

Potencial de **mejoramiento genético en**  
***Dipteryx panamensis*** a los 33 meses de edad en  
San Carlos, Costa Rica

Víctor Martínez-Albán<sup>1</sup>  
Lucía Fallas-Valverde<sup>2</sup>  
Olman Murillo-Gamboa<sup>3</sup>  
Yorleny Badilla-Valverde<sup>4</sup>

## Resumen

El almendro (*Dipteryx panamensis*) es la especie nativa con la madera de mayor dureza que se planta en la región. Como especie leguminosa expresa gran potencial para su cultivo en la zona norte y caribe del país, donde predominan suelos de baja fertilidad, compactados, mal drenados y ácidos, limitantes para la mayoría de las especies forestales. Como especie de alto valor ecológico y potencial económico, se le ha considerado entre el grupo denominado maderas gourmet y parte estratégica del desarrollo forestal del país. Se estudió el potencial de mejoramiento genético en *Dipteryx panamensis* a los 33 meses de edad, en un ensayo de procedencia/progenie establecido en San Carlos, zona norte de Costa Rica. Se evaluaron 3 procedencias nativas de la zona norte del país, Crucitas (Pocosol, San Carlos), Sarapiquí y Coopesanjuan (Cutris, San Carlos) y, 10 árboles dentro

## Abstract

### Breeding potential in *Dipteryx panamensis* at 33 months-old in San Carlos, Alajuela, Costa Rica.

Almendro (*Dipteryx panamensis*) is the hardest-wood planted native tree species in the region. As a legume tree it exhibits a great potential for being planted in low fertility, acid and compacted soils, where most of the tree species cannot perform very well. As a tree with a high ecological value and economical potential, it has been considered within woods-gourmet group and an important strategical element of forest development in the country. Therefore, one of the first commitments will be the establishment of proper seed sources, with the highest possible genetic value, able to support operational scale reforestation within the country. In this study we show results from a 33 months-old provenance/progeny test, established in San Carlos, northern zone of Costa

1. Tecnológico de Costa Rica, Escuela de Ingeniería Forestal, Estudiante; Cartago, Costa Rica; [vjmartinez89@gmail.com](mailto:vjmartinez89@gmail.com)

2. Tecnológico de Costa Rica, Escuela de Ingeniería Forestal, Estudiante; Cartago, Costa Rica; [ifav.03@gmail.com](mailto:ifav.03@gmail.com)

3. Tecnológico de Costa Rica, Escuela de Ingeniería Forestal, GENFORES; Cartago, Costa Rica; [olmuga@yahoo.es](mailto:olmuga@yahoo.es)

4. Tecnológico de Costa Rica, Escuela de Ingeniería Forestal; Cartago, Costa Rica; [yorlenybadilla@yahoo.es](mailto:yorlenybadilla@yahoo.es)

Recibido: 24/06/2015  
Aceptado: 08/07/2016

de cada procedencia, todos seleccionados únicamente por su sanidad y vigor en condiciones naturales, para un total final de 29 familias o accesiones. Se utilizó un diseño experimental de bloques completos al azar, con 6 bloques y 6 progenies por familia en cada bloque (parcela), distribuidas en 3 parejas aleatorizadas dentro de cada bloque. Las variables evaluadas fueron: diámetro a la altura del pecho (dap), altura total (h total), presencia de ramas gruesas, presencia de bifurcación, calidad del árbol y sobrevivencia. El análisis de los datos se realizó con el software SELEGEN de EMBRAPA, Brasil. La heredabilidad media de procedencias fue  $h^2_{mp} = 0,72$  para el dap,  $h^2_{mp} = 0,81$  para la altura total y  $h^2_{mp} = 0,64$  para la presencia de ramas gruesas. Mientras que la heredabilidad individual fue  $h^2_i = 0,46$  para el dap y  $h^2_i = 0,29$  para la altura total. La heredabilidad media familiar para el dap fue de  $h^2_{mf} = 0,80$ , para la altura total  $h^2_{mf} = 0,72$  y de 0,55 para la presencia de rama gruesa. En la clasificación genética con base en dap y altura total, 25 de las 29 familias coincidieron como las mejores para ambos caracteres. El coeficiente de variación genético fue de 8,6 % para el dap y de 5,8 % para la altura total. Si se seleccionan las mejores 10 familias la ganancia genética esperada en dap a esta edad sería de un 15 %. La mayor variación se registró entre familias dentro de procedencias y poca variación se obtuvo entre las tres procedencias. La correlación genética entre el dap y las ramas gruesas fue  $r = 0,53^{***}$  y de  $r = 0,27^{**}$  con la presencia de bifurcación. Como estrategia de mejoramiento se propone seleccionar dos individuos con el mayor diámetro dentro de cada una de las mejores 10 familias sin importar su procedencia. Esto generará una población con suficiente diversidad genética para atender la demanda de semilla del país en un horizonte de planificación no menor a 15 años. Se propone ampliar la base genética del programa de mejoramiento de almendro mediante nuevas colectas de otras procedencias naturales dentro del país.

**Palabras clave:** *Dipteryx panamensis*, procedencias, ensayo de progenies, mejoramiento genético, Costa Rica.

Rica. Here are being evaluated materials coming from three native provenances within northern zone, Crucitas (Pocosol de San Carlos), Sarapiquí y Coopesanjuan (Cutris, San Carlos) and, 10 trees per each provenance, all of them selected based on its healthy and vigor in natural conditions, for a final total of 29 evaluated families. It was here utilized GENFORES genetic test design, which is based on a random block experimental design with six repetitions or blocks, six progenies per mother tree (family), randomly distributed in three pairs within each block. Among analyzed characters were the presence of thick branches DBH, total height, forking, tree quality and survival. All data analyses were performed through SELEGEN from EMBRAPA, Brasil. Mean provenance heritability was  $h^2_{mp} = 0.72$  for DBH,  $h^2_{mp} = 0.81$  for total height and  $h^2_{mp} = 0.64$  for the presence of thick branches. Meanwhile individual tree heritability was  $h^2_i = 0.46$  for DBH and  $h^2_i = 0.29$  for total height. Mean family heritability was  $h^2_{mf} = 0.80$  for DBH,  $h^2_{mf} = 0.72$  for total height and 0.55 for the presence of thick branches. Within DBH and total height genetic ranking, 25 out of 29 families showed stability. Genetic variation registered coefficient was 8.6 % for DBH and 5.8 % for total height. If there were selected top 10 families, expected genetic gain in DBH would be around 15 % higher. Most of variation was registered among families and, very little among the three provenances. Genetic correlations between dap and thick branches was  $r = 0.53^{***}$  and  $r = 0.27^{**}$  for forking. As a breeding strategy, it is here proposed to select best two individual trees within best 10 families regardless its provenance. This breeding population will keep enough genetic diversity in order to accomplish seed demand within the country for the next 15 years. New field collections from different natural provenances within the country are among the highest priorities, in order to broad the genetic base of almendro's breeding population.

