B., & Murillo-Gamboa, O. (2012). Ganancia genética esperada en *Acacia mangium* en los Chiles, zona norte de Costa Rica. *Agronomía Mesoamericana*, 23(1), 93-106.
- Pelea, L. P., Fernández, E. B., Herrero, J. V. I., Palenzuela, B. V., & Hernández, M. T. C. (2019). Predicción de valores genéticos aditivos en genotipos de guayabo (*Psidium guajava*) (Myrtaceae). *Revista del Jardín Botánico Nacional*, 40, 23-31.
- Perret, S., & Gacitúa Arias, S. E. (2013). Selección de árboles plus y protocolos para su propagación y establecimiento de huertos semilleros.
- Pires, I. E., Resende, M. D., Silva, R. L. D., & Resende Júnior, M. D. (2011). *Genética forestal*. Viçosa, MG: Arka.
- Quesada-Monge, R. (2004). Especies forestales vedadas y bajo otras categorías de protección en Costa Rica. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú*, 1(2), ág-84.
- Ramírez, J. A. B. (2018). Evaluación de un ensayo de procedencias/progenie de *Swietenia macrophylla* King establecido en La Balsa, ver. (Doctoral dissertation, Universidad Veracruzana).
- Resende, M.D.V de. 2016. Software Selegen-REML/BLUP: a useful tool for plant breeding. *Crop Breeding and Applied Biotechnology* - 16: 330-339.
- Resende, M.D.V. de; Murillo, O.; Badilla, Y. 2018. *Genética Cuantitativa y Selección en el Mejoramiento Forestal*. Editorial Tecnológica de Costa Rica. Cartago, Costa Rica. 302 pp.
- Risk, C., McKenney, D. W., Pedlar, J., & Lu, P. (2021). A compilation of North American tree provenance trials and relevant historical climate data for seven species. *Scientific Data*, 8(1), 1-8.
- Rodríguez, F. R., & Córdoba, G. T. (2008). Árboles del Valle Central de Costa Rica: reproducción Caoba. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú*, 5(13), 80-82.

- Rodríguez-Vásquez, M. E., Rodríguez-Ortiz, G., & Enríquez-Del, J. R. (2021). Ensayos de progenies y huertos semilleros de especies forestales en México. Comité Editorial (DEPI-ITVO), 8, 79.
- Sáenz R., C y A. Plancarte B. 1991. Metodología para el establecimiento y evaluación de ensayos de progenies en especies forestales. Serie de apoyo académico No. 46. División de Ciencias Forestales. Chapingo. México. 47 p.
- Saldaña Rojas, J. S. (2015). Estimación del potencial para manejo de semillas de caoba (*Swietenia macrophylla* King) en tres comunidades indígenas del Purús, Ucayali, Perú.
- Sanches, J. H. M., Mendizábal-Hernández, L. D. C., & Alba-Landa, J. U. A. (2019). Crecimiento de *Swietenia macrophylla* King en una plantación de cinco años de establecida en Emiliano Zapata, Veracruz, México. Foresta Veracruzana, 21(2), 17-22.
- Smart, L., Montiel, J. J., Corrales, N., & Mesen, F. (1995). Curso Nacional sobre identificación, selección y manejo de fuentes semilleras. La Leona, León, Nicaragua 20-24 de Mar de 1995. Ministerio del Ambiente y Recursos Naturales, Managua (Nicaragua) CATIE, Managua (Nicaragua).
- Vargas, I. J. P., Camacho, M. E., & Gamboa, O. M. (2012). Evaluación del potencial de mejoramiento genético en el crecimiento en altura de *Acacia mangium* Willd. Acta Agronómica, 61(2), 143-150.
- Vencovsky, R., & Barriga, P. (1992). Genética biométrica no fitomelhoramento. Ribeirão Preto. Revista Brasileira de Genética, 1992, 496p.
- Wright, J. (2012). Introduction to forest genetics. Elsevier.
- Xavier, A., & da Silva, R. L. (2010). Evolução da silvicultura clonal de *Eucalyptus* no Brasil. Agronomía Costarricense, 34(1), 93-98.
- Xavier, A., & Wendling, I. (2021). Silvicultura clonal: princípios e técnicas. editora UFV.

Zapata-Valenzuela, J., & Hasbun Zaror, R. (2011). Mejoramiento genético forestal acelerado mediante selección genómica. *Bosque (Valdivia)*, 32(3), 209-213.