**Keywords:** *Dipteryx panamensis*, provenances, progeny test, breeding, Costa Rica.

## Introducción

El almendro (*Dipteryx panamensis*), es una especie forestal nativa, de la familia *Fabaceae*, subfamilia *Papilionaceae*, con una distribución natural desde los bosques de tierras bajas de Nicaragua hasta Colombia (Romo, 2005). En Costa Rica es abundante desde las llanuras de Guatuso, vertiente norte hasta Bribri en toda la región caribe del país (Castañeda, Moreira, Arnáez, y Sánchez, 2000). Una vez que alcanza la madurez, es un árbol prominente que forma parte del dosel superior y puede llegar a medir 60 m de altura y un diámetro de hasta 2 m. Esta especie presenta un fuste cilíndrico y amplias raíces basales, sin embargo no presenta gambas; su corteza es de color pardo gris-rojizo, con lenticelas verticales. Tiene ramas ascendentes que forman una copa semiesférica y presenta una floración muy atractiva de color rosado-violeta (Fournier, 2003; Gamboa, 2008).

Esta especie posee un alto valor comercial debido a la dureza de su madera y peso específico que oscila entre 0,83 – 1,09 g/cm<sup>3</sup>. Su secado al aire es rápido, pero con tendencia a agrietarse. Presenta una alta resistencia natural al ataque de agentes biológicos como hongos y bacterias, así como un alto potencial para plantaciones de secuestro de carbono. Sin embargo, su alto contenido de tálidos y taninos dificultan su preservación (Flores, 1992; Fournier, 2003; Losi, Siccama, Condit, y Morales, 2003).

Árboles adultos y sobremaduros suelen servir de refugio para la lapa verde (*Ara ambigua*), ave amenazada, por lo que el Ministerio de Ambiente y Energía de Costa Rica (MINAE decreto n° 25.167, 1996) declaró la veda parcial de la especie, que no permite el aprovechamiento de individuos con diámetros mayores a 70 cm.

Desde finales de los años 80 la Organización para Estudios Tropicales (OET) lideró en la evaluación de un amplio número de especies candidatas para la reforestación comercial, principalmente en la zona de Sarapiquí (Butterfield y Espinoza, 1995). Posterior a estos esfuerzos pioneros, la motivación se extendió a las universidades públicas costarricenses y el Ministerio de Ambiente y Energía (MINAE), que en alianzas con organismos internacionales (GTZ de Alemania) lograron desarrollar proyectos con especies nativas en toda la zona norte (Badilla, Murillo, y Obando, 2002; Müller, 1993). Sin embargo, la continuidad de estos trabajos fue perdiendo apoyo; la ausencia de fuentes semilleras limitó la disponibilidad de plantas, lo que ocasionó una drástica reducción en la tasa de reforestación en la región (Badilla, Murillo y Obando, 2002; Delgado, Montero, Murillo, y Castillo, 2003; Murillo y Badilla, 2015; Petit y Montagnini, 2006). Los últimos trabajos sobre el crecimiento de esta especie y potencial para plantación en Costa Rica, fueron reportados por Delgado et al. (2003) y Schmidt (2009).

En los últimos seis años la Cooperativa de Mejoramiento Genético Forestal (GENFORES) ha desarrollado un programa con especies forestales nativas, que básicamente se ocupa del establecimiento de colecciones genéticas amplias (ensayos de procedencias y de progenies), que posteriormente se puedan convertir en fuentes semilleras certificadas y de la más alta calidad genética posible (Murillo, Badilla, Rojas, Córdoba, Carvajal, y Canessa, 2015; Murillo y Guevara, 2013).

El objetivo de este estudio fue analizar genéticamente la población de mejoramiento de almendro para establecer la primera clasificación de genotipos superiores para reforestación con esta especie en el país.

## Materiales y métodos

Durante el mes de junio del 2010 se estableció un ensayo de procedencias/progenies con veintinueve familias de *Dipteryx panamensis* en la sede regional del Instituto Tecnológico de Costa Rica, en San Carlos (10°21' N y 84°30' W), que se localiza en la zona de vida Bosque Muy Húmedo Premontano transición a Basal (Holdridge, 1967). La temperatura fluctúa entre 18-24 °C. El promedio anual de precipitación es de aproximadamente 3800 mm, donde los meses de febrero, marzo y parte de abril registran un déficit hídrico apreciable. Los suelos son del orden Ultisoles, generalmente profundos, bien drenados y de color rojo con un alto contenido de materia orgánica, (Ortiz y Cordero, 2008).

Se realizó una amplia colecta de semillas, con el objetivo de lograr capturar la mayor diversidad genética y establecer un banco de germoplasma, que permita sustentar el inicio de un programa de mejoramiento genético. Se colectó semillas de al menos 10 árboles madre vigorosos y sanos en cada procedencia, separados entre sí por no menos de 500 m. Las procedencias fueron Coopesanjuan (La Gloria de Aguas Zarcas, San Carlos, 10°45' N y 84°25' W), Crucitas (Pocosol de San Carlos, 10°57' N y 84°25' W) y de Puerto Viejo de Sarapiquí (10°28' N y 84°05' W). Todas las familias fueron obtenidas a partir de semilla de polinización abierta.

El diseño experimental del ensayo genético fue el desarrollado por Murillo y Badilla (2001, 2004), que consiste en un diseño de seis bloques completos al azar. Dentro de cada bloque se distribuyeron aleatoriamente tres parejas de cada familia (parcela). Los árboles fueron plantados con un distanciamiento de 3 x 3 m y el sitio no tuvo ninguna preparación ni control de la acidez del suelo. El control de malezas se realizó cada 2-3 meses, lo que incidió en un excelente crecimiento inicial.

La evaluación del ensayo fue realizada en marzo del 2013, a los 2 años y 9 meses después de establecido. Se evaluaron los siguientes criterios: a) diámetro a 1,3 m (dap); b) altura

total; c) presencia de rama gruesa en los primeros 5 m de fuste (mayor a 1/3 del diámetro del fuste); d) bifurcación o pérdida de la dominancia apical; e) calidad de las primeras trozas imaginarias de 2,5 m de longitud (1 = completamente recta y sin defectos; 2 = con torceduras o defectos leves en el tronco; 3 = con defectos severos que permiten aprovechar solamente el 50 % de la troza; 4 = sin valor comercial para aserrío); f) sobrevivencia.

La calidad general del árbol se obtuvo como una nueva variable, compuesta por el producto de la calidad de cada una de sus primeras cuatro trozas, ajustadas por el peso económico de la troza, según su posición dentro del fuste, tal y como se muestra en el cuadro 1.

La variable calidad del árbol quedó entonces con valores entre 1 y 4, donde 1 es la mejor calidad y 4 el árbol sin valor para aserrío. Para facilitar su análisis e interpretación, la variable calidad se transformó en una escala positiva y con valores entre 1 y 100, con base en el siguiente ecuación.

$$\text{Calidad(\%)} = \left(1 - \frac{\text{Calidad} - 1}{3}\right) * 100 \quad (1)$$

El análisis genético de la base de datos se realizó con ayuda del software SELEGEN (Resende, 2007). En un primer nivel se analizaron las diferencias entre procedencias y en un segundo nivel, las diferencias entre familias dentro de procedencia. En el análisis de las procedencias se utilizó el modelo 24 (bloques completos al azar, varias poblaciones sin estructura de familia), mientras que el modelo 1 (bloques al azar, progenies de medios hermanos, varias plantas por parcela) se utilizó para las familias dentro de procedencias:

$$\text{Modelo 1: } Y = X_r + Z_a + W_p + e \quad (2)$$

$$\text{Modelo 24: } Y = X_r + Z_g + W_p + e \quad (3)$$

Donde “Y” es el vector de datos, “r” es el vector de los efectos de la repetición, “a” es el vector de los efectos genéticos aditivos individuales, “g” es el vector de los efectos genéticos de poblaciones o procedencias (asumidos como aleatorios), “p” es el vector de los efectos de la parcela (conjunto de árboles de una misma familia dentro de un bloque), “e” es el vector de errores residuales. Las letras mayúsculas representan las matrices de incidencia para los efectos referidos (Resende, 2006).

La correlación genética entre caracteres se estimó después de que fueron eliminados los efectos ambientales (ecuación 5), con base en el software SELEGEN (Resende, 2007).

Cuadro 1. Peso económico relativo de cada troza según su posición dentro del fuste (Murillo, Espitia, y Castillo, 2012).

Table 1. Relative economic weight of each commercial log by their position along the stem (Murillo, Espitia, and Castillo, 2012).

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

La significancia de los valores de correlación fue evaluada con la prueba estadística de “t”, según el procedimiento sugerido por Steel y Torrie (1980):

$$r_{\alpha(x,y)} = \frac{\text{COV}_{\alpha(x,y)}}{\sigma_{\alpha x} \sigma_{\alpha y}} \quad (4)$$

Donde, es la covarianza genética entre los caracteres “X” and “Y”, mientras que son las desviaciones estándar genéticas de los caracteres “X” y “Y” respectivamente.

$$t = \frac{r_{\alpha(x,y)}}{\sqrt{\frac{1 - r_{\alpha(x,y)}}{n - 2}}} \quad (5)$$

Donde el tamaño de “n” está dado por la cantidad de parejas en cada bloque, que para este diseño correspondió con n = 3 parejas de cada familia dentro cada uno de los 6 bloques del ensayo.

Los parámetros genéticos presentados en los cuadros 2 y 3 corresponden con la siguiente descripción (Resende, 2006):

**Va:** varianza genética aditiva.

**Vparc:** varianza ambiental entre familias dentro de bloques.

**Ve:** varianza residual o no explicada por el modelo.

**Vf:** Va (Vg) + Vparc + Ve: varianza fenotípica total.

**Vg:** varianza genética entre procedencias.

**h<sup>2</sup><sub>mp</sub>:** heredabilidad media de la procedencia asumiendo sobrevivencia completa.

**h<sup>2</sup><sub>a</sub>:** heredabilidad individual en sentido estricto, es decir, de los efectos aditivos.

**h<sup>2</sup><sub>g</sub>:** efectos genotípicos totales de población.

**h<sup>2</sup><sub>aj</sub>:** heredabilidad individual ajustada por los efectos de la parcela.

**c<sup>2</sup>parc:** coeficiente de determinación de los efectos de la parcela (efecto ambiental).

$h_{mf}^2 = \frac{0,25 * Va}{0,25Va * \frac{V_{parc}}{6} + \frac{0,75Va + Ve}{6 * 6}}$  = heredabilidad media de familia, asumiendo sobrevivencia completa, donde 6 es el número de repeticiones (o bloques) y 6 el número de individuos/familia/bloque.

**Precisión:**  $\sqrt{h_{mf}^2}$  = exactitud de selección de progenies, asumiendo sobrevivencia completa.

$h_{ad}^2 = \frac{0,75Va}{0,75Va + Ve}$  = heredabilidad aditiva o heredabilidad dentro de familias (“within family”).

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

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

**CVe%:**  $\left(\frac{\left(\sqrt{\frac{0,75Va + Ve}{6}} + V_{parc}\right)}{\text{Media General}}\right) * 100$  = coeficiente de variación experimental.

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

**PEV:** varianza del error de predicción de valores genotípicos, sin asumir mortalidad.

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

## Resultados

En las tres procedencias se registraron valores de heredabilidad altos para los caracteres cuantitativos dap (72 %) y altura total (81 %), así como también para los caracteres cualitativos presencia de la bifurcación (64 %) y calidad del árbol (54 %, ver cuadro 2). Los demás caracteres registraron valores de heredabilidad sumamente bajos. Puede observarse en cuanto a crecimiento, que el dap promedio fue de poco menos de 7 cm (un crecimiento aproximado de 2,5 cm/año), que puede considerarse relativamente alto para esta especie de tan alta densidad. En cuanto a su altura total, registró una tasa de crecimiento de casi 2 m/año. La especie registra problemas con ramas gruesas (75 % de los árboles) y la bifurcación afectó a un 33 % de los individuos. La calidad del fuste (árbol) es relativamente baja, con valores cercanos a un 50 % en una escala de 1 a 100. Finalmente, la sobrevivencia fue alta (superior al 82 %), lo cual garantiza una base de datos sumamente robusta para un análisis genético.

Como segundo resultado se obtuvo los parámetros genéticos al nivel de familias dentro de procedencias, tal y como se muestran en el cuadro 3. Puede observarse una heredabilidad individual ( $h_i^2 = 0,46$ ) sumamente elevada para el dap y la altura total ( $h_i^2 = 0,29$ ), mientras

que la heredabilidad media de la familia fue de nuevo muy elevada en el dap, altura total y estado fitosanitario, con valores superiores al 60 %. Como resultado de mayor interés puede observarse el coeficiente de variación genética entre individuos (CVgi %), que fue superior al 10 % en casi todos los caracteres, con excepción a la presencia de ramas gruesas. Mientras que el coeficiente de variación genética entre familias (CVgf %) también fue sumamente alto y superior 5,7 % en todos los caracteres con excepción de la rama gruesa. Estos valores expresan una alta variabilidad genética en la población de familias de *D. panamensis*, dentro de esta colección de conservación genética *ex situ*.

En cuanto a la tasa de crecimiento puede observarse en las figuras 1 y 2 que la población de familias de la población de Coopesanjuan (La Gloria de Aguas Zarcas, San Carlos), expresa ya a los 33 meses una tendencia hacia un mejor desempeño. Si se seleccionan las mejores 10 familias del total, es evidente su superioridad altamente significativa, en relación con el promedio general y el promedio de cada una de las tres procedencias.

Tanto en la figura 1 como en la figura 2 se observa el mismo patrón, con leve superioridad de las familias de Coopesanjuan con relación a las de Crucitas, como las de menor rendimiento. Sin embargo el traslape entre sus límites de confianza indican que estas diferencias no son aún significativas. Sin embargo, el valor promedio de las mejores 10 familias indica su superioridad significativa con relación al resto de familias.

En la figura 3 se muestra el mismo patrón de las figuras 1 y 2, pero ahora con mayor detalle a nivel de familias individuales. Puede observarse que las mejores 5 familias exhiben un crecimiento en diámetro superior al promedio de las mejores 10. Es importante señalar, que dentro del grupo de las mejores 10 familias están las tres procedencias representadas. En el extremo opuesto, hay un grupo de 6 familias mayoritariamente procedentes de Crucitas (código sin letras), que ya manifiestan un crecimiento significativamente inferior al promedio general (6,69 m) de la población total.

En cuanto al crecimiento en altura total por familia, puede observarse en la figura 4 una alta correlación de familias posicionadas en los mejores y peores puestos de la clasificación, similar a lo observado en la clasificación con base en el diámetro (figura 3). Algunas familias cambian levemente de posición, pero se mantienen dentro del grupo de las mejores o peores 10 familias en cada variable, como es esperado. La familia 8 (Crucitas) registra los peores crecimientos en ambas variables y con diferencias significativas casi con relación a más de 25 familias. De manera interesante, la familia PV1 (Sarapiquí) se ubica en una posición intermedia con respecto a su altura total, mientras que en el diámetro se localiza entre las 6 peores.

Cuadro 2. Parámetros genéticos de tres procedencias de *D. panamensis* a los 33 meses de edad en San Carlos, Alajuela, Costa Rica

Table 2. Genetic parameters in three native *D. panamensis* provenances at 33 month-old in San Carlos, Alajuela, Costa Rica.

Parámetro	dap	h total	Rama Gr.	Bifurcación	Calidad	Sobrevivencia
Vg	0,02	0,02	0,00	0,00	2,27	0,00
Vparc	0,00	0,00	0,00	0,00	0,79	0,00
Ve	2,85	1,37	0,19	0,22	644,23	0,14
Vf	2,88	1,39	0,19	0,22	647,28	0,14
$h^2_g$	0,01 ± 0,01	0,01 ± 0,01	0,001 ± 0,001	0,01 ± 0,00	0,001 ± 0,01	0,001 ± 0,001
$c^2_{\text{parc}}$	0,00	0,00	0,00	0,01	0,00	0,00
$h^2_{\text{mp}}$	0,72	0,81	0,02	0,64	0,54	0,03
Acproc	0,85	0,90	0,15	0,80	0,74	0,18
Media general	6,70	5,49	1,74	1,33	46,73	0,82

Vg= varianza genética entre procedencias. Ve= varianza residual o no explicada por el modelo. Vf= Vg + Vparc + Ve: varianza fenotípica total.  $h^2_g$  = efectos genotípicos totales de población.  $c^2_{\text{parc}}$ = coeficiente de determinación de los efectos de la parcela.  $h^2_{\text{mp}}$  = heredabilidad media de la procedencia asumiendo sobrevivencia completa.

Cuadro 3. Parámetros genéticos de veintinueve familias (progenies) de *D. panamensis* de 33 meses de edad en San Carlos, Alajuela, Costa Rica.

Table 3. Genetic parameters in twenty nine *D. panamensis* families (progenies) at 33 month-old in San Carlos, Alajuela, Costa Rica.

Parámetro	dap	h total	Rama Gr.	Bifurcación	Calidad	Sobrevivencia
Va	1,32	0,40	0,01	0,03	59,29	0,01
Vparc	0,01	0,03	0,00	0,01	40,38	0,00
Ve	1,46	0,95	0,17	0,18	543,66	0,13
Vf	2,88	1,38	0,19	0,22	643,33	0,14
$h^2_i$	0,46 ± 0,13	0,29 ± 0,11	0,08 ± 0,05	0,15 ± 0,08	0,09 ± 0,05	0,07 ± 0,05
$h^2_{aj}$	0,47	0,30	0,08	0,15	0,10	0,07
$c^2_{\text{parc}}$	0,03	0,02	0,02	0,03	0,06	0,02
$h^2_{mf}$	0,80	0,72	0,39	0,55	0,39	0,37
Precisión	0,89	0,85	0,63	0,74	0,63	0,61
$h^2_{ad}$	0,40	0,24	0,06	0,12	0,08	0,06
CVgi %	17,17	11,58	6,98	13,60	16,56	12,24
CVgf %	8,59	5,79	3,49	6,80	8,28	6,12
CVe%	10,66	8,87	10,60	15,01	25,30	19,65
CVr	0,80	0,65	0,33	0,45	0,33	0,31
PEV	0,07	0,03	0,00	0,00	9,02	0,00
SEP	0,26	0,17	0,05	0,06	3,00	0,04
Media General	6,68	5,47	1,74	1,33	46,51	0,82

Va= varianza genética aditiva. Ve= varianza residual o no explicada por el modelo. Vf= Va + Vparc + Ve: varianza fenotípica total.  $h^2_a$  = heredabilidad individual en sentido estricto.  $h^2_{mf}$  = heredabilidad media de familia. Exactitud= raíz cuadrada de  $h^2_{mf}$ .  $h^2_{ad}$  = heredabilidad aditiva o dentro de familias. CVgi %= coeficiente de variación genética aditiva individual. CVgf %= de variación genotípica entre familias. CVe%= coeficiente de variación experimental. CVr= coeficiente de variación relativa. SEP= desviación estándar del valor genotípico predicho de progenie.

Cuadro 4. Matriz de correlaciones genéticas entre los caracteres evaluados, en 29 familias de medios hermanos de *D. panamensis*, a los 33 meses de edad en San Carlos, Alajuela, Costa Rica.

Table 4. Genetic correlations matrix among traits in 29 *D. panamensis* half-sibs families at 33 months-old in San Carlos, Alajuela, Costa Rica.

Caracter	h total	Rama Gr.	Bifurcación	Calidad	Sobrevivencia
dap	0,85***	0,53***	0,27*	0,11 ns	0,37**
h total		0,48***	0,05 ns	0,35**	0,41***
Rama Gruesa			0,41***	-0,11	0,27*
Bifurcación				-0,38**	-0,13 ns
Calidad					0,05 ns

Significancia de la correlación: ns = no significativa, \* = p<0,1; \*\* p<0,05; \*\*\* = p<0,01.

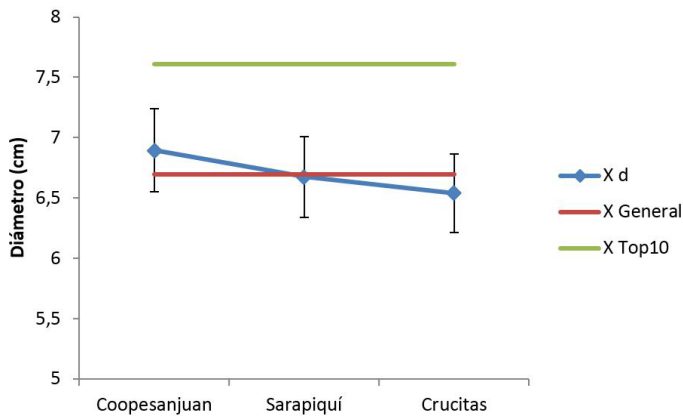


Figura 1. Crecimiento promedio diamétrico por procedencia y, del diámetro promedio de las mejores 10 familias (Top 10), de *D. panamensis* a los 33 meses de edad, en San Carlos, Alajuela, Costa Rica.

Figure 1. Diameter average growth per provenance and, average diameter in the top 10 families (Top 10), at *D. panamensis* at 33 month-old in San Carlos, Alajuela, Costa Rica.

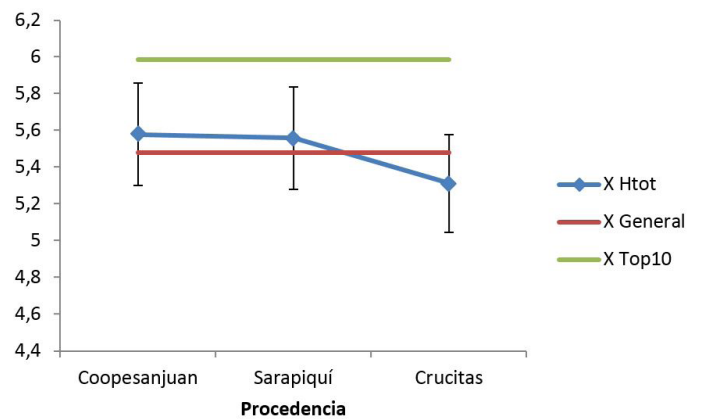


Figura 2. Crecimiento promedio en altura total por procedencia y, del diámetro promedio de las mejores 10 familias (Top 10), de *D. panamensis* a los 33 meses de edad en San Carlos, Alajuela, Costa Rica

Figure 2. Average total height growth per provenance and, average diameter from the top 10 families (Top 10), at *D. panamensis* at 33 month-old in San Carlos, Alajuela, Costa Rica.

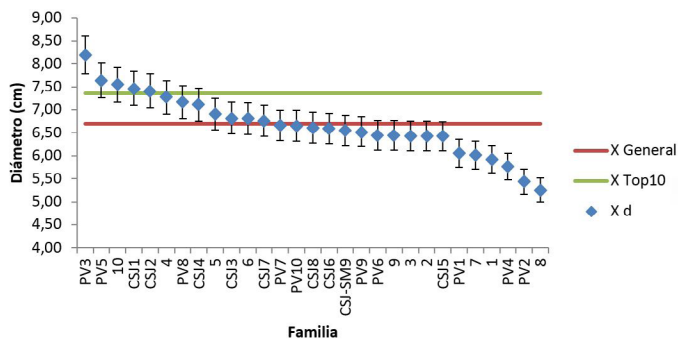


Figura 3. Clasificación genética en crecimiento diamétrico de las 29 familias y del promedio en diámetro de las mejores 10 familias (Top 10) de *D. panamensis*, a los 33 meses de edad en San Carlos, Alajuela, Costa Rica.

Figure 3. Genetic ranking in diameter growth for 29 *D. panamensis* families and, average diameter in the best 10 families (Top 10), at 33 month-old in San Carlos, Alajuela, Costa Rica.

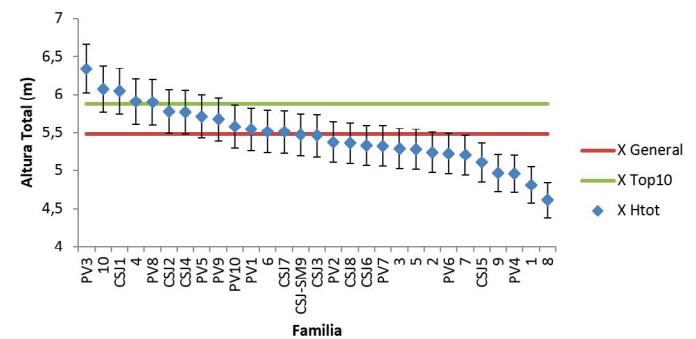


Figura 4. Clasificación en crecimiento con base en la altura total de las 29 familias y del promedio de las mejores 10 familias (Top 10), de *D. panamensis* a los 33 meses de edad en San Carlos, Alajuela, Costa Rica.

Figure 4. Genetic ranking in total height growth for 29 *D. panamensis* families and, average height in the best 10 families (Top 10), at 33 month-old in San Carlos, Alajuela, Costa Rica.

En el cuadro 4 puede observarse la matriz de correlaciones entre los caracteres evaluados. De mayor interés será revisar las correlaciones entre caracteres cualitativos y cuantitativos, o también, entre cualitativos. En este sentido vale la pena mencionar que a mayor diámetro y altura total, hay una alta tendencia a la aparición de ramas gruesas. Es importante mencionar que tanto el dap como la altura total, aparecen débilmente correlacionados con la presencia de bifurcaciones (pérdida de la dominancia apical). La calidad del fuste tiende a mejorar en árboles con mayor altura total, mientras que con el diámetro no registra ninguna relación. Entre las variables cualitativas debe resaltarse como interesante, que a mayor presencia de rama gruesa, mayor incidencia de bifurcaciones (pérdida de la dominancia apical). La calidad del fuste disminuye claramente con la mayor presencia de bifurcaciones. Finalmente, la sobrevivencia fue superior

en aquellas familias con un mayor crecimiento en dap o en altura total, tal y como se observa en la correlación positiva entre estos caracteres.

En el cuadro 5 se puede observar una fuerte coincidencia en la clasificación de familias con respecto al dap y a la altura total. Las familias PV1 y PV2 de Sarapiquí registraron un salto positivo y significativo en su posicionamiento en la clasificación al pasar del dap a la altura total. Mientras que por el contrario, las familias PV5 (Sarapiquí) y la familia 5 (Crucitas, Pocosol de San Carlos) descendieron abruptamente al pasar de su posición en la clasificación con base en el dap a la clasificación con base en la altura total. Las restantes 25 familias mostraron un comportamiento muy estable y similar en la posición en la clasificación con base en ambos caracteres.

## Discusión

Los valores de heredabilidad fueron sumamente altos, tanto a nivel de procedencia, como a nivel de familias y de árboles individuales, para los caracteres dap y altura total. A pesar de que el ensayo solamente tiene 33 meses de edad, estos resultados reflejan una fuerte variación genética entre los materiales evaluados y alto potencial de mejoramiento genético en crecimiento. Al nivel de familias los resultados son aún mejores. Los valores de heredabilidad individual ( $h^2_i$ ) y heredabilidad media familiar ( $h^2_{mf}$ ) son sumamente altos, con registros superiores al 72 % en los caracteres de crecimiento y superiores al 39 % en caracteres cualitativos de importancia económica como la bifurcación y la presencia de ramas gruesas. Valores tan altos de heredabilidad individual ( $> 0,46$  en dap y  $0,3$  en altura total) no son comunes y muy superiores a los usualmente reportados en análisis de progenie con melina, teca y *Acacia mangium* en plantación (Espitia, Murillo, y Castillo, 2011; Pastrana, Espitia, y Murillo, 2012; Pavlotzky y Murillo, 2013), donde no superaron valores de  $h_i > 0,15$ . Al ser en este caso progenies de familias procedentes de árboles semilleros en poblaciones naturales, su variabilidad genética se espera que sea mucho mayor, si y solo si, la población natural es de un tamaño efectivo suficiente y los árboles madre no se encuentren aislados (Frankham, Ballou y Briscoe, 2002, capítulo XIV "Genetic viable populations"). Por el contrario, las plantaciones artificiales suelen ser establecidas a partir de viveros comerciales donde las plántulas provienen de semilla de muy pocos árboles. Esto trae como resultado que la plantación forestal suele ser una población con una muy baja variabilidad genética y posiblemente con alto nivel de parentesco. Por tanto, el análisis de progenies de árboles plus procedentes de plantaciones, suele ser de mucha menor variabilidad genética, con valores de heredabilidad que se espera sean también inferiores a los observados en esta población de *D. panamensis* procedente de poblaciones naturales. Los valores de los coeficientes de variación genética individual (cvgi %) y familiar (CVgf %) son también sumamente altos (superiores al 10 % en la mayoría de los casos), lo cual es consistente y concordantes con valores de heredabilidad altos.

El efecto procedencia no parece ser significativo en cuanto a productividad, aunque hay una leve tendencia al mayor crecimiento en las familias de Coopesanjuan (La Gloria de Aguas Zarcas, San Carlos) y menor crecimiento en la procedencia de Crucitas (Pocosol, San Carlos). En el grupo de las 10 mejores familias hay materiales de las tres procedencias. En relación con caracteres cualitativos, la procedencia tampoco mostró un potencial importante de mejoramiento. La mayor variación se registró con respecto a la bifurcación, donde las familias procedentes de Coopesanjuan registraron una menor tasa de bifurcación (30 %) menor que las familias de Sarapiquí (36 %), aunque sin llegar a ser diferencias significativas.

**Cuadro 5.** Estabilidad de familias de *D. panamensis* con respecto a su clasificación genética con base en el dap y en la altura total, a los 33 meses de edad en San Carlos, Alajuela, Costa Rica.

**Table 5.** *D. panamensis* families' stability in relation to its genetic ranking in DBH and total height, at 33 months-old in San Carlos, Alajuela, Costa Rica.

Clasificación	dap	h total
1	PV3	PV3
2	PV5	10
3	10	CSJ1
4	CSJ1	4
5	CSJ2	PV8
6	4	CSJ2
7	PV8	CSJ4
8	CSJ4	PV5
9	5	PV9
10	CSJ3	PV10
11	6	PV1
12	CSJ7	6
13	PV7	CSJ7
14	PV10	CSJ-SM9
15	CSJ8	CSJ3
16	CSJ6	PV2
17	CSJ-SM9	CSJ8
18	PV9	CSJ6
19	PV6	PV7
20	9	3
21	3	5
22	2	2
23	CSJ5	PV6
24	PV1	7
25	7	CSJ5
26	1	9
27	PV4	PV4
28	PV2	1
29	8	8

El almendro presentó una alta incidencia de bifurcaciones (33 % de los árboles) y ramas gruesas (74 %) que afectan su productividad; estos resultados definen la inclusión de estos caracteres como prioritarios en el programa de mejoramiento genético con esta especie. Ambos caracteres explican la baja calidad promedio de los árboles registrada (calidad = 46 % en una escala de 1 a 100). Sin embargo, la calidad como carácter registró una heredabilidad media familiar relativamente débil ( $h^2_{mf} = 0,39$ ). Esto implica por tanto, que se logrará mayor progreso genético si se selecciona en favor de individuos sin bifurcaciones y sin ramas gruesas que, con la selección de individuos de mayor calidad general de fuste.



El crecimiento observado en el ensayo a sus 33 meses debe ser considerado como promisorio para esta especie de tan alta densidad de madera. La diferencia entre la mejor y peor familia en crecimiento diamétrico es de casi 3 cm (diferencial). En la figura 1 se muestra que las mejores 10 familias registraron un crecimiento de casi 7,5 cm a esta edad (más de 2,5 cm/año), valor ligeramente superior a los 7 cm esperados a los 36 meses, de acuerdo con un modelo preliminar ajustado para la especie en el país (Murillo y Badilla, 2015). Con relación a la altura total, los resultados muestran también una amplia variación entre familias (diferencial), que sin duda permitirán un rápido progreso genético con esta especie. La diferencia entre la mejor y la peor familia es desde casi 2 m en altura total.

Las correlaciones genéticas son de gran importancia para detectar un posible ligamiento entre caracteres (Resende 2007). De modo que al seleccionar en favor de algún carácter, no ocurra que se afecte inversamente otro carácter de importancia económica. En esta población de *D. panamensis* se registró una correlación genética positiva y altamente significativa entre los caracteres dap y altura total con la presencia de ramas gruesas. Esto implica que a mayor crecimiento mayor incidencia de rama gruesa. Este resultado sugiere la necesidad de revisar a nivel familiar, si se encuentran materiales que por el contrario muestren una alta tasa de crecimiento y una baja incidencia de rama gruesa. Similar análisis aplica para la correlación positiva entre el dap y la presencia de bifurcaciones. La correlación genética significativa entre la presencia de bifurcaciones con mayor aparición de ramas gruesas puede considerarse como esperada. Ya que muchas veces una rama gruesa puede originar una bifurcación, si esta se localiza próxima del meristemo principal. Su alto peso provocará su ruptura ante la presencia de vientos o lluvias fuertes.

Estos resultados son esperados dado que se registró una alta correlación genética entre el La clasificación genética de las familias registró una alta estabilidad entre su posicionamiento en relación con el dap y con la altura total. dap y la altura total (cuadro 4), como usualmente ocurre en especies forestales (Resende, 2007; Murillo, Espitia y Castillo, 2012). Por tanto, si una familia se localiza entre las mejores en cuanto a crecimiento diamétrico, es de esperar el mismo resultado en su crecimiento en altura. Solamente se registraron dos casos atípicos, con las familias PV1 y PV2 de Sarapiquí y las familias PV5 (Sarapiquí) y familia 5 (Crucitas, Pocosol de San Carlos). Esto puede ocurrir si dentro de estas familias hay individuos con una relación altura/dap diferente al patrón usual de la especie. Es decir, individuos con baja altura a pesar de exhibir un buen crecimiento diamétrico y también, individuos con diámetro pequeño pero con gran altura. Lo interesantes es que tres de estas familias atípicas proceden de Sarapiquí. Futuras mediciones deberán revisar en detalle este comportamiento familiar.

## Conclusiones

La colección de procedencias y familias de *Dipteryx panamensis* establecida en Santa Clara, San Carlos, es sumamente rica y con una amplia variabilidad genética. La estrategia de reunir al menos 10 familias por procedencia y de no menos de 3 procedencias, ha mostrado ser muy eficiente para capturar rápidamente una población base, con la cual poder establecer una fuente semillera robusta para una especie nativa.

La información analizada muestra que la mayor riqueza genética está al nivel de familia y no al nivel de procedencia. Por lo que la estrategia de mejoramiento genético a seguir deberá concentrarse en la selección de los mejores individuos dentro de las mejores familias, sin considerar su procedencia. Los valores altos de heredabilidad individual y familiar y de los coeficientes de variación genética, permiten predecir un rápido progreso genético en dap y altura total para este programa de mejoramiento genético con almendro. Si se seleccionan las mejores 10 familias en cuanto a su dap, representará una ganancia de más de un 15 % para este carácter. Como estrategia de mejoramiento futura se propone seleccionar los mejores dos individuos de cada una de las mejores 10 familias. Esto generará una población con suficiente diversidad genética para atender la demanda de semilla del país para programas de reforestación en los próximos 15 años, o hasta que haya una fuente semillera superior. Nuevas colectas de otras procedencias naturales dentro del país son de alta prioridad con el fin de ampliar la base genética de la población de mejoramiento.

## Referencias

- Badilla, Y., Murillo, O., y Obando, G. (2002). Reforestación con especies nativas en la zona norte del país. Presentado en Seminario Nacional sobre Especies Nativas, Heredia, Costa Rica: INISEFOR, UNA.
- Butterfield, R., & Espinoza, M. (1995). Screening trial of 14 tropical hardwoods with an emphasis on species native to Costa Rica: fourth year results. *New Forests*, 9, 135-145.
- Castañeda, H., Moreira, I., Arnáez, E., y Sánchez, E. (2000). Estudio morfológico de diferentes estadios ontogénicos de flor, fruto y semilla de *Dipteryx panamensis* (Pittier) Record & Mell (Fabaceae) (Almendro). *Tecnología en marcha*, 14(1), 124-132.
- Delgado, A., Montero, M., Murillo, O., y Castillo, M. (2003). Crecimiento de especies forestales nativas en la zona norte de Costa Rica. *Agronomía Costarricense*, 27(1), 63-78.
- Espitia, M., Murillo, O., y Castillo, C. (2011). Ganancia genética esperada en teca (*Tectona grandis* L.) en Córdoba (Colombia). *Colombia Forestal*, 14(1), 81-93.
- Frankham, R., Ballou, J. D. & Briscoe, D. A. (2002). Introduction to Conservation Genetics. Cambridge University Press: Cambridge, United Kingdom. 617 p.

- Flores, E. (1992). Árboles y semillas del neotrópico. *Museo Nacional de Costa Rica*, 1(1), 64.
- Fournier, L. (2003). *Dipterix panamensis* (Pittier). Record & Mell. Part II - Species Descriptions (pp. 446-448). The RNGR Team. Recuperado de [www.rngr.net/publications/itsm/folder.2003-07-1.4726](http://www.rngr.net/publications/itsm/folder.2003-07-1.4726)
- Gamboa, N. (2008). *Regeneración de Dipterix panamensis en bosques bajo manejo forestal en el paisaje fragmentado del Noreste de Costa Rica*. (Magister Scientiae). San José, Costa Rica: Universidad Estatal a Distancia (UNED).
- Holdridge, L.R. (1967). Life Zones Ecology (p. 40-43). Tropical Scientific Center. San José, Costa Rica.
- Losi, C. J., Siccama, T. G., Condit, R., & Morales, J. E. (2003). Analysis of alternative methods for estimating carbon stock in young tropical plantations. *Forest Ecology and Management*, 184(1-3), 355 - 368. doi:[http://dx.doi.org/10.1016/S0378-1127\(03\)00160-9](http://dx.doi.org/10.1016/S0378-1127(03)00160-9)
- Müller, E. (1993). *Estado actual del conocimiento sobre especies forestales para la reforestación en Costa Rica*. Proyecto COSEFORMA/ITCR (Vol. 1). San José, Costa Rica.
- Murillo, O. y Badilla, Y. (2001). Estrategia de mejoramiento genético para el Programa de Conservación y Mejoramiento Genético de especies forestales de ITCR/FUNDECOR, Costa Rica. *Revista Forestal Latinoamericana*, 16(30), 273-285.
- Murillo, O. y Badilla, Y. (2004). Calidad y valoración de plantaciones forestales. Editorial Tecnológica de Costa Rica.
- Murillo, O., Espitia, M. y Castillo, C. (2012). *Fuentes Semilleras para la Producción Forestal* (Primera.). Bogotá, Colombia: Domar S.A.S.
- Murillo, O. y Guevara, V. (2013). *Estado de los recursos genéticos forestales de Costa Rica*. MINAET/FAO/CONAGEBIO. San José, Costa Rica.
- Murillo, O. y Badilla, Y. (2015). *Definición de una metodología de muestreo de contratos del programa de pago de servicios ambientales para la medición de la biomasa, para el desarrollo de proyectos de comercialización de créditos de carbono*. (Informe de Consultoría No. 1) (p 108). San José, Costa Rica: Fondo de Financiamiento Forestal.
- Murillo, O., Badilla, Y., Rojas, F., Córdoba, G., Carvajal, D. y Canessa, R. (2015). Cultivo de especies maderables nativas de alto valor para pequeños y medianos productores (*Informe final proyecto de investigación*). Instituto Tecnológico de Costa Rica: Cartago, Costa Rica.
- Ortiz, E. y Cordero, S. (2008). Atlas Digital de Costa Rica. [CD-ROM]. Instituto Tecnológico de Costa Rica: Cartago, Costa Rica.
- Pastrana, I., Espitia, M. y Murillo, O. (2012). Evaluación del potencial de mejoramiento genético en el crecimiento en altura de *Acacia mangium* Willd. *Acta Agronómica*, 61 (2), 143-150.
- Pavlotzky, B. y Murillo, O. (2013). Ganancia genética esperada en *Acacia mangium* en San Carlos, Costa Rica. *Revista Forestal Mesoamericana Kurú*, 10 (24): 14-25.
- Petit, B., y Montagnini, F. (2006). Growth in pure and mixed plantations of tree species used in reforesting rural areas of the humid region of Costa Rica, Central America. *Forest Ecology and Management*, 233 (2): 338-343.
- Resende, M. D. (2006). O software Selegen-REMI/BLUP. Selegen. Campo Grande, Brasil: EMBRAPA.
- Resende, M. D. (2007). Sistema estadístico e seleção genética computadorizada. Selegen REM/BLUP. Brasília, Brasil: EMBRAPA.
- Romo, M. (2005). Efecto de la luz en el crecimiento de las plántulas de *Dipteryx micrantha* Harms «Shihuahuaco» transplantadas a sotobosque, claros y plantaciones. *Revista Ecología Aplicada*, 4(1-2), 1-8.
- Schmidt, F. (2009). The effect of site selection on the growth of *Dipteryx panamensis* in timber plantations in Costa Rica and Panama (Magister Scientiae). Dresden, Alemania: University of Technology, Faculty of Forestry, Geo and Hydro Sciences. Institute of Forest Growth and Forest Computer Sciences.
- Steel, R. & Torrie, J. (1980). *Principles and procedures of statistics*. New York, United States: McGraw-Hill.